

БДЖОЛА МЕДОНОСНА



Міністерство освіти і науки України
Чернівецький національний університет
імені Юрія Федьковича

БДЖОЛА МЕДОНОСНА

МОНОГРАФІЯ

**за редакцією професора Р.А. Волкова
та професорки І.І.Панчук**



Чернівці

Чернівецький національний університет імені

Юрія Федьковича

2024

УДК 577.2(02)
Б 349

Друкується за ухвалою Вченої ради
Чернівецького національного університету
імені Юрія Федьковича
(протокол № 13 від 27.12.22)

Рецензенти:

Блюм Я.Б., академік НАН України, доктор біологічних наук, професор, директор Інституту харчової біотехнології та геноміки НАН України;

Пахомов О.Є., доктор біологічних наук, професор, завідувач кафедри зоології та екології Дніпропетровського національного університету імені Олеся Гончара;

Харченко В.О., доктор біологічних наук, директор Інституту зоології імені І.І. Шмальгаузена.

Б 349 **Бджола медоносна** : монографія / за ред. Р.А. Волкова та І.І. Панчук. – Чернівці : Чернівецький національний університет імені Юрія Федьковича, 2024. – 324 с.

ISBN 978-966-423-880-6

Монографія присвячена морфології, фізіології, екології, генетиці та селекції медоносної бджоли, *Apis mellifera* L. Наведено огляд літературних джерел та представлено оригінальні результати стосовно моніторингу смертності бджолиних колоній, збереження та селекції українських аборигенних порід, використанню молекулярних маркерів для баркодингу.

Книга розрахована на викладачів, науковців, аспірантів та студентів старших курсів біологічних та аграрних факультетів університетів, практикуючих бджолярів та всіх, хто цікавиться біологією медоносної бджоли.

УДК 577.2(02)

© Чернівецький національний університет
імені Юрія Федьковича, 2024

ISBN 978-966-423--880-6

© Волков Р.А., Панчук І.І. (редактори), 2024

ПЕРЕДМОВА

«Через 4 роки після загибелі останньої бджоли загине людство» – цю фразу, яка відображає критично важливе значення бджоли як основного запилювача у природних та агроєкосистемах, приписують Альберту Ейнштейну. Вважається, що медоносна бджола, *Apis mellifera* забезпечує запилення 85-90% всіх квіткових рослин. Отже, зникнення цієї комахи мало би катастрофічні наслідки для біосфери.

Медоносна бджола – одна з двох комах, які людина використовує протягом тисячоліть. Вважається, що цей вид вперше виник у південно-східній Азії та пізніше розповсюдився в Африку та Європу. Поширення бджоли на теренах Європи тісно пов'язано з міграціями, які відбувались у післяльодовиковий період. За сучасними уявленнями вид *A. mellifera* включає більше 20 географічних підвидів, які сформувались як результат адаптації до локальних екологічних умов. Відповідно, медоносна бджола є зручним модельним видом для вивчення мікроеволюції у комах. Сучасні породи *A. mellifera*, які використовуються в різних регіонах Європи, виникли на основі місцевих підвидів. Пізніше медоносна бджола була завезена до Австралії та Америки.

A. mellifera виробляє мед та інші продукти бджільництва, такі як перга прополіс віск, маточне бджолине молочко тощо. Україна, на частку якої припадає близько 6% світового виробництва меду, займає за цим показником перше місце у Європі та третє у світі, після Китаю і Аргентини.

В останні роки все більше занепокоєння викликає проблема глобального зникнення медоносних бджіл, що загрожує катастрофічними наслідками не лише для екосистем планети, але й для продовольчої безпеки та світової економіки. Починаючи з 2006 р. у США та країнах Європи мають місце істотні втрати бджолиних колоній, які за наступні роки набули

статусу глобальної проблеми: щороку кількість бджолиних колоній зменшується в середньому на 30-35%. Для вирішення цього питання було створено міжнародну некомерційну організацію «Prevention of honey bee COlony LOSSes» (COLOSS). Інтенсивні дослідження причин масової загибелі бджіл дозволили виявити фактори, які негативно впливають на їх життєдіяльність, а саме - надмірне використання пестицидів та антибіотиків, зменшення різноманіття квіткових рослин у агроценозах, поширення хвороб та паразитів, електромагнітне випромінювання, забруднення довкілля. До шкідливих чинників також належить безконтрольне завезення та розведення бджіл різного географічного походження на непритаманні їм території, що супроводжується втратою аборигенних порід, які добре пристосовані до локальних природних умов. Проте, причини масової загибелі бджіл все ще залишаються не до кінця зрозумілими і потребують подальшого вивчення.

Повне розшифрування мітохондріального та ядерного геномів *A. mellifera* за останні роки відкрило принципово нові можливості у дослідженнях цього виду. Зокрема, широке використання молекулярних маркерів для ідентифікації підвидів/порід дозволило сформуванню нових уявлень про внутрішньовидовий генетичний поліморфізм та зрозуміти походження та шляхи міграції сучасних підвидів медоносною бджоли. Крім того, використання геномних даних дозволило суттєво просунутись у розумінні молекулярних та біохімічних механізмів адаптації бджіл до стресових факторів довкілля, а також захисних реакцій їх організму проти хвороб і паразитів.

Колективна монографія, яка пропонується увазі читачів, охоплює різні аспекти біології медоносною бджоли – від анатомії до молекулярної генетики. Ця книга буде потрібною й корисною всім, хто цікавиться цією комахою, без якої існування людства важко уявити.

Автори

РОЗДІЛ I

АНАТОМІЯ БДЖОЛИ МЕДОНОСНОЇ

Л.І. Тимочко, В.Ф. Череватов

Анатомія медоносної бджоли (*Apis mellifera* L.) впродовж багатьох років була і залишається предметом зацікавленості і науковців, і бджолярів-практиків. Цей інтерес зумовлений не тільки власне цікавістю дізнатися більше про бджолу, але й необхідністю такої інформації для розуміння процесів, що відбуваються в колонії, оскільки будь-які практичні маніпуляції у бджільництві повинні ґрунтуватися на знанні фізіологічних особливостей комах за оптимальних і за стресових умов.

В останні десятиріччя спостерігається масова загибель медоносних бджіл. Причини цього явища залишаються слабо з'ясованими. Колонії медоносних бджіл піддаються постійному впливу численних взаємопідсилюючих негативних факторів: пестицидному навантаженню, впливу паразитів та хижаків, електромагнітному випромінюванню тощо, що сприяє скороченню популяцій (Федоряк та ін., 2022). Наразі необхідний пошук взаємозв'язку між симптомами втрат колоній та механізмами розвитку патологічних змін насамперед на рівні окремої особини. У зв'язку з цим, світовий науковий доробок постійно поповнюється новими дослідженнями щодо впливу численних біотичних і абіотичних чинників на структурно-функціональні показники *A. mellifera*.

Даний розділ присвячено огляду морфології та функціонування окремих систем внутрішніх органів *A. mellifera* за нормальних умов і за дії стресових факторів. Зокрема,

наведено огляд класичних і сучасних наукових праць провідних світових апідологів.

Травна система

Морфологія травної системи

Органи травлення бджоли представлені травним трактом і низкою великих і мікроскопічних травних залоз (рис. 1).

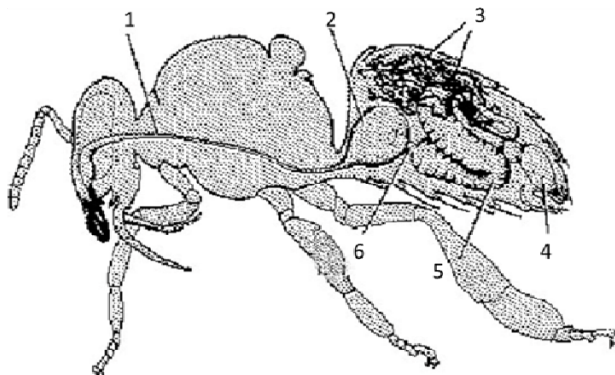


Рис. 1. Схема травного тракту бджоли медоносної. 1 – стравохід; 2 – воло; 3 – мальпігієві судини; 4 – пряма кишка; 5 – середня кишка; 6 – провентрикулюс (за:Koning, Ross, 1994).

Травний тракт бджоли починається в голові, від ротового отвору, проходить через груди в черевце. Травна система складається з передньої, середньої (власне шлунку) та задньої кишки. З великих травних залоз розвинені слинні. Під час ембріогенезу передня і задня кишки розвиваються у вигляді інвагінацій ектодерми, тому їх епітеліальні клітини на внутрішньому боці мають кутикулярну вистилку. Середня кишка ентодермального походження і майже позбавлена такої вистилки (Martin-Hernandez 2007; Dalal et al., 2018). До складу передньої кишки входить ротова порожнина, глотка, стравохід,

воло і м'язовий шлунок – провентрикулос. Стінки *глотки* утворюють складки, які збільшують її просвіт. Глотка обмежена стискуючими м'язами, при скороченні яких їжа проштовхується у *стравохід*. Останній проходить по всій довжині грудей, а його стінки утворюють численні складки. М'язи стравоходу, скорочуючись, проштовхують проковтнуту їжу у воло або ж виштовхують назад до хоботка. У передній частині черевця стравохід розширюється і переходить у *воло* (сгор). Цей орган здатний значно збільшувати свій об'єм при наповненні нектаром за рахунок складчастості стінок. Так, об'єм вола в середньому становить 4-18 мм³, але в окремих випадках може сягати 55 мм³. У матки і трутня воло недорозвинене і має вигляд невеликого вузького мішечка. У передню кишку бджіл впадають протоки таких *залоз*: мандибулярних (одна пара), глоткових (2 пари) та лабіальних (2 пари). Процес перетравлення їжі починається у волі. Оскільки стінки цього органа позбавлені залоз, розщеплення сахарози здійснюється тут під впливом ферменту інвертази, що виділяється переважно підглотковими (гіпофарингіальними) залозами. Після цього інвертований нектар завдяки скороченню м'язів, розташованих у стінках вола, відригується назад у стравохід і глотку (Faita et al., 2011; Snodgrass, 1956).

При подальшому просуванні їжі по травному тракту вона надходить до «*жувального шлунка*» (proventriculus), який також забезпечений сильними м'язами і вистелений зсередини товстою кутикулою з виступаючими рогоподібними відростками, гострими зубцями і товстими щетинками. Ця ділянка передньої кишки служить своєрідним фільтром, який відділяє нектар від пилку і передає останній в складчасту трубку – вентрикулос, де відбувається його ферментативне розщеплення (Faita, 2011; Snodgrass, 1956).

Середня кишка (ventriculus), або «власне шлунок», відділена від передньої кардіальним клапаном – складкою, що

звисає в порожнину кишки. Середня кишка – найдовший відділ травного тракту. У робочій бджолі її довжина 10 мм, у матки – 13 мм, у трутня – 19 мм. У *A. mellifera* збільшення поверхні середньої кишки досягається шляхом утворення кільцевих складок. Як зазначалось вище, передня і задня кишки ектодермального походження, їх клітини виробляють кутикулу, тоді як середня кишка – ентодермальна, її клітини виділяють дуже тонку плівку – перитрофічну мембрану. *Перитрофічна мембрана* вистилає зсередини всю середню кишку, поступово відшаровуючись і просуваючись разом із їжею. Завдяки цьому харчова маса, яка перебуває в у просвіті кишки, не контактує безпосередньо з її внутрішніми стінками. Перитрофічна мембрана складається з хітинових фібрил, пов'язаних з глікопротеїнами та протеогліканами (Тетра, 2001; Liu et al., 2019)..Найкраще даний утвір представлений у проксимальному відділі середньої кишки. Перитрофічна мембрана має велике значення для травлення – служить резервуаром для попереднього накопичення ферментів, виконує захисну функцію – захищає нижні клітини епітелію від механічного впливу пилоквих зерен, оскільки в кишечнику комах (на відміну від інших тварин) немає епітеліоцитів, що виділяють слиз, який захищає клітини кишки, і сприяє травленню. Крім того, перитрофічна мембрана виконує функцію фільтру, пропускаючи до клітин кишки тільки продукти повного розщеплення харчових речовин, і затримуючи неперетравлені залишки, а також мікроорганізми або непотрібні чи шкідливі для організму речовини. Ця оболонка легкопроникна для травних ферментів, води і мінеральних солей, глюкози, мальтози, однак деякі речовини (наприклад, лактоза), проникають крізь неї важко. Перитрофічна мембрана має дуже дрібні пори: саме вони утруднюють проникнення більшості бактерій. Однак деякі з них, зокрема збудник американського гнильця (*Paenibacillus larvae* – White, 1906), не можуть проникнути через перитрофічну мембрану лише у личинок бджіл

старшого віку, тоді як молоді личинки, оболонка яких ще не повністю розвинена, дуже вразливі до цієї хвороби (Khan et al., 2021).

У кишці дорослої бджоли рН – 5,6-6,3, а у личинок – рН 6,8. Процес хімічного розщеплення складних речовин їжі протікає під дією ферментів (протеаза, ліпаза, амілаза, інвертаза, мальтаза і трегалаза), які виділяються секреторними клітинами переднього відділу середньої кишки. Пилок перетравлюється в неподрібненому вигляді: очевидно, ферменти проникають у нього через мікропіле. Крім того, середня кишка відіграє роль у детоксикації ксенобіотиків, присутніх у спожитій їжі. Останнє здійснюється за допомогою ферментів, таких як цитохром P450 (Mao et al., 2011; da Costa Domingue et al., 2020), глутатіон S-трансферази (Diao et al., 2006; da Costa Domingue et al., 2020) та карбоксилестерази (Rand et al., 2015; da Costa Domingue et al., 2020). На відміну від хребетних тварин, у комах, у т.ч. медоносних бджіл, здійснюється пасивний транспорт речовин через плазматичну мембрану. Підвищена концентрація речовин в порожнині кишки виникає в результаті швидкого всмоктування води (Snodgrass, 1956; Шовен, 1953).

Задня кишка поділяється на *тонку (intestinum)* і *товсту* чи *пряму (rectum)*. Задня кишка починається пілоричним клапаном, аналогічним кардіальному клапану передньої кишки. Тут наявні трубчасті органи виділення – мальпігієві судини, і місце їх впадання є показником межі між середньою і задньою кишками. У задній кишці медоносних бджіл секреція травних ферментів не відбувається. Ця частина травної системи в основному відповідає за осморегуляцію через усмоктування води із залишків харчової маси і виведення екскрементів назовні через анальний отвір (Ceylan et al., 2019).

Внутрішні стінки *тонкої кишки* (Додаток, рис. 2) вистелені міцною хітиною оболонкою з численними зубчиками. Оболонка водонепроникна, вода може всмоктуватися із

харчової маси. Зовні кишка оточена потужною кільцевою мускулатурою. *Товста кишка* являє собою мішечок з еластичними складчастими стінками, завдяки чому вона може різко збільшуватися в об'ємі. Ця особливість важлива для зимівлі бджіл, коли в задній кишці протягом 5 - 6 місяців накопичуються калові маси. З внутрішнього боку, як і тонка кишка, пряма кишка вистелена хітиною оболонкою. Шість ректальних залоз, розташованих рівномірно по периметру, виділяють фермент каталазу, яка запобігає бродінню і шкідливому впливу калових мас при тривалій затримці їх у кишечнику (маса фекалій у бджоли за зимовий безоблітний період може досягати 70 мг, і товста кишка, при цьому, займає майже весь об'єм черевця) (Snodgrass, 1956; Шовен, 1953).

У бджіл із сімей, які зазнавали синдрому руйнування колоній (СРК), пряма кишка виявлялася роздутою, що, ймовірно, вказує на можливі порушення водного балансу або співвідношення поживних речовин. Зокрема, при синдромі руйнування колоній під час тривалих періодів утримання, наприклад, узимку або під час дощової погоди, комахи були не в змозі ні виробляти, ні утримувати фекалії в прямій кишці (vanEngelsdorp, 2017).

Крім того, повідомляється про наявність ректальних ентеролітів у бджіл із СРК-позитивних пасік і майже цілковиту відсутність таких утворів у здорових бджіл. Це може свідчити про порушення фізіології виділення. Також ректальні ентероліти виявляли у маток, при цьому у останніх спостерігали набряк прямої кишки, а також повне припинення яйцекладки або ж відкладання аномальних яєць (Fyfe 1960, 1964) .

Гістологічна структура кишки

Класичні та сучасні наукові праці, присвячені гістологічній структурі травного каналу, зосереджують увагу

насамперед на дослідженні середньої кишки, як ділянки травного каналу із найбільшим функціональним навантаженням. Стінка ventriculюсу зовні оточена двома шарами поперечно посмугованих м'язів: зовнішнім з поздовжнім напрямком волокон і внутрішнім – із кільцевим. Зсередини до кільцевого шару м'язів прилягає базальна мембрана з підслизовою оболонкою. Епітелій середньої кишки, що лежить на базальній мембрані, складається із численних, часом дуже нерегулярно розташованих клітин трьох типів: *стовпчастих*, *базальних регенеративних* та *ендокринних келихоподібних* (Snodgrass, 1956; Cruz-Landim, Melo, 1981; Cavalcante, Cruz-Landim, 1999; Cruz et al., 2010). Найбільш чисельними є стовпчасті епітеліоцити, які відповідають за вироблення травних ферментів і всмоктування поживних речовин. Ці клітини мають на апікальній стороні строкату облямівку, утворену з безлічі циліндричних мікроворсинок (рабдом) (Caccia et al., 2019). Іноді стовпчасті епітеліоцити називають «ентероцитами», однак як зазначає Bonfanti з співавторами, термін «ентероцит» формально та по суті некоректний для позначення основного типу клітин середньої кишки комах, оскільки ентоцити беруть участь лише у транспорті розчинених органічних речовин, іонів і води, на відміну від стовпчастих епітеліоцитів, які також відповідають за секрецію травних ферментів (Bonfanti et al., 1992; Caccia et al., 2019).

Регенеративні клітини виявлені в розсіяних гніздах – криптах, і служать для заміни клітин інших типів. У дорослої особини *A. mellifera* крипти являють собою групи стовбурових клітин. Вони диференціюються синхронізовано, залишаючись організованими в тетради навколо клітини, з якої походять. Під час диференціації регенераційні клітини утворюють міжклітинні містки (фузони), які зберігаються і в зрілих клітинах (Raes et al., 1994; Caccia et al., 2019). Збільшення розміру та кількості регенеративних гнізд може відбуватися при рості середньої

кишки (Martins et al., 2006). Зазначимо, що кишечник – це єдина тканина дорослих медоносних бджіл, яка демонструє широку проліферацію клітин (Ward et al., 2008).

Ендокринні клітини середньої кишки відповідають за підтримку гомеостазу завдяки продукції та секреції біологічно активних пептидів. Вони розкидані серед інших клітин і не візуалізуються у комах за допомогою світлового мікроскопа (Neves et al., 2003). Про секреторну природу ендокриноцитів свідчать багато електронно щільних гранул в їх цитоплазмі (de Sousa, Conte, 2013; Bonelli et al., 2019; Caccia et al., 2019).

Як зазначалось вище, стінки ventriculus утворюють внутрішні складки, що є результатом кругової інвагінації базальної мембрани. Крім того, епітеліоцити розміщені одним шаром, однак мають різну форму та висоту. Так, у пласті клітин стінки кишки помітні западини – т. зв. «чашки», в нижній частині яких розміщені скупчення дрібних клітин – регенераційні гнізда, або крипти, тоді як на підвищеннях (губах) – стовпчасті епітеліоцити (Snodgrass, 1956). Нормальна гістологічна будова середньої кишки *A. mellifera* показана у Додатку на рис. 1 А.

За нормальних умов морфологічні зміни в середній кишці бджоли відбуваються лише під час метаморфозу, коли епітелій перебудовується, щоб утворити кишечник імаго (Gregorc, Bowen, 1997; Cruz-Landim, Cavalcante, 2003; Martins et al., 2006; Cruz et al., 2010). Однак медоносні бджоли постійно піддаються впливу різних стресових факторів, таких як вплив пестицидів, важких металів, патогенів, а також погане живлення та/або недоїдання (vanEngelsdorp et al., 2017). Кишечник є першим органом, на який безпосередньо впливають негативні чинники. Він діє як захисний щит, індукуючи імунну відповідь (Ceylan et al., 2019). В першу чергу морфо-фізіологічними змінами на дію вищезгаданих чинників реагує саме середня кишка. Утворення надмірної кількості шарів перитрофічної мембрани епітелієм

вентрикулюсу може бути асоційованим або з розпадом епітелію та діареєю, як механізмом ізоляції (відокремлення) епітелію від шкідливих субстанцій, або з тривалістю всмоктування (споживання) та кращою утилізацією поживних речовин. Так, 14-денне споживання бджолами замінника пилку з додаванням пробіотичних препаратів спричинило розвиток численних перитрофічних мембран. Останнє, як вважається, сприяє кращому засвоєнню поживних речовин, що містяться в їжі, а також – поліпшенню загального стану бджіл (Szymaś et al., 2007). Дегенерація клітинних ядер чи їхній повний розпад та сильна цитоплазматична вакуолізація виражають зміни в епітелії середньої кишки (Lopes et al., 2018; Martin-Hernandez et al., 2007; Renzi et al., 2016).

Низка сучасних праць присвячені дослідженню структури вентрикулюсу за дії пестицидного навантаження. Зокрема, одним із таких досліджень показано, що при восьмиденному споживанні робочими бджолами інсектициду лямбда-цигалотрину (LC50/100 j 0.04 mg LA1) передня та середня ділянки вентрикулюсу не зазнавали змін, очевидно, через високу активність ферменту детоксикації цитохрому P450. Тоді як у задньому відділі вентрикулюсу спостерігалось виділення у порожнину кишки фрагментів пошкоджених епітеліоцитів, що, імовірно, зумовлене активним усмоктуванням, яке відбувається в цій ділянці кишки (de Castro et al., 2020).

Групою бразильських науковців досліджено гістологічні зміни середньої кишки личинок бджіл за дії широко вживаних інсектицидів: фінпропілу та борної кислоти. У результаті у більшості клітин кишечника особин із обох експериментальних вибірок спостерігали цитоплазматичну вакуолізацію і ущільнення хроматину. Причому морфологічні зміни були значно виражені у личинок, оброблених борною кислотою, ніж у личинок, оброблених фіпронілом. Такі ознаки вказують на

загибель клітин середньої кишки у відповідь на дію борної кислоти та фінпропілу (Cruz et al., 2010).

Дослідження перетравлення білка, що міститься у складі пилку двох рослин (камелії та ріпака), показали, що білок у пилку камелії перетравлюється краще (у більшій кількості) порівняно з білком пилку ріпака. Відповідно, для медоносних бджіл пилки камелії має вищу поживну цінність, ніж пилки ріпака (Szymaś et al., 2012).

Авторськими дослідженнями показано певні гістологічні зміни середньої кишки бджіл, які утримувалися на різних вуглеводних дієтах при +28°C та +14°C. Зокрема, такі зміни полягали у підвищеній голокринній секреції, пікнозі ядер стовпчастих епітеліоцитів, вакуолізації цитоплазми, потовщенні перитрофічної мембрани. Згідно з літературними відомостями, такі морфологічні ознаки структури вентрикулюсу вважаються патологічними. Найбільше перерахованих вище змін середньої кишки спостерігали при підгодівлі бджіл 50% фруктозою і 50% сахарозою. Проте структура середньої кишки бджіл, яких утримували на розчині глюкози (50%), була найбільш схожою до такої у контрольній групі (глюкоза 25% + фруктоза 25%) (Додаток, рис. 1 Б-Г).

Стінка кишки може зазнавати деструктивних змін і при паразитарних інвазіях, зокрема внаслідок присутності гриба *Nosema ceranae*. Незважаючи на те, що мікроскопічне та стереомікроскопічне обстеження часто не виявляє жодних видимих анатомічних змін, на гістологічних препаратах візуалізуються заражені клітин по всьому епітелію вентрикулюсу (Higes et al., 2009). Оригінальне фото кишки, зараженої *Nosema* sp. (Додаток, рис. 3).

Здорові робочі медоносні бджоли мають специфічну мікробіоту кишечника, де домінують 5-9 таксонів (Actinomycetales, Alphaproteobacteria, Alpha 2.2 (Acetobacteraceae), *Lactobacillus* sp., Enterobacteriaceae,

Pseudomonadales, Xanthomonadaceae та ін.), що відповідають видам або групі близькоспоріднених видів. Домінування цих основних таксонів мікроорганізмів постійне у бджіл з різних колоній і навіть з різних континентів (Kwong et al., 2017). Сучасні дослідження мікробіоти кишечника *A. mellifera* доводять, що вона впливає на живлення хазяїна, збільшення ваги, ендокринну сигналізацію, імунну функцію та стійкість до патогенів, тоді як порушення її може призвести до зниження стійкості хазяїна. Мікробіота зосереджена в дистальній частині кишечника, де вона сприяє травленню та ферментації компонентів клітинної стінки рослин. Однак власними дослідженнями показано наявність мікрофлори (очевидно дріжджеподібних грибів) по всій довжині середньої кишки (Додаток, рис. 4). Багато бактерій кишечника бджоли специфічні саме для цього виду і можуть безпосередньо передаватися між особинами через соціальну взаємодію (Zheng et al., 2018).

Слинні залози

З органами травлення тісно пов'язана діяльність слинних залоз. У бджоли їх чотири пари – верхньощелепні, глоткові, задньоголовні і грудні (рис. 2) (Шовен, 1953).

Верхньощелепні (передньощелепні, або мандибулярні) залози. Це парні мішкоподібні залози, прикріплені біля основи верхньої щелепи. Вони добре розвинені у робочих бджіл і маток, але недорозвинені у трутнів. У робочих бджіл мандибулярні залози виділяють речовину, яка розчиняє віск, а також секрет, необхідний для збирання й обробки прополісу. Оскільки секрет залоз потрапляє у воло під час усмоктування рідини, він також може мати певне значення у процесі дозрівання нектару або в процесах травлення (Örösi-P'1., 1957).

Крім того, доведено, що мандибулярні залози – одні з основних, що виробляють феромони. У секреті цих залоз робочих бджіл містяться леткі речовини, які використовуються як слідові феромони для внутрішньо- та міжвидової комунікації. В організмі матки цими залозами секретуються феромон – т. зв. маточна речовина (ектогормон), яка злизується з поверхні тіла матки робочими бджолами і сприяє погашенню інстинкту бджолоїної колонії до закладки маточників, роїння та розвитку яєчників у робочих (Örösi-P¹, 1957; Huo et al., 2016).

Гіпофарингіальні (підглоткові) залози (ГФЗ) розміщені у голові у вигляді двох довгих проток, з'єднаних з численними кулястими відгалуженнями залозистих клітин. У робочих бджіл ГФЗ мають характерну морфологію. Вони складаються з тисяч двоклітинних одиниць: секреторної клітини та протокової клітини. Групи з 6-20 двоклітинних одиниць утворюють ацинуси, протокові клітини простягаються пучком до збірної протоки. Кожна залоза складається із близько 800 таких ацинусів, розташованих навколо та вздовж збірної протоки, довжиною близько 60-мкм, яка доставляє секрет у гіпофаринкс (Corby-Harris, 2019). ГФЗ охоплюють зорові частки головного мозку і своїми вивідними протоками відкриваються в глотці (рис. 3).

Гіпофарингіальні залози у бджіл мають цикл розвитку, який тісно пов'язаний з розподілом праці. Розвиток і функціональна діяльність цих залоз залежать від віку бджіл і умов життя колонії. У новонароджених бджіл ГФЗ нерозвинені і не утворюють секрету. З перших днів при споживанні перги ацинуси помітно збільшуються, досягаючи максимального розвитку в особин, віком 9-12 днів, коли бджоли зайняті вихованням розплуду. У бджоло-годувальниці ці залози

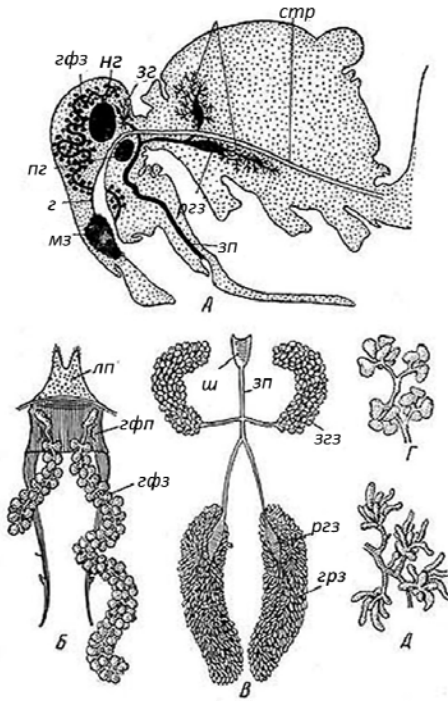


Рис. 2. Головні та грудні залози робочої бджоли. (А) схема розташування грудних та головних залоз в поздовжньому розрізі: нг - надглотковий ганглій головного мозку; пг - підглотковий ганглій головного мозку; г - глотка; стр - стравохід; мз - мандибулярні залози; гфз - гіпофарингіальні залози; зг - задньоголовні залози; грз - грудні залози; ргз - резервуар грудної залози; зп - загальна протока задньоголовних і грудних залоз; (Б) гіпофарингіальні залози: лп - лопать підглоточника; гфп - гіпофарингіальна пластинка; гфз - гіпофарингіальні залози; В - задньоголовні (зг) і грудні (грз) залози; ргз - резервуар грудної залози; зп - загальна протока задньоголовних і грудних залоз; ш - шприц; Г - деталі будови задньоголовних залоз; Д - деталі будови грудних залоз (за: Тыщенко, 1986).

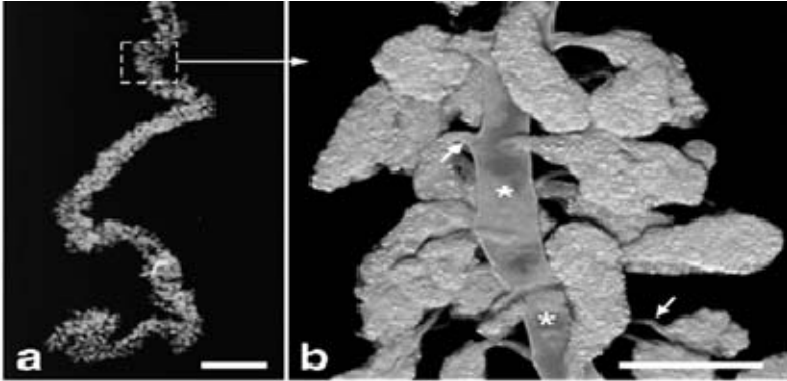


Рис. 3. Гіпофарингіальні залози. макроструктура (а), мікроструктура (b)/ (за: Klose et al., 2017).

об'ємні, мають високу секреторну активність і сприяють виробленню маточного молочка, яке згодуюється майбутнім королевам і, менше – личинкам робочих бджіл. рН секрету гіпофарингіальних залоз – 4,5-5. Максимальний розвиток та інтенсивне виділення ними білкових речовин спостерігаються в 9-12-денному віці бджіл, а після 15-21 дня настає спад.

При цьому змінюється і функція секрету. Так, починаючи з 3-тижневого віку ГФЗ починають виділяти амілазу та інвертазу, найбільш активна їх секреція спостерігається у бджіл віком 1 місяця. Саме в цей час виділяється амілаза та інвертаза, що знаходяться в меду. Хоча у старих льотних бджіл глоткові залози розвинені слабше, але активність інвертази і діастази у них вища. Найбільшого розвитку ці залози досягають у робочих бджіл навесні і влітку, коли в сім'ях є багато відкритого розплоду. При вживанні бджолами пилку і перги їх діяльність підсилюється (Wegener et al., 2009).

Розвиток залоз і вироблення маточного молочка також залежать від білка вітелогеніну, який уповільнює старіння у

робочих бджіл і маток, але впливає на ГФЗ лише у бджіл-годувальниць (Klose et al., 2017).

Ацинуси найбільші у молодих бджіл (годувальниць), сильно роздуті і жовто-білі. У старих робочих бджіл ацинуси звужені, мають форму ягоди шовковиці, жовтого кольору і нечіткі стінки клітин. Усі залози оточені зовнішньою оболонкою, а їх виділення кислі. У них посилюється виділення інвертази й амілази, що пов'язано з переробкою нектару на мед (Smodiš Škerl, 2015).

Задньоголовні залози (головні слинні залози). Задньоголовна залоза також розташована в голові бджоли, у верхній частині потиличної області. Вона складається з численних мішечків, з'єднаних у групи, і загальним каналом пов'язана з вивідною протокою грудної залози. Вивідна протока задньоголовної залози, спільна з протокою грудної залози, відкривається на нижній губі, біля основи язичка. Секрет задньоголовної залози містить жир і служить для змащування хітинових частин хоботка (Шовен, 1953). Установлено, що ці залози містять найбільшу кількість вуглеводнів порівняно з іншими залозами *A. mellifera*. Під час зміни діяльності бджоли, з її старінням типи сполук, виявлених у задньоголовних залозах, також змінювалися. Зокрема, у новонароджених бджіл секрет цих залоз містив переважно C19-C23n-алкани, алкени та метил-розгалужені сполуки, тоді як у бджіл-доглядальниць переважали ізомери алкенів (C31:1 та C33:1), які у фуражирів замінювалися серією воскових ефірів олеїнової кислоти (Martin et al., 2018).

Грудні залози. Складаються з двох компактних скупчень довгастих залозистих клітин, розташованих у передній частині грудної порожнини. Протока цієї залози відкривається в слинний резервуар на нижній губі. Оскільки протоки задньоголовних і грудних залоз зливаються в одну, яка відкривається на нижній губі, іноді їх об'єднують під спільною назвою – нижньогубні (лабіальні).

Дослідження секрету задньоголовних і грудних залоз у єгипетських і країнських бджіл показало, що залози бджіл обох підвидів виділяють травні ферменти, причому найактивніша є секреція інвертази, потім амілази, а найнижча – глюкозооксидази. У країнських бджіл секреція інвертази як задньоголовними, так і грудними залозами поступово збільшується з віком. У єгипетських бджіл секреція інвертази з віком підвищується лише в задньоголовній залозі, тоді як у грудній залозі найбільша секреторна активність виявляється у 10–15-денних бджіл. Максимальна секреція глюкозооксидази та амілази в задньоголовній залозі виявляється у новонароджених особин обох підвидів бджіл. У грудній залозі найвища активність обох ферментів зареєстрована лише у новонароджених єгипетських бджіл (Al-Sherif et al., 2017).

Видільна система

Мальпігієві судини (мальпігієві трубки) – основний орган виділення та регуляції гомеостазу у комах і бджоли медоносної, зокрема, виділяють токсичні або надлишкові сполуки через утворення первинної сечі. Ці органи являють собою трубки, які одним кінцем закінчуються сліпо, а іншим упадають у кишковий канал.

Мальпігієві трубки *A. mellifera* виникають приблизно на 43-46 год ембріонального розвитку, через 10-13 год після формування середньої кишки. Вони мають вигляд продовгуватих трубок, які відкриваються на місці з'єднання середнього і заднього відділу травної системи (Rossi, 2013).

Личинки *A. mellifera* мають лише чотири мальпігієві судини. Під час метаморфозу (при переході до стадії лялечки) вони руйнуються й утворюються *de novo*. При цьому дегенерація відбувається запрограмованою загибеллю клітин (апоптозом) і автофагією, а нові мальпігієві каналці

утворюються шляхом проліферації клітин зародкових дисків. Ультроструктура клітини мальпігієвих каналців показала, що утворення нових клітин відбувається лише від стадії лялечки з темно-карими очима, що вказує на початок екскреторної активності у просвіті мальпігієвих каналців. Це дослідження дозволило припустити, що під час метаморфозу мальпігієві каналці не функціонують до появи світло-карооких лялечок, що свідчить про більшу вразливість бджіл до токсичних речовин саме на ранніх стадіях онтогенезу (Dalal, 2018; Gonçalves et al., 2018).

У дорослих бджіл 64 мальпігієві каналці, тобто у 16 разів більше, ніж у личинок. Іноді вільний кінець трубочок приростає до кишечника або ж утворює навколо нього складне сплетіння (Barbosa-Costa et al., 2012; Roberta et al., 2016).

Стінки мальпігієвих судин побудовані з одношарового епітелію, який опирається на базальну мембрану. Із зовнішньої сторони мальпігієві судини оточені тонким шаром поперечно посмугованих м'язів. Поверхня епітеліальних клітин, звернена всередину судини, несе рабдом (паличковий шар). Порожнина мальпігієвих судин заповнена метаболітами, розчиненими або зваженими у воді. У дорослих фуражирів у мальпігієвих каналцях виділяють два типи клітин: одні з ультроструктурними особливостями (велика кількість мітохондрій, вакуолей, мікроворсинок і вузьким базальним лабіринтом) для первинної сечі, а інші – з розширеним базальним лабіринтом, довгими мікроворсинками та відсутністю сферокристалів, які виконують роль у первинній реабсорбції сечі. Повідомляється, що у багатьох комах клітини мальпігієвих судин можуть бути поліплоїдними. Так, у мальпігієвих судинах *A. mellifera*, на відміну від інших органів, плоїдність ядер клітин мальпігієвих судин збільшується залежно від віку. Вища плоїдність у цьому органі може бути пов'язана з їхньою функцією, оскільки при цьому спостерігаються вищі

показники експресії генів, підвищуючи їх метаболічні можливості (Cintra-Socolowski, 2016).

Скорочення м'язових волокон зумовлюють перистальтичні та антиперистальтичні рухи судин, необхідні для перемішування секретів та їх проштовхування в кишечник. Такі скорочення викликаються тільки м'язовою активністю, оскільки мальпігієві судини не іннервуються.

У результаті розкладу хімічних компонентів корму (жирів, вуглеводів і білків) в гемолімфі накопичуються вода, CO_2 , азотисті сполуки і різноманітні солі (Barbosa-Costa et al., 2012).

Мальпігієві судини оточені рухливою гемолімфою. З неї крізь тонку стінку трубочок просочується вода з розчиненими у ній продуктами обміну речовин. Цей фільтрат з гемолімфи – первинна сеча, спочатку являє собою ізоосмотичну рідину, яка служить переносником відходів, таких як токсичні сполуки та надлишок іонів. Розчин рухається спочатку вздовж трубочки, потім потрапляє до задньої кишки і перемішується з неперетравленими рештками їжі. Під час переміщення відбувається реабсорбція води та необхідних речовин (іонів, амінокислот, тощо) знову до гемолімфи. Розчин «відходів» концентрується і зрештою перетворюється на кристали солей (головним чином – сечової кислоти). Вони виводяться з організму у складі екскрементів. Ефективність процесу забезпечує величезна загальна поверхня трубочок (Roberta et al., 2016). Таким чином, мальпігієві судини і задня кишка утворюють єдиний комплекс органів виділення, які позбавляють гемолімфу від кінцевих продуктів обміну речовин.

Отже, виділяють такі функції мальпігієвих судин:

- *екскреторна*: ця функція тісно пов'язана з функціями задньої кишки. У найпростішому випадку мальпігієві судини тільки всмоктують плазму гемолімфи і передають її в задню кишку. Всі інші завдання виконують клітини задньої кишки, які повертають у гемолімфу воду та інші корисні речовини, а

зневоднені екскременти і «зайві» молекули усувають з організму;

- *перемішування екскрементів;*

- *проштовхування екскрементів в задній відділ травної системи;*

- *часткове видалення води з організму* (Barbosa-Costa et al., 2012).

Респіраторна система

Медоносна бджола, як і всі комахи, має систему підведення повітря безпосередньо до тканин. На відміну від хребетних, у яких кисень транспортується до тканин у зв'язаному з молекулою гемоглобіну стані, а вуглекислий газ, покидаючи тканини, розчиняється у крові, комахи транспортують ці речовини лише у газоподібному стані. Тільки на клітинному рівні кисень і вуглекислий газ розчиняються. Рух газів починається з отворів у стінці тіла бджоли, через які повітря вбирається і виводиться назовні – дихалець (стигм). З кожного боку тіла бджоли є по десять дихалець: по три з кожного боку грудей, по шість – з боків черевця, а остання пара – дихальця, приховані у камері жала. Головна тагма позбавлена стигм (Snodgrass, 1956).

Усі черевні дихальця загалом схожі між собою, тоді як грудні – відмінні. Зокрема, перша грудна стигма прихована під мочкою дихальця – великим продовженням першого грудного сегмента, оточеним спрямовано назад бахромою. Саме в це дихальце може відбуватися вторгнення трахейного кліща. Паразити, що проникли в дихальну систему хазяїна, локалізуються в основному в першій парі грудних трахей, а згодом розселяються, проникаючи в черевні і головні повітроносні мішки та їх розгалуження (Гробов и др., 1987). Друге грудне дихальце невелике і знаходиться безпосередньо

під крилами, посередині між передньою і задньою їх парою, на межі другого і третього плевритів. Третє дихальце найбільше і добре помітне з боків грудей на проміжному сегменті – проподоумі, що фактично являє собою перший абдомінальний сегмент.

Усі черевні дихальця розташовані на тергітах, перше з них – дещо нижче від інших. Остання пара черевних дихалець (у камері жала) характеризується досить великим отвором – другим за величиною серед усіх десяти пар. Кожне дихальце забезпечене системою клапанів з м'язами-оклюзорами для контролю інтенсивності потоку повітря. Механізм їх дії для всіх дихалець подібний. Отвір кожної стигми назовні невеликий, звідси повітря надходить у камеру – атріум – прикріплену одним кінцем до стінки черевця, а другим – за допомогою проміжного клапана до великої трахеї (Додаток, рис. 5).

Трахеї являють собою тонкі трубки з плоских епітеліальних клітин. Для запобігання спаданню їх стінки зсередини підтримуються кільцями хітинізованої кутикули – тенідіями. Найдовші та найтовстіші трахеї проходять уперед від грудей до голови, постачаючи кисень до метаболічно високоактивних структур у мозку, очах, антенах, м'язах ротового апарату тощо (Додаток, рис. 6). Тонкостінні трахеї піддаються змінам тиску гемолімфи у тканинах та у камерах тіла.

Дихальця з'єднані досить широкими трахеями з трахейними мішками. Останні здатні розширюватися і стискатися внаслідок змін тиску гемолімфи, що виникає внаслідок руху склеритів черевця, що спричиняється м'язами, які їх з'єднують. При розширенні черевця тиск у трахейних мішках падає і повітря втягується через дихальця. І навпаки: при скороченні м'язів, які з'єднують склерити черевця, зростає тиск у його порожнині, виштовхуючи повітря. Так повітря в мішках постійно оновлюється через апарат дихалець. Від трахейних

мішків трахеї розгалужуються, проникаючи в усі системи органів і тканини. При цьому, із розгалуженням діаметр трахей зменшується аж до утворення трахеол – трубок, розміром менше мікрметра, які досягають окремих клітин. Трахеоли закінчуються сліпо і часто містять невелику кількість рідини. Так трахеї, що відходять від дихалець, утворюють мережу взаємопов'язаних дихальних трубочок, які пронизують весь організм бджоли (Snodgrass, 1956), (рис. 4).

У кожному відділі тіла трахеї утворюють характерні трахейні мішки різного розміру. Останні з'єднуються між собою, утворюючи цілісну мережу. Великі мішки сполучаються один з одним серією поперечних перемичок, деякі з них являють собою просто широкі трахеї, тоді як інші, роздуваючись, набувають вигляду невеликих мішечків (Snodgrass, 1956) (Додаток, рис. 7).

М'язи, які забезпечують дихання, розташовані в черевці. Вони були вперше описані Карлетом (1884), який виділив сім різних їх груп. Перші дві групи – дорсальні набори, які є експіраторними (м'язами видиху), оскільки їх скорочення зближують два сегменти між собою. Наступні три групи м'язів розташовані з боків черевця: з них перші дві також експіраторні (наближають тергіти до стернітів), тоді як третій набір – інспіраторні, здійснюють протилежну дію.

Нарешті, є зовнішні та внутрішні вентральні м'язи, які утворюють літеру «М» між передніми краями сусідніх стернітів, і міжвентральний м'яз, розташований між поверхнями, що переक्रиваються, послідовних стернітів. Зовнішні та внутрішні вентральні, а також міжвентральний м'яз інспіраторні, оскільки скорочуючись, віддаляють склерити. Тож, здавалося б, черевце краще оснащене експіраторним м'язовим апаратом, ніж інспіраторним. Імовірно, розширення черевця для здійснення вдиху частково пояснюється його еластичністю. Крім того, при

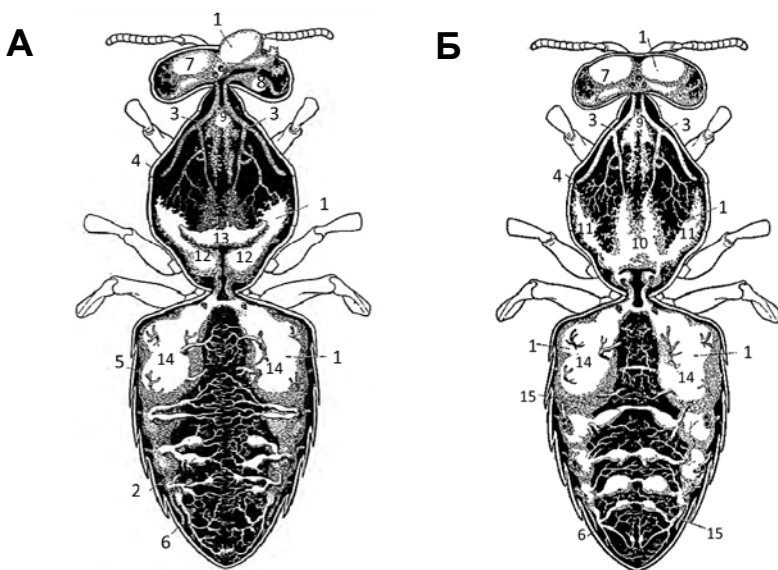


Рис. 4. Трахейна система робочої медоносної бджоли, вигляд зверху. Одна передня пара черевних мішків видалена і поперечні вентральні комісури черевця не показані (А); бічні та вентральні частини зверху з видаленими спинними мішками та стовбурами трахей в грудях та черевці (Б). 1 – великі латеральні трахейні мішки; 2 – дорзальні гілки великих латеральних трахейних мішків; 3 – трахеї; 4. перше грудне дихальце; 5 – третє черевне дихальце; 6 – сьоме черевне дихальце; 7 – головний (надмозковий) трахейний мішок; 8 – головний (міжочний) трахейний мішок; 9 – передній медільний грудний трахейний мішок; 10 – великий задній медіальний трахейний мішок; 11 – великі бічні мішки грудей; 12 – трахейні мішки проподоума; 13 – поперечний грудний трахейний мішок; 14 – великі латеральні черевні трахейні мішки; 15 – перемички трахей (за: Snodgrass, 1956).

наповнених трахеях і трахейних мішках, перш ніж дихальця відкриються для здійснення видиху, черевце стискається, щоб загнати повітря в найдалші виїмки та термінальні трубки трахейної системи, що вимагає додаткової скорочувальної сили (Snodgrass, 1956; Respiration and Circulation in Honey Bees).

Дихальні рухи у бджоли обмежуються черевцем, очевидно через твердість покривів на грудях. Причому вони дуже різняться відповідно до активності особини. Перебуваючи у стані спокою (біля входу у вулик або, повільно пересуваючись поряд), бджоли зазвичай не проявляють майже ніяких дихальних рухів, лише дуже слабо помітне вібраційне тремтіння черевця. У цьому випадку дихання відбувається переважно у грудях (Bailey, 1954), при цьому повітря надходить через перше грудне дихальце, а виходить через третє грудне (проподеальне), а не через черевні дихальця. Та якщо бджола, яка начебто «відпочиває», накачує своє черевце, то ці рухи зумовлені потребою зігрітися, накачуючи кисень до своїх льотних м'язів і виводячи вуглекислий газ. Ця одностороння проточна система вентиляції надзвичайно ефективна. Якщо ж бджола не літає і не демонструє тремтіння черевця – вона припиняє цю насосну активність, щоб мінімізувати вплив на тканини шкідливого кисню (Kovac et al., 2007).

У стебельці бджоли є система протитечії теплообміну, яка запобігає втраті грудного тепла в черевну порожнину. Черевце залишається нерозігрітим. Однак до голови тепло передається через гемолімфу. Приклавши голову або груди до стінки чи кришечки стільника, бджола може передати значне тепло розплоду. Цікавим виявився факт, що за допомогою модифікованого розплідного гнізда та чутливої до інфрачервоного діапазону тепловізійної камери у вулику виявлено нову групу бджіл під назвою «гарячі бджоли». Їхнє черевце демонструє швидкі та безперервні дихальні рухи, а що є результатом попереднього розігріву та нагрівання поверхні

температура в грудях може коливатися від 34,1 °C до 42,5 °C, стільника. «Гарячі бджоли» можуть міцно притиснутися грудьми до поверхні запечатаних розплідних стільників або залишитися всередині порожніх. Протягом 30 хвилин вони здатні підвищити температуру розплідника на 3 °C шляхом нагрівання його поверхні або, сидячи всередині порожніх стільників, підвищити температуру сусідніх на 2,5°C (Li et al., 2018).

Здатність передавати тепло голові забезпечує медоносним бджолам ще одну унікальну властивість – здатність літати при температурах, які вбивають більшість комах (до 45 °C). Бджоли роблять це, використовуючи свою гарячу голову як радіатор, і, якщо необхідно, виділяючи крапельку нектару з рота, щоб охолонути шляхом випаровування. У бджіл, які проявляють активність, добре виражене поспішне подовження та вкорочення черевця. Особливо помітні рухи на верхівці останнього. Під час активності при виробленні метаболічного вуглекислого газу спрямований потік повітря входить через перші грудні та черевні дихальця, а виходять – через дихальця проподоума. Коли бджола задихається, напр., у «вбивчій камері», витягування і вкорочення черевця відбуваються зі ще більшою амплітудою, однак набагато повільніше, ніж при звичайних дихальних рухах (Snodgrass, 1956; Respiratory System..., 2012).

Експериментально показано, що при температурі доквілля 40°C температура грудей у бджіл-збирачів пилку значно вища, ніж у збирачів води та нектару (46- проти 44 °C). Крім того, збирачі води та нектару з витисненими краплями рідини на хоботку мали дещо прохолодніші голови і груди (38 і 43°C), ніж бджоли, які не витискають такі краплини (40 і 44 °C). Виявлено сильну обернену кореляцію між навантаженнями на крила і температурою грудей бджіл при високих температурах навколишнього середовища (35 °C), і це, ймовірно, викликано

більшою здатністю важчих бджіл (збирачів води та нектару) витискувати рідину, як зазначалось вище, захищаючи організм від перегрівання (Cooper, Schaffer, 1985).

Ще у 1954 р. Бейлі детально описано, що бджоли, заражені вірусом розплоду, охолоджуються швидше і не можуть підтримувати нормальну швидкість метаболізму після охолодження нижче температури розплоду (Bailey, 1954).

Незважаючи на те, що значна розгалуженість трахейної системи комах звільняє гемолімфу від функції розподілу кисню, існує думка, що вона служить проміжним середовищем для кисню та вуглекислого газу між тонкими кінцевими гілками трахей та клітинами. У просвіті дрібних трахей міститься рідина, у складі якої виявлені великі клітини – еноцити, які функціонують як посередники між трахесою і клітинами, однак ще на початку минулого століття, виявлено, що ці клітини є тимчасовими сховищами для продуктів метаболізму тканин (Snodgrass, 1956; Respiratory System..., 2012).

У процесі метаболізму самих клітин організму бжолки відбувається розпад складних і дуже нестійких протоплазматичних молекул до хімічних сполук набагато простішої будови, і саме ці побічні продукти метаболізму піддаються атаці киснем в гемолімфі, який постачає дихальна система. Протоплазма складається в основному з вуглецю, кисню, водню і азоту, і в результаті процесу окислення, як було зазначено вище, утворюється вуглекислий газ і вода, а залишковими продуктами є переважно органічні сполуки азоту (сечова кислота, урати натрію та калію). CO₂ дифундує в кінцеві трубки трахей і видихається. Принаймні частина води виділяється з «видихом» у вигляді водяної пари (Respiratory System..., 2012).

Крім окислення залишкових речовин, вдихуваний кисень слугує іншій цілі – збереженню тепла тіла. Медоносні бджоли регіонів. Як і інші комахи, вони гетеротермні, однак з широко

поширені від тропічних до прохолодних помірних вираженою здатністю до ендотермії. Загальновідомо, що температура вулика під час періоду вирощування розплоду майже така ж, як і в людському організмі, і навіть узимку вона залишається на рівні майже 26,7 °С. Це відбувається, звичайно, через накопичення та виділення тепла з тіл великої кількості бджіл, що загалом створює набагато вищу температуру, ніж температура будь-якої бджоли поза вуликом. Досліджено зв'язок між дихальною активністю бджіл у стані спокою і температурою навколишнього середовища в діапазоні 5–40 °С. В результаті встановлено, що бджоли у стані спокою у температурних межах 14–30 °С часто були слабо ендотермними (поверхня грудей на 2,8 °С вища, ніж черевця). При температурі вище 33 °С багато бджіл охолоджували своє тіло шляхом випаровування вологи з ротового апарату. У стані холодового оціпеніння (менше 11 °С) бджоли були ектотермними, а викид CO₂ – майже сталим. При температурі, вищій 11 °С спостерігалось нестале вивільнення CO₂. Зокрема, середня швидкість вироблення CO₂ зростала у діапазоні активних температур бджіл: 10,6 nl s⁻¹ при 14,1 °С, 24,1 nl s⁻¹ при 26,5 °С і 55,2 nl s⁻¹ при 38,1 °С, припиняючись, однак, із наближенням температури до верхньої летальної межі. Це досягалось в першу чергу експоненційним збільшенням частоти газообміну, але не об'єму вивільненого CO₂ за один дихальний цикл. Тобто підвищена кількість CO₂, що виділяється за одиницю часу, свідчить про більш високу ефективність вентиляції при високих температурах навколишнього середовища (Atmowidjojo, 1997).

Отже, бджола здатна підтримувати постійну температуру тіла, охолоджуватися за потреби, передавати тепло своєму потомству і регулювати кількість кисню, дії якого піддаються її тканини (Respiration and Circulation...).

Кровоносна система

Кровоносна (циркуляторна) система медоносних бджіл, як і в усіх комах, незамкненого типу. Визначених кровоносних судин немає, а між м'язами та нутрощами наявні чіткі канали, через які тече гемолімфа. Уздовж дорсальної та вентральної стінок черевця помітні натягнуті мембрани, обмежуючи відповідно *дорсальний* та *вентральний синуси*, які відіграють важливу роль у кровообігу. Ці мембрани називають *діафрагмами*, вони ритмічно скорочуються і сприяють циркуляції крові.

Серце бджоли має вигляд трубки, розташованої у дорсальному синусі, який часто називають *перикардіальною порожниною* (рис. 5, 6).

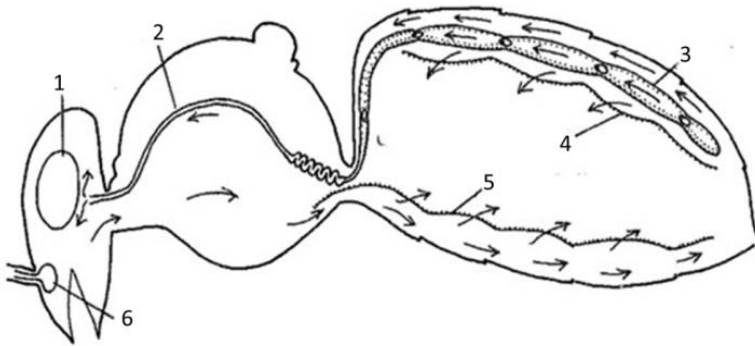


Рис. 5. Схема роботи серця та діафрагм. 1 – мозок; 2 – аорта; 3 – спинна діафрагма; 4 – серце; 5 – черевна діафрагма; 6 – антенальна везикула (за: Carreck et al., 2013).

У стінках діафрагм знаходяться тонкі м'язові волокна, які забезпечують пульсацію. Зазвичай ці м'язи мають вигляд віялоподібних пучків з кожного боку, що відходять від країв

діафрагми (рис. 6) до середини, де більшість із них безперервно переходить у такі ж волокна протилежного боку. Раніше вважалося, що м'язи спинної діафрагми викликають розширення серця, тому їх називали «криловими м'язами серця», однак тепер відомо, що серце у комах є м'язовою трубкою і здатне скорочуватися і розширюватися самостійно (Snodgrass, 1956).

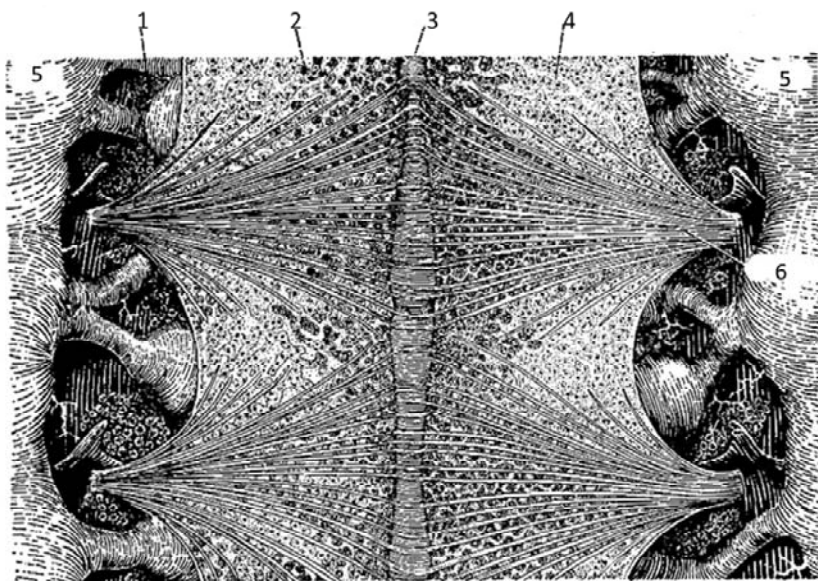


Рис. 6. Дорзальна діафрагма трутня (частина). 1 – перикардіальні клітини; 2 – клітини діафрагми; 3 – серце; 4 – дорзальна діафрагма, 5 – латеральні трахейні мішки; 6 – віялоподібні пучки м'язових волокон (за: Snodgrass, 1956).

Серце бджоли складається лише з *чотирьох камер* (рис. 5), які знаходяться у III-VI абдомінальних сегментах. У передній частині черевця серце загинається вниз, утворюючи велику

звивисту петлю із приблизно 18 складок і проходить через стебельце. Уся ця звивиста частина серця розташована у черевці, хоча залягає і у пропodeумі, який візуально належить до грудей, однак насправді є першим сегментом черевця. Складки переднього кінця серця, характерні для медоносної бджоли, відсутні у її найближчих родичів – представників родів *Bombus* та *Megachile*. Від переднього кінця серця бере початок *aорта* у вигляді дуже тонкої трубки, яка утворює велику дугу між м'язами грудей, а потім входить у потиличну частину голови (рис. 6). Як зазначалось вище, стінки серцевої трубки м'язисті і здатні до ритмічних скорочень, причому хвилі пульсації ідуть одна за одною у напрямку від заднього кінця тіла до переднього. Так гемолімфа виганяється з переднього кінця аорти у голову, де омиває мозок і інші органи, а потім тече до заднього кінця тіла, просочуючись крізь проміжки між органами грудей. З грудей вона потрапляє у порожнину вентрального синуса (не в загальну абдомінальну порожнину) і завдяки пульсації вентральної діафрагми перекачується назад та дорсально під внутрішніми стінками грудей і через зазначені канали навколо всіх внутрішніх органів, і збирається, врешті, у дорсальному синусі, звідки впадає в серце через остії. Вустя остій мають невеликі звернені всередину мембрани, утворюючи клапани, які перешкоджають зворотньому току гемолімфи. Подібний клапан розміщений і на передньому кінці кожної камери серця (Snodgrass, 1956; Carreck et al., 2013).

М'язова стінка вентральної діафрагми значно товстіша, ніж дорсальної. Пульсації вентральної діафрагми сильні, ідуть одна за одною спереду назад. Черевний синус дуже великий, охоплює нервовий ланцюжок у черевці і приймає до свого переднього кінця кровоносні протоки з грудей (Snodgrass, 1956).

Дорсальна діафрагма (рис. 6) закінчується вільним поперечним краєм біля передньої частини третього сегмента черевця. Її спинна поверхня вкрита сіткою клітин у вигляді

плоских розгалужених і об'єднаних груп. Ці клітини можна назвати *діафрагмальними клітинами*. Дорсальний синус містить не тільки серце, а й дві пари перикардіальних повітряних мішків у кожному сегменті. Як видно на рисунку 6, вони підходять до синуса від великих бічних повітряних мішків черевця. Над серцем і повітряними мішками знаходиться товсте ложе великих зернистих клітин, які утворюють м'який прошарок між твердою стінкою тергіта і ніжними органами синусу. Ці клітини називають *перикардіальними клітинами*.

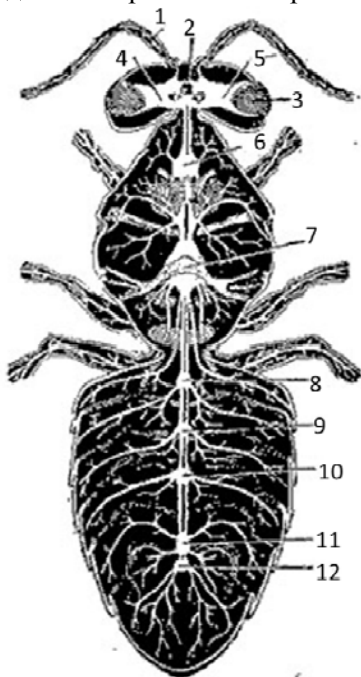
Бразильським дослідником С. Да Cruz-Landim показано, що з віком комахи серцевий м'яз зазнає деградації на клітинному рівні. Так, на ультрамікрофотографіях клітин серця 50-денних бджіл спостерігали зміни у вигляді відкладень глікогену всередині мітохондрій. Очевидно, ураження спочатку локалізовані і їх поява не викликає зупинки серцевої діяльності. Кінцевою стадією вважається ліпоїдна деградація мітохондрій. Такі мітохондрії на ультрамікрофотографіях виглядають набряклими, без крист, з ліпоїдними відкладеннями в матриксі. Крім того, у процесі деградації активно задіяні лізосоми, які відповідальні за дезорганізацію міофібрил і виникнення мультивезикулярних тіл (Cruz-Landim, 1976).

Дослідами доведено переважаючий вплив нейронного компоненту над гуморальним у регуляції частоти серцевих скорочень медоносної бджоли *A. mellifera*. Це особливо цікаво, оскільки серцева нервова система, відома, наприклад, для прямокрилих, відсутня у представників роду *Apis*. Крім того, залишається невиявленою і нейронна іннервація міокарда у видів роду *Apis*, за винятком єдиного повідомлення (Rehm, 1939) про серцеві гангліонарні клітини на міокарді одного сегмента серця, яке наразі залишається необґрунтованим (Schwab, 1989).

Нервова система

Центральна нервова система

Нервова система комах порівняно проста, гангліонарного типу. Уздовж серединної лінії по черевному боці тіла проходить черевний нервовий ланцюг, який складається з пари гангліїв у кожному сегменті, причому кожен два послідовних ганглії з'єднані нервовими перемичками. Нервові ганглії містять



нервові клітини, які генерують імпульси, які надсилаються до інших тканин (вихідні або еферентні), а також – отримують стимули (вхідні або аферентні) від ектодермальних органів чуття. Від нервових гангліїв до всіх частин тіла відходять периферичні нерви – волокна, які являють собою відростки нейронів (рис. 7).

Рис. 7. Нервова система робочої бджоли (вигляд зверху) 1 – вусик і його нерви; 2 – просте вічко; 3 – складне око; 4 – зорова порожнина; 5 – головний мозок; 6-12 – вузли черевного нервового ланцюжка (за: Snodgrass, 1956).

У процесі ембріогенезу з вентральної стінки кожного сегмента розвивається нервовий ганглії, утворюючи сім головних гангліїв, три грудних і принаймні десять черевних. При переході до стадії імаго багато з них зливаються між собою.

Зокрема, у голові дорослої особини замість семи гангліїв є лише два: один розташований над глоткою – головний мозок, і другий – під нею – підглотковий ганглії. Ці два відділи сполучаються між собою навкологлотковими комісурами.

Головний мозок складається з трьох ембріональних гангліїв, які і в дорослих комах виявляються у вигляді трьох добре помітних церебральних відділів: протоцеребрум, дейтоцеребрум і тритоцеребрум. Протоцеребрум несе зорові частки і іннервує фасеткові та прості очі. Дейтоцеребрум має дві великі антенальні частки, від яких відходять однойменні нерви. Тритоцеребрум іннервує нижню частину наличника та верхню губу, а також віддає пару нервів, які зливаючись, утворюють невелике потовщення між глоткою та передньою частиною голови – фронтальний ганглії. Від останнього відходять нерви: фронтальний, поворотний та стравохідний, які проходять по дорзальній стороні глотки або стравоходу, та позаду мозку діляться на кілька гілок. На деяких із них утворюються невеликі ганглії, а інші прямують назад вздовж стравоходу до шлунка. Сукупність цих нервів складає стоматогастральну систему, яку іноді також називають «симпатичною системою».

У мозку бджоли (рис. 8), на відміну від інших комах, чітко виділяються лише дві частини: протоцеребрум, що містить великі зорові частки, і дейтоцеребрум, який складається в основному з помітних антенальних часток. Від останніх відходять великі антенальні нерви. Тритоцеребруму як окремого відділу мозку не існує, і його нерви – лабральний і фронтальний, – беруть початок від дейтоцеребруму при основі антенальних часток. Фронтальний ганглії, утворений при злитті двох фронтальних нервів, віддає дуже малий передній серединний нерв і набагато більший задній стоматогастральний стовбур, який позаду стравоходу згодом розгалужується (Snodgrass, 1956; Boleli et al., 1998).

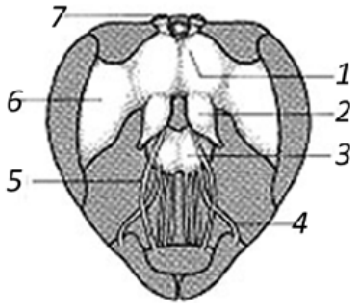


Рис. 8. Головний мозок та основні нерви бджоли медоносної, вигляд спереду.

- 1 – протоцеребрум;
- 2 – антенальні частки;
- 3 – підглотковий ганглії;
- 4 – мандибулярний нерв;
- 5 – верхньогубний нерв;

6 – зорові частки; 7 – прості вічка (за: Carreck et al., 2013).

У більшості комах важливим структурним елементом стоматогастральної нервової системи, крім фронтального ганглію, є і т. зв. гіпоцеребральний ганглії (Penzlin, 1985). На гістологічних поперечних зрізах головного мозку медоносної бджоли гіпоцеребральний ганглії, очевидно, не диференціюється від поворотного нерва. Однак за допомогою методів сканівної електронної мікроскопії доведено, що цей ганглії точно існує (Boleli et al., 1998). Причому, гіпоцеребральний ганглії преімагінальної медоносної бджоли виглядає як подовжена і сплюснена структура, яка щільно прилягає до дорсальної поверхні глотки. За діаметром він подібний до поворотного нерва (рис. 9). Для личинкового гіпоцеребрального ганглія характерні широкі ластоподібні нервові гілки, що тягнуться латерально над глоткою. Тож гіпоцеребральний ганглії не тільки анатомічно, але, ймовірно, і функціонально пов'язаний із глоткою. Від задньої частини гіпоцеребрального ганглія відходять два великих нерви, зазвичай названі стравохідними. Пройшовши невелику відстань вздовж дорсальної поверхні стравоходу, вони спускаються вниз і проходять латерально по обидва боки від стравоходу та вола. Уздовж свого шляху кожен нерв віддає численні тонкі гілки, які встановлюють зв'язок із поверхнею задньої частини передньої

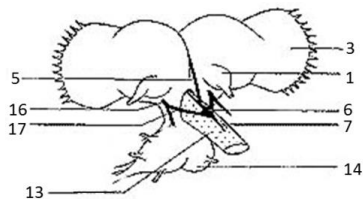
кишки. Стравохідні нерви закінчуються п'ятьма пальцеподібними гілками над бічною поверхнею стравоходу. Зазначається, що, на відміну від *A. mellifera*, в інших перетинчастокрилих гіпоцеребральний ганглії є більш чіткою структурою (Boleli et al., 1998).

У головному мозку всіх досліджених досі комах, а також у багатьох ракоподібних і кільчастих червів виявлені структури, що названі грибоподібними тілами (*corpora pedunculata*). Це – основний асоціативний центр, який отримує сенсорні стимули, особливо нюхові та зорові, і передає інформацію іншим протоцеребральним центрам (Gronenberg, 2001). Крім того, дані утвори відіграють центральну роль у навчанні та пам'яті, а їхній розмір можна співвіднести з розвитком складних моделей поведінки. Найвищого розвитку ці структури досягають у перетинчастокрилих комах (Gillott, 2005).

Грибоподібні тіла – це парні утвори, розташовані по обидва боки від середньої лінії мозку, займаючи значну частину об'єму протоцеребруму. Вони складаються з трьох великих відділів: верхньої чашоподібної частини – чашечки, ніжки або стебельця, та часток. Останні являють собою дво- або трироздільні відгалуження стебельця і називаються відповідно α -, P- і γ -частками. Кожна складова грибоподібних тіл утворена компактними скупченнями багатьох тисяч нейронів – клітин Кеньйона (К-клітини) (названими на честь їхнього першовідкривача - Кенуон 1896), дендрити яких розташовані в чашечках, а поодинокі довгі виступаючі волокна проходять через стебельця, а потім діляться, посылаючи гілки вперед в α -частку і вентрально в P-частку. Кеньон указав на явну подібність між дендритною геометрією К-клітин і клітин Пуркінє мозку хребетних (Mobbs, 1982; Farris et al., 1999).

Грибоподібні тіла головного мозку комах відповідають за формування асоціативної нюхової пам'яті (Menzel 2001; Keene and Waddell 2007). Дофамін і октопамін, які виділяються ними,

А



Б

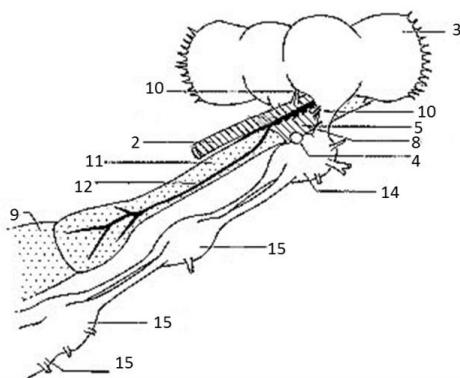


Рис. 9. Схематичне зображення стоматогастральної нервової системи личинок і лялечок медоносної бджоли. Вигляд спереду (А); вигляд ззаду (Б). 1- антенальні частка; 2 - аорта; 3 - мозок; 4.- прилеглі тіла; 5 - комплекс кардіальних тіл та аорти; 5 - сполучний нерв; 6 – фронтальний ганглії; 7 – фронтальний нерв; 8 – гіпоцеребральний ганглії; 9 – середня кишка; 10 – нерви від кардіальних тіл; 11 – стравохід; 12 – стравохідний нерв; 13 – глотка; 14 – підстравохідний ганглії; 15 – грудні ганглії; 16 – лівий фронтальний нерв; 17 – фронтальна коннектива (за: Voleli et al., 1998).

відіграють вирішальну роль у механізмах аверсивної і атрактивної смакової пам'яті відповідно. Різноманітність типів рецепторів у мозку комах, що сприймають ці аміни (дофамін і октопамін), вказує на те, що відповіді на них будуть змінюватися залежно від комплекту рецепторів, які експресуються клітинами-мішенями. Встановлено, що рівні

експресії генів дофамінових та октопамінових рецепторів специфічні для кожної з трьох субпопуляцій нейронів грибоподібних тіл (клітин Кеньйона), а також зазнають різких змін протягом життя бджоли (McQuillan et al., 2012).

Особливо актуальні наразі дослідження впливу низки пестицидів на організм *Apis mellifera*, зокрема – на морфо-біохімічні особливості головного мозку. Так, за допомогою гістохімічних методів показано, що пролонгований вплив сублетальних доз імідаклоприду викликає появу у головному мозку клітин з пікнотичними ядрами, що є ознакою клітинної загибелі. Крім того, клітини грибоподібних тіл бджіл, які піддавалися впливу імідаклоприду в концентраціях LD50/10, виявлялися набряклими. Загибель клітин була підтверджена також імуноцитохімічним методом. Відповідно, зроблено висновок про цитотоксичний вплив на мозок бджіл сублетальних доз імідаклоприду та виявлено, що серед різних складових головного мозку зорові частки найбільш чутливі до дії згаданого інсектициду (de Almeida Rossi, 2013).

Інактивація грибоподібних тіл медоносних бджіл спричиняється також фосфорорганічними інсектицидами, що виражається погіршенням нюху (вивчення/запам'ятовування запахів) та пам'яті. У крайніх медоносних бджіл (*A. m. carnica*) було вивчено вплив фосфорорганічного інсектициду діазінону на активність ацетилхолінестерази (AChE) в нюхових ділянках мозку (область, що іннервує вусики; області грибоподібних тіл і бічних ділянках переднього мозку - бічних рогах). Гістохімічне виявлення AChE показало, що серед усіх досліджених структур інсектицид діазінон істотно знижував сигнал AChE в губі чашечок грибоподібних тіл порівняно з контролем. Тому дослідниками висунуто припущення, що саме ця структура мозку є основним місцем вироблення нюхової пам'яті у бджіл (Glavan, 2020).

У грудях бджоли (рис. 7, 9) є два великих ганглії. Перший – передньогрудний, розташований над передньогрудним стернітом, – іннервує передньогруді і першу пару ніг. Другий, розташований перед середньою парою ніг, являє собою поєднання середньогрудного, задньогрудного і перших двох черевних гангліїв. Цей монолітний ганглії іннервує середні і задні ноги, основи обох пар крил, середньогруді, задньогруді, проподоум і перший абдомінальний сегмент після стебельця (справжній другий сегмент).

Перший та другий ганглії черевця знаходяться у перших двох абдомінальних сегментах позаду стебельця. Але оскільки нервові стовбури, які відходять від цих гангліїв, тягнуться до наступних за ними сегментів вважається, що ці ганглії насправді належать до цих останніх сегментів (тобто до III і IV абдомінальних сегментів). Наступні три ганглії лежать у тих же сегментах, які вони іннервують (V, VI, VIII). Останній ганглії (VII) іннервує також всі сегменти, розташовані позаду нього і тому, ймовірно, за походженням також являє собою синганглії, утворений первинними гангліями VIII IX і X сегментів.

Підглотковий ганглії складається щонайбільше з чотирьох гангліїв, які іннервують нижню щелепу, гіпофаринкс, верхні щелепи та нижню губу.

Навкологлоткові комісури у бджоли настільки короткі, що підглотковий ганглії здається прикріпленим безпосередньо до нижніх країв мозку (Snodgrass, 1956).

Периферійна нервова система

Утворена з нервів, що відходять від гангліїв центральної нервової системи. Крім того, до периферійної нервової системи належать розкидані по тілу чутливі нейрони, часто з вільними нервовими закінченнями (Радченко, Песенко, 1994; Черевко, 2007).

Органи чуттів

Органи зору

У всіх дорослих особин бджіл є три простих ока, розміщених трикутником на голові, і два складних (фасеткових). Бджолина личинка безока. Простими очима бджола сприймає лише ступінь освітленості. *Просте вічко* складається з оточеної пігментними клітинами лінзи, до якої примикають зорові клітини, пов'язані через нервові волокна з мозком. *Складне, або фасеткове, око* утворене із великої кількості окремих одиниць шестигранної форми – омаїдіїв (у матки – 3-4 тис., робочої бджоли – 4-5 тис., у трутня – 7-10 тис.). Кожен омаїдій складається із зовнішньої шестигранної лінзи – кришталіка, до якого примикає кришталевий конус. Під конусом розміщена кришталева паличка, або рабдом, оточений довгими зоровими клітинами, пов'язаними через нервові волокна із зоровими часточками головного мозку. Кожен омаїдій має вигляд тонкої трубочки, відокремленої від сусідніх омаїдіїв шаром світлонепроникних пігментних клітин. На відміну від простих очок в окремих омаїдїях потрапляє не все зображення, а лише його частина, формуючи так свою частку зображення, а цілісна картинка утворюється об'єднанням усіх часток зображення (рис. 10). Такий зір ще називають *мозаїчним* (Соломатин, 2010).

Складними очима бджоли бачать рухомі та нерухомі предмети, розрізняють їх форму та колір. Складні очі дають чітке зображення предметів, що знаходяться поряд, і дозволяють розрізнити силуети віддалених. Вони чітко фіксують найменші рухи навколо себе. Фасеткові очі не мають здатності до акомодациї, тобто не пристосовуються до бачення на різних відстанях. Тому бджіл, як і інших комах, можна назвати «вкрай короткозорими». У них виявляється обернено пропорційний зв'язок між відстанню до даного об'єкта і числом помітних

деталей: чим ближче об'єкт, тим більше деталей бачить комаха (Gillott, 2005).

Найбільші складні очі у трутнів. Вони займають значну частину голови і допомагають добре бачити довкілля, особливо під час парувальних польотів. У робочих бджіл і матки очі мають видовжену донизу форму. Ділянка світлового спектру,

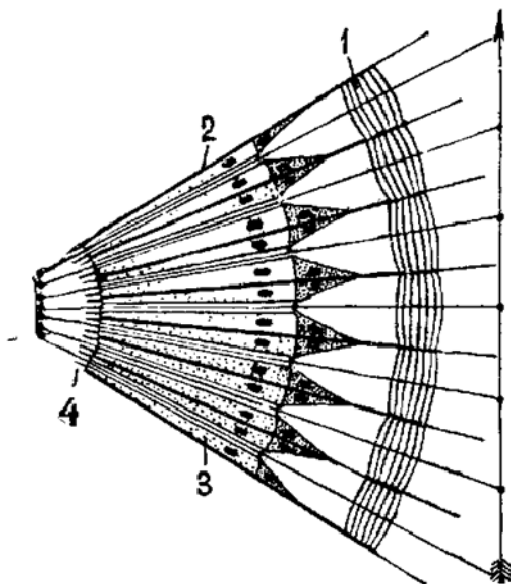


Рис. 10. Схематичне зображення складного ока бджоли. 1 – лінзи, 2 – пігментні клітини, 3 – зорові клітини, 4 нервові волокна (за: Виноградова & Зайцев, 1964).

що сприймається бджолами у порівнянні з видимою для людини ділянкою зміщена в сторону більш коротких хвиль. Бджоли сприймають ультрафіолетові промені (довжина хвиль 300-390 мм), але не сприймають червоні (довжина хвиль 630-800 мм). Особливо добре вони бачать також чистий жовтий і синій кольори. Забарвлення багатьох предметів сприймається

бджолам не так, як людиною, залежно від характеру відбиття ними ультрафіолетових променів (Соломатин, 2009; Netto, Cruz-Landim, 2000).

За типом кольорового сприйняття бджоли трихромати. Основна передумова кольорового зору – наявність фоторецепторів з різною спектральною чутливістю. У фасеткових очах бджолиних (бджіл і джмелів) виявлено три спектральні типи фоторецепторів з піком в УФ, синій і зеленій частинах спектра. На першому етапі кольорового кодування фоторецептори з різною спектральною чутливістю поглинають кванти світла в певних діапазонах довжин хвиль. Другий етап відповідає нейронним пострецепторним механізмам, де обробляються рецепторні сигнали. На третьому етапі відбувається порівняння виходів пострецепторних механізмів між стимулами. Результатом цього порівняння є оцінка подібності між стимулами. Четвертий етап – поведінкова реакція, яка залежить від результату оцінки подібності (de Ibaña et al., 2014).

Ольфакторне відчуття

Медоносні бджоли, як і інші комахи, належать до тварин-макросматиків, тобто мають сильно розвинений нюховий апарат. Нюх допомагає їм відшукувати їжу або місце для яйцекладки, орієнтуватися в просторі.

У бджіл як суспільних комах нюхові стимули забезпечують хімічну регуляцію статевого дозрівання і спілкування між особинами однієї колонії. Але особливо важливу роль відіграє нюх у статевій поведінці, оскільки запах статевого феромону служить основним засобом знаходження, впізнання та зустрічі статей при розмноженні.

У більшості комах сприйняття запахів здійснюється *дистантними хеморецепторами*, які у комах представлені

різного роду нюховими сенсилами, розташованими на антенах (рис. 11), а іноді і на навколоротових придатках (максилярні щупики) (Letzkus et al., 2006).

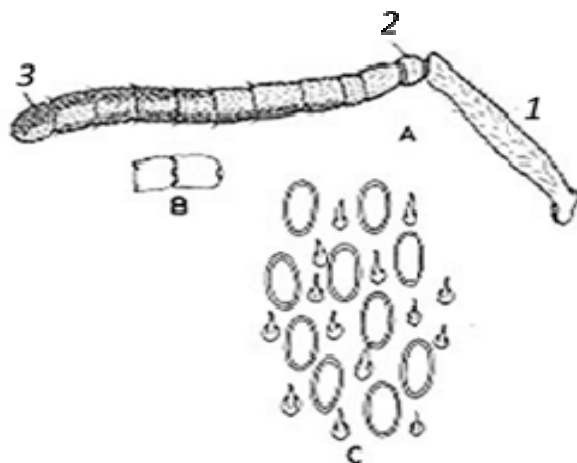


Рис. 11. Антена медоносної бджоли. Антена робочої бджоли (А); з'єднання сегментів (В); сенсорні пластинки і волоски (С) (за: Carreck et al., 2013).

У медоносних бджіл органами нюху служать заглиблення – *нюхові ямки*, які розташовані на восьми останніх члениках вусиків у кількості 6000. Чутливість до запахів зникає після видалення восьми дистальних члеників обох антен, тобто у бджіл дистантні хеморецептори на навколоротових придатках, а також на основному членику антени і трьох перших члениках джгутика відсутні. Аксони нюхових рецепторних нейронів, асоційованих із базиконічними сенсилами, проєктуються у специфічний клубочковий кластер антенальної частки головного мозку (Kropf et al., 2014).

З огляду на поведінкову важливість запахів, *A. mellifera* володіє добре розвиненою нюховою системою, що містить 177 нюхових рецепторних генів і аналогічне число відповідних

нюхових клубочків в антенальних частках головного мозку. Вусики робочих бджіл і трутнів різняться між собою. Однією з відмінностей є наявність базиконічних сенсил на антенах робочих (самок) і їх відсутність у трутнів (самців). Крім того, антенальні частки у мозку трутнів містять меншу кількість клубочків порівняно з обома кастами самок (робочі та королеви) (Robertson, Wanner, 2006; Kropf et al, 2014).

Експериментально перевірено здатність медоносних бджіл під час польоту розрізняти запах із масиву з 44 одночасно представлених речовин. Стимули містили гомологічні ряди аліфатичних спиртів, альдегідів і кетонів, ізомерні форми деяких із цих речовин, а також кілька терпенів і запахових сумішей. У результаті доведено здатність бджоли чітко розрізняли 97,0 % із 1848 перевірених пар запахів, продемонструвавши так чудову ефективність розрізнення під час тестування у вільному польоті з набором структурно споріднених речовин (Laska et al., 1999).

Органи слуху

Медоносні бджоли здатні видавати повітряні звукові сигнали під час своєрідних танців, які містять інформацію про розташування джерел їжі. Звуки танцюючої бджоли, частотою приблизно 260 Гц, генеруються вібрацією крил. Танцювальний звук характеризується ритмічним рухом частинок повітря із значними амплітудами швидкості. У результаті дослідів із навченими бджолами з'ясовано, що для виявлення низькочастотних звуків у медоносних бджіл служить Джонстонів орган, тоді як ані механосенсорні волоски на антенах чи голові, ані групи щетинок у місцях причленування антен не виконують цієї функції (Dreller & Kirchner, 1993).

Джонстонів орган – це одна або кілька груп хордотональних сенсил, розташованих на педицеллюсі. Цей

орган присутній у всіх дорослих комах і багатьох личинок і, як правило, виконує пропріоцептивну функцію, сигналізуючи про положення антени відносно голови, напрям і силу повітряних чи водних течій або – про орієнтацію комахи у воді. Однак у робочих медоносних бджіл, а також у самців москітів і хірономід він спеціалізувався для сприйняття звуків. Низькочастотні звуки, створені вібрацією крил, сприймаються джонстоновим органом, а тривалість звукового сигналу є мірою відстані до джерела їжі (Gillott, 2005).

Бджолярам давно відома звукова сигналізація маток, так званий «спів» їх напередодні виходу другого рою: молода матка, яка вийшла, з маточника видає тонкі протяжні звуки, на які більш приглушено відповідають її сестри, що знаходяться в маточниках. При цьому матка, яка вийшла притискається до порожніх сотів, що діє як резонатор, що підсилює звук. Звуковий сигнал матки складається з 6-20 імпульсів, перший з яких найбільш тривалий (з 1-1,5). Тривалість наступних імпульсів коливається від 0,25 до 0,6 с, а паузи між ними і першим імпульсом становлять 0,15-0,25 с. Особливі звуки видає бджолина сім'я, яка готується до роїння. Характерні звуки відтворює безматочна сім'я. Бджола-розвідниця, яка знайшла місце для медозбору, повідомляє про це інших бджіл спеціальним «танцем» і супроводжує його відповідними звуками, без яких «танець» не справляє на інших особин мобілізуючої дії (Еськов, 2013).

Механорецепція

Серед різноманітних механорецепторів, розташованих по всьому тілу бджоли, основне значення мають антени, на джгутиках яких розміщені сенсили. Розрізняють волосоподібні (триходні (типів А і В), базиконічні і загострені) та пластинчасті типи сенсил (Haase et al., 2011) (рис. 12). Зокрема,

на кінчику антени знаходиться сенсорна пластинка, якій належить центральна роль у сприйнятті механосенсорної інформації. Ця ділянка кінцевого джгутикового антеномера вкрита великою кількістю смакових волосків і численними маленькими, які вважаються унімодальними тактильними волосками. Обидва типи сенсил містять механорецептор, який бере участь у антенному скануванні об'єкта. При контакті антен з предметом вони виконують складні тривимірні рухи. Це призводить до частого контакту сенсорної пластинки з об'єктом, унаслідок чого виникає нервовий імпульс, який по аксонах нейронів передається до головного мозку (Scheiner et al., 2005).

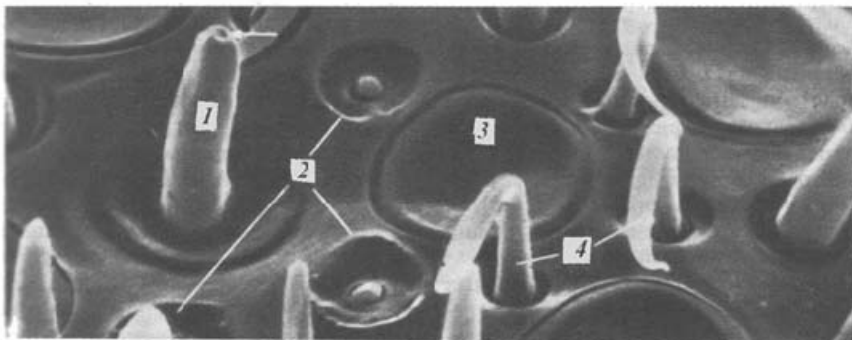


Рис. 12. Чутливі рецептори на джгутику вусика робочої бджоли *Apis mellifera*. Показано 4 типи сенсил: 1 – базиконічні; 2 – дзвоноподібні; 3 – плакоїдні; 4 –трихоїдні сенсили (за: Чайка, 2010).

Сучасними нейрофізіологічними дослідженнями доведено взаємозв'язок між механо- та ольфакторними відчуттями. Імовірно, це необхідно для відчуття легких речовин, що переносяться із потоками повітря (Tiraboschi et al., 2021).

Трихоїдні сенсили розподілені по поверхні тіла нерівномірно. Найбільше їх біля ротового апарату та кінцівок,

які дотикаються до інших поверхонь чи до інших частин тіла. Деякі фазичні сенсори уловлюють найменші коливання повітря, що здійснюються, наприклад, хижак, який перебуває поблизу, і так являють собою систему попередження про небезпеку. Група тонічних трихоїдних сенсорів сигналізують про положення частин тіла одне відносно одного (Чайка, 2010).

Відчуття часу та напрямку

Внутрішнім механізмом відчуття часу у бджіл є добовий ритм обміну речовин. Спеціального органу, відповідального за цю функцію, немає. У поведінці бджіл спостерігається здатність відчувати і запам'ятовувати, в яку годину доби відбувається та чи інша подія в їхньому житті. Бджоли-робітніці добре запам'ятовують годину надання їм підгодівлі за умови, що сироп дають в один і той же час. Якщо протягом двох днів особини не вилітають з вулика через дощову погоду, це не порушує звичайного розкладу їхніх польотів на збір нектару й пилюку.

Через проміжок часу (понад 48 год) бджоли втрачають умовний рефлекс на місце медозбору. Вони відчують також чергування світла і темряви.

Бджоли чудово запам'ятовують напрямок, де розміщені медоноси або вулик. Основним орієнтиром, по якому ведеться відлік, є сонце. Ознайомлення із його розташуванням відбувається при першому обльоті гніздової бджоли. Після цього внутрішній механізм бджоли постійно проводить розрахунок кута зміщення сонця та відлік часу. Навіть у повній темряві вулика літна бджола знає, де у цей час розміщене сонце і скільки часу їй залишилося для польотів на медоноси до його заходу.

Проведено імуногістохімічне дослідження статусу метилювання гістону H3 по лізину 4 в мозку медоносної бджоли

в різні терміни після сеансу асоціативного навчання. Виявлено, що рівень метилювання НЗК4 у нейронах грибоподібних тіл бджіл дослідної групи після вироблення умовного рефлексу на запах був достовірно вищий, ніж у контрольній групі через 1, 6 і через 24 години (Швецов, Лопатина, 2015).

Список літератури

1. Гробов, О. Ф., Смирнов, А. М., & Попов, Е. Т. (1987). *Болезни и вредители медоносных пчёл*. Агропромиздат.
2. Виноградова, Т. В., & Зайцев, В. П. (1966). *Пчела и здоровье человека*. М.: Россельхозиздат.
3. Еськов, Е. К. (2013). Генерация, восприятие и использование акустических и электрических полей в коммуникациях медоносной пчелы. *Биофизика*. 58(6):1051-1064
4. Радченко, В. Г., & Песенко, Ю. А. (1994). *Биология пчел (Hymenoptera, Apoidea)*.
5. Тыщенко, В. П. (1986). *Физиология насекомых*. М.: Высш. шк.
6. Федоряк, М. М., Тимочко, Л. І., Шкробанець, О. О., ... Буркут, В. І., & Сосновський, К. С. (2022). Втрати бджолиних колоній в Україні: результати після зимівлі 2020–2021 роках. *Науковий вісник Чернівецького університету. Біологія (Біологічні системи)*, 14(1): 45–55.
7. Чайка, С. Ю. (2010). *Нейроморфология насекомых*. М: Типография Россельхозакадемии.
8. Черевко, Ю. А., & Аветисян, Г. А. (2007). *Пчеловодство*. М.: АСТ: Астрель.
9. Швецов, А. В., & Лопатина, Н. Г. (2015). Молекулярно-генетическая основа латерализации долговременной памяти у медоносной пчелы *Apis mellifera* L. *Асимметрия*. 4(9): 18-25.

10. Шовен, Р. (1953). *Физиология насекомых*. М.: Изд-во иностранной литературы.
11. Al-Sherif, A. A., Mazeed, A. M., Ewis, M. A., Nafea, E. A., Hagag, E. E., & Kamel, A. A. (2017). Activity of salivary glands in secreting honey-elaborating enzymes in two subspecies of honeybee (*Apis mellifera* L.). *Physiol Entomol*, 42(4): 397-403.
12. Atmowidjojo, A. H., Wheeler, D. E., Erickson, E. H., & Cohen, A. C. (1997). Temperature tolerance and water balance in feral and domestic honey bees, *Apis mellifera* L. *Comp Biochem Physiol*, 118a(4): 1399-1403.
13. Bailey, L. (1954). The Respiratory currents in the tracheal system of the adult honey-bee. *J Exp Biol*, 31(4): 589-593.
14. Barbosa-Costa, K, Kerr, We, & Carvalho-Zilse, G. (2012). Number of malpighian tubules in larvae and adults of stingless bees from Amazonia. *Neotrop Entomol*. 41: 42-45.
15. Boleli, I. C., Simões, Z. L. P., & Hartfelder, K. (1998). The stomatogastric nervous system of the honey bee (*Apis mellifera*) in a critical phase of caste development. *J Morphol*, 236: 139-149.
16. Bonelli, M, Bruno, D, Caccia S., ... Tettamanti, G, & Casartelli, M. (2019). Structural and functional characterization of *Hermetia illucens* larval midgut. *Front Physiol*, 10(204): 1-18.
17. Bonfanti, P, Colombo, A, Heintzelman, M. B., Mooseker, M. S., & Camatini, M. (1992). The molecular architecture of an insect midgut brush border cytoskeleton. *Eur J Cell Biol*, 57: 298-307.
18. Caccia, S, Casartelli, M, & Tettamanti, G. (2019). The amazing complexity of insect midgut cells: types, peculiarities, and functions. *Cell Tissue Res*, 377: 505-525.
19. Carreck, N. L., Andree, M., Brent, C. S.,... Hatjina, F., & van Engelsdorp, D. (2013). Standard methods for *Apis mellifera* anatomy and dissection. *J Apic Res*, 52(4): 1-40.

20. Cavalcante, V. M., & Cruz-Landim, C. (1999). Types of cells present in the midgut of the insects: A review. *Naturalia*, 24: 19-40.
21. Ceylan, A., Sevin, S., & Özgenç, Ö. (2019). Histomorphological and histochemical structure of the midgut and hindgut of the Caucasian honey bee (*Apis mellifera caucasia*). *Turk J Vet Anim Sci*, 43: 747-753.
22. Cintra-Socolowski, P., Nocelli, R., Roat, T., Silva-Zacarin, E., & Malaspina, O. (2016). Comparative physiology of Malpighian tubules: form and function. *Open Access Insect Physiol*, 13: 13-23.
23. Cooper, P. D., & Schaffer, W. M. (1985). Temperature regulation of honey bees (*Apis mellifera*) foraging in the Sonoran desert. *J Exp Biol*, 114: 1-15.
24. Corby-Harris, V., Snyder, L., & Meador, C. (2019). Fat body lipolysis connects poor nutrition to hypopharyngeal gland degradation in *Apis mellifera*. *J Insect Physiol*, 116: 1-9.
25. Cruz, A. S., Silva-Zacarin, E. C. M., Bueno, O. C., & Malaspina, O. (2010). Morphological alterations induced by boric acid and fipronil in the midgut of worker honeybee (*Apis mellifera* L.) larvae. *Cell Biol Toxicol*, 26: 165-179.
26. Cruz-Landim, C., & Melo, R. A. (1981). *Desenvolvimento e envelhecimento de Scaptotrigona postica (Hymenoptera: Apidae)*. Aspectos histológicos e histoquímicos. 31. São Paulo: Aciesp.
27. Cruz-Landim, C., & Cavalcante, V. M. (2003). Ultrastructural and cytochemical aspects of metamorphosis in the midgut of *Apis mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae: Apinae). *Zool Sci*, 20 (9): 1099-1107.
28. Cruz-Landim, C. (1976). Degenerative changes in heart muscle from senescent honeybee workers (*Apis mellifera adansonii*). *J Invertebr Pathol*, 27: 1-5.

29. da Costa Domingue, C. E., Inouea Elaine, V. B., & da Silva-Zacarin, C. M. (2020). Foragers of Africanized honeybee are more sensitive to fungicide pyraclostrobin than newly emerged bees. *Environ Poll*, 266 (Part 2):115267.
30. Dalal, M. A. (2018). Comparing the histological structure of the fat body and malpighian tubules in different phases of honeybees, *Apis mellifera jemenatica* (Hymenoptera: Apidae). *J Entomol*, 15: 114-124.
31. de Castro, A., Martinez, M. B., Cossolin, L. C., Serra, J. F. S., & Serrão, J. E. (2020). Cytotoxic effects on the midgut, hypopharyngeal, glands and brain of *Apis mellifera* honey bee workers exposed to chronic concentrations of lambda-cyhalothrin. *Chemosphere*, 248 (7422): 126075.
32. de Ibarra, N. H., Vorobyev, M., & Menzel, R. (2014). Mechanisms, functions and ecology of colour vision in the honeybee. *Comp Physiol*, 200: 411-433.
33. de Sousa, G., & Conte, H. (2013). Midgut morphophysiology in *Sitophilus zeamais* Motschulsky, 1855 (Coleoptera: Curculionidae). *Micron*, 51: 1-8.
34. Diao, Q., Yuan, K., Liang, P., & Gao, X. (2006). Tissue distribution and properties of glutathione S-transferases in *Apis cerana cerana* Fabricius and *Apis mellifera ligustica* Spinola. *J Apic Res*, 45(3): 145-152.
35. Dreller, C., & Kirchner, W. H. (1993). Hearing in honeybees: localization of the auditory sense organ. *J Comp Physiol*, 173(3):275-279.
36. Faita, M. R., de Maseiros Oliveira, E., Alves Júnior, V. V., Lacio Orth, A., & Nodari, R., O. (2018). Changes in hypopharyngeal glands of nurse bees (*Apis mellifera*) induced by pollen-containing sublethal doses of the herbicide Roundup. *Chemosphere*. 211: 566-572.

37. Farris, G. E., Robinson, R. L., Davis, A., & Fahrbach, S. E. (1999). Larval and pupal development of the mushroom bodies in the honey bee, *Apis mellifera*. *J Comp Neurol*, *414*: 97-113.
38. Fyg, W. (1960). Über krankhafte Steinbildung im Rektum der Bienenkönigin. *Zeitschrift für Bienenkunde*. *5*: 93-100.
39. Fyg, W. (1964). Anomalies and diseases of queen honey bee. *Annu Rev Entomol*, *9*: 207-224.
40. Gillott, C. (2005). *Entomology*. Third Edition. Springer.
41. Glavan, G. (2020). Histochemical staining of acetylcholinesterase in carnelian honeybee (*Apis mellifera carnica*) brain after chronic exposure to organophosphate diazinon. *J Apic Sci*, *64* (1): 123-130.
42. Gonçalves, W. G., Fernandes, K. M., Santana, W. C., Martins, G. F., Zanuncio, J. C., & Serrão, J. E. (2018). Post-embryonic development of the Malpighian tubules in *Apis mellifera* (Hymenoptera) workers: morphology, remodeling, apoptosis, and cell proliferation. *Protoplasma*. *255*: 585-599.
43. Gregorc, A., & Bowen, D. I. (1997). Programmed cell death in the honey-bee (*Apis mellifera* L.) larvae midgut. *Cell Biol Int*, *21*(3): 151-158.
44. Gronenberg, W. (2001). Subdivisions of hymenopteran mushroom body calyces by their afferent supply. *J Comp Neurol*, *435*: 474-489.
45. Haase, A., Rigosi, E., Frasnelli, E., ... Giorgio Vallortigara, & G., Renzo, A. (2011). A multimodal approach for tracing lateralisation along the olfactory pathway in the honeybee through electrophysiological recordings, morphofunctional imaging, and behavioural studies. *Eur Biophys*, *40*: 1247-1258.
46. Higes, M., Martín-Hernández, R., Garrido-Bailón, E., ... Mayo, R., & Bernal, J. L. (2009). Honeybee colony collapse due to *Nosema ceranae* in professional apiaries. *Environ Microbiol Rep*, *1*(2): 110-113.

47. Huo, X., Wu, B., Feng, M., ... Qi, Y., & Li, J. (2016). Proteomic analysis reveals the molecular underpinnings of mandibular gland development and lipid metabolism in two lines of honeybees (*Apis mellifera ligustica*). *J Proteome Res*, *15*(9): 3342-3357.
48. Keene, A. C., & Waddell, S. (2007). *Drosophila* olfactory memory: Single genes to complex neural circuits. *Nat Rev Neurosci*, *8*: 341-354
49. Khan, Kh. A., Ghramh, H. A., & Ahma, Z. (2021). Honey bee (*Apis mellifera*) preference towards micronutrients and their impact on bee colonies. *Saudi J Biol Sci*, *28*: 3362-3366.
50. Klose, S. P., Rolke, D., & Baumann, O. (2017). Morphogenesis of honeybee hypopharyngeal gland during pupal development. *Front Zool*, *14*: 22.
51. Koning, R. E. (1994). "Honeybee Biology". Plant Physiology Website.
http://koning.ecsu.ctstateu.edu/plants_human/bees/bees.html
52. Kovac, H., Stabentheiner, A., Hetz, S. K., Petz, M., & Crailsheim, K. (2007). Respiration of resting honeybees. *J Insect Physiol*, *53*(12): 1250-1261.
53. Kropf, J., Kelber, C., Bieringer, K., & Rössler, W. (2014). Olfactory subsystems in the honeybee: sensory supply and sex specificity. *Cell Tissue Res*, *357*: 583-595.
54. Kropf, P., Ribi, W. A., & Wood, J. T. (2006). Lateralization of Olfaction in the Honeybee *Apis mellifera*. *Curr Biol*, *16*: 1471-1476.
55. Kwong, W. K., Medina, L. A., Koch, H., ... Jaffé, R., & Moran, N. A. (2017). Dynamic microbiome evolution in social bees. *Sci Adv*, *3*: e1600513.
56. Laska, M., Galizia, C., Giurfa, M., & Menzel, R. (1999). Olfactory discrimination ability and odor structure-activity relationships in honeybees. *Chem Senses*, *24*(4): 429-438.

57. Li, G., Zhao, H., Liu, Z., Wang, H., Xu, B., & Guo, X. (2018). The wisdom of honeybee defenses against environmental stresses. *Front Microbiol*, *9*: 1-15.
58. Lopes, M. P., Fernandes, K. M., Gonçalves, W. G., Miranda, F. R., Serrão, J. E., & Martins, G. M. (2018). Spinosad-mediated effects on the walking abilities, midgut, and malpighian tubules of Africanized honey bee workers. *Pest Manag Sci*, *74*(6): 1-27.
59. Mao, W., Schuler, M. A., & Berenbaum, M. R. (2011). CYP9Q-mediated detoxification of acaricides in the honey Bee gut symbiont helps host detoxify pesticide bee (*Apis mellifera*). *Proc Natl Acad Sci USA*, *108*: 12657-12662.
60. Martin, S. J., Correia-Oliveira, M. E., Shemilt, S., & Drijfhout, F. P. (2018) Is the salivary gland associated with honey bee recognition compounds in worker honey bees (*Apis mellifera*)? *J Chem Ecol*, *44*: 650-657.
61. Martin-Hernandez, R., Higes, M., Perez, J. L., Nozal, M. J., Gómez, L., & Meana, A. (2007). Short term negative effect of oxalic acid in *Apis mellifera iberiensis*. *Span J Agric Res*, *5*(2): 474-480.
62. Martins, G. F., Neves, C. A., Campos, L. A., & Serro, J. E. (2006). The regenerative cells during the metamorphosis in the midgut of bees. *Micron*, *37*: 161-168.
63. McQuillan, H. J., Nakagawa, S., & Mercer, A. R. (2012). Mushroom bodies of the honeybee brain show cell population-specific plasticity in expression of amine-receptor genes. *Cold Spring Harb Lab Press*, *19*:151-158.
64. Menzel, R. (2001). Searching for the memory trace in a mini-brain, the honeybee. *Learn Mem*, *8*: 53-62.
65. Mobbs, P. G. (1982). The brain of the honeybee *Apis mellifera* L. The connections and spatial organization of the mushroom bodies. *Phil Trans R Soc Lond*, *298*: 309-354.

66. Netto, J. C., & Cruz-Landim, C. (2000). Changes in the structure and pigmentation of the eyes of honeybee (*Apis mellifera* L.) queens with the “limão” mutation. *Genet Mol Biol*, 23(1): 93-96.
67. Neves, C. A., Serrao, J. E., & Gitirana, L. B. (2003). Ultrastructural study of the metamorphosis in the midgut of *Melipona quadrifasciata anthidioides* (Apidae, Meliponini) worker. *Sociobiology*, 41: 443-459.
68. Örösi-P'1, Z. (1957). The role of the mandibular glands of the honeybee. *Bee World*, 38(3): 70-73.
69. Penzlin, H. (1985). Stomatogastric nervous system. In G.A. Kerkut and L.I. Gilbert (eds.): *Compr Insect Physiol, Biochem Pharmacol*, 5: 371-407.
70. Raes, H., Verbeke, M., Meulemans, W., & Coster, W. D. (1994). Organisation and ultrastructure of the regenerative crypts in the midgut of the adult worker honeybee (*Apis mellifera* L.). *Tissue Cell*, 26: 223-231.
71. Rand, E. E., Smit, S., Beukes, M., Apostolides, Z., Pirk, C. W. W., & Nicolson, S. W. (2015). Detoxification mechanisms of honey bees (*Apis mellifera*) resulting in tolerance of dietary nicotine. *Scientific Reports*. 5: 11779.
72. Rehm, E. (1939). Die Innervation der inneren Organe von *Apis mellifica*. Zugleich ein Beitrag zur Frage des sog. sympathischen Nervensystems der Insekten. *Z Morphol Ökol Tiere*, 36: 89-122.
73. Renzi, M. T., Rodríguez-Gasol, N., Medrzycki, P., ... Maini, S., & Sgolastra, F. (2016). Combined effect of pollen quality and thiamethoxam on hypopharyngeal gland development and protein content in *Apis mellifera*. *Apidologie*, 47: 779-788.
74. Respiration and Circulation in Honey Bees. American Bee Journal Site. <https://americanbeejournal.com/respiration-and-circulation-in-honey-bees/>

75. Respiratory System. Chapter 9.
<https://www.understandingbee anatomy.com/wp-content/uploads/2012/10/Chapter-9-The-Respiratory-System2.pdf>
76. Roberta, C. F., Cintra-Socolowski, P., Malaspina, O., & Roat, T. C. (2016) Comparative physiology of Malpighian tubules: form and function. *Open Access Insect Physiol*, 6: 13-23.
77. Robertson, H. M., & Wanner, K. W. (2006). The chemoreceptor superfamily in the honey bee, *Apis mellifera*: expansion of the odorant, but not gustatory, receptor family. *Genome Res*, 16: 1395-1403.
78. Rossi, C., Roat, T. C., Tavares, D. A., Cintra-Socolowski, P., & Malaspina, O. (2013). Effects of sublethal doses of imidacloprid in malpighian tubules of africanized *Apis mellifera*. *Microsc Res Tech*, 76: 552-558.
79. Rossi, C. A., Roat, T. C., Tavares, D. A., Cintra-Socolowski, P., & Malaspina, O. (2013). Brain morphophysiology of africanized bee *apis mellifera* exposed to sublethal doses of imidacloprid. *Arch Environ Contam Toxicol*, 65: 234-243.
80. Scheiner, R., Schnitt, S., & Erber, J. (2005). The functions of antennal mechanoreceptors and antennal joints in tactile discrimination of the honeybee (*Apis mellifera* L.). *J Comp Physiol A*, 191(9): 857-864.
81. Schwab, E. R. (1989). *Heartbeat rate modulation mediated by the ventral nerve cord in the honey bee, Apis mellifera*. Loma Linda University Electronic Theses, Dissertations & Projects. 1346.
82. Smodiš Škerl, M., & Gregorc, A. (2015) Characteristics of hypopharyngeal glands in honeybees (*Apis mellifera carnica*) from a nurse colony. *Slov Vet Res*, 52(2): 67-74.
83. Snodgrass, R. E. (1956). *Anatomy of the honeybee*. Cornell University.

84. Szymaś, B., Langovska, A., & Kazimierczak, M. (2012). Histological structure of the midgut of honey bees (*Apis mellifera* L.) fed pollen substitutes fortified with probiotics. *J Apic Sci*, 56(1): 65-71.
85. Szymaś, B., & Przybył, A. (2007). Midgut histological picture of the honey bee (*Apis mellifera* L.) following consumption of substitute feeds supplemented with feed additives. *Nauka Przyroda Technologie*, 1: 4-48.
86. Tiraboschi, E., Leonardelli, L., Segata, G., & Haase, A. (2021). Parallel processing of olfactory and mechanosensory information in the honey bee antennal lobe. *Front Physiol*, 12: 790453.
87. vanEngelsdorp, D., Traynor, K. S., Andree, M., ... Saegerman, C., & Cox-Foster D. L. (2017). Colony Collapse Disorder (CCD) and bee age impact honey bee pathophysiology. *PloS One*, 12(7): 1-23.
88. Ward, K. N., Coleman, J. L., Clinnin, K., Fahrbach, S., & Rueppell, O. (2008). Age, caste, and behavior determine the replicative activity of intestinal stem cells in honeybees (*Apis mellifera* L.). *Exp Gerontol*, 43: 530-537.
89. Wegener, J., Huang, Z. Y., & Lorenz, M. W. (2009). Regulation of hypopharyngeal gland activity and oogenesis in honey bee (*Apis mellifera*) workers. *J Insect Physiol*, 55: 716-725.
90. Zheng, H., Steele, M. I., Leonard, S. P., Motta, E. V. S., & Moran, N. A. (2018). Honey bees as models for gut microbiota research. *Lab Animal*, 47(11): 317-325.

РОЗДІЛ 2.

РОЗМНОЖЕННЯ МЕДОНОСНИХ БДЖІЛ

В.Д. Броварський, Г.Г. Савчук

Бджолина колонія – біологічна й господарська одиниця, пристосована до самостійного існування і відтворення потомства, у складі якої є матка, робочі бджоли і трутні. Колонія є вищою формою, третім рівнем інтеграції живого, коли функціональна діяльність індивідів для створення умов існування й розмноження об'єднуються в цілісну соціальну структурну одиницю, де особини диференціюються на здатних і нездатних до відтворення потомства та набули досконалих форм комунікації.

Бджолина колонія численна і водночас нестабільна за своїм складом. В гнізді постійно перебувають жіночі особини – матка і робочі бджоли. Бджолина матка – це жіноча особина колонії, що має розвинену статеву систему та відсутні робочі пристосування на екзоскелеті. Після парування з трутнями, матка спроможна відкладати запліднені і незапліднені яйця впродовж 4–5 сезонів. Вона продукує маточний феромон, який об'єднує всіх членів колонії в цілісну біологічну одиницю (Левченко и др., 1979; Василяди, 1991а). Як правило, в гнізді медоносною бджолою (*Apis mellifera* L.) живе одна матка. Робочі бджоли – численна група жіночих особин колонії, які мають недорозвинену статеву систему. У них розвинені залози зовнішньої та внутрішньої секреції, а також робочі органи. Робочі бджоли забезпечують важливі для колонії функції: відбудова гнізда і підтримання в ньому мікроклімату та санітарно-гігієнічних умов; льотно-збиральна діяльність; формування кормових запасів; годівля і вирощування розплоду;

виробництво біологічно активних продуктів тощо (Snodgrass, 1956; Радченко & Песенко, 1994).

Трутні є чоловічою кастою у гнізді бджіл. Цих особин бджоли вирощують у період з кінця весни до завершення медозбірного сезону. Самці проживають у сім'ї тимчасово, впродовж кількох місяців весняно-літнього сезону, але в окремих випадках (загибель матки, хвороба тощо) бджоли можуть залишати їх і на зиму, а за відсутності кормів і медозбору видаляти з гнізд і влітку. Вони виконують лише одну функцію – спаровування. Після еверсії статевих органів трутень гине, а тому парування з іншою маткою неможливе (Лаврехин, 1956; Winston, 1991; Prabuca et al., 1999).

Сім'ї медоносних бджіл притаманні два види розмноження: збільшення чисельності особин шляхом відтворення окремих індивідуумів і поділ самих сімей – роїння. Перша форма розмноження особин відбувається завдяки відкладанню плідною маткою запліднених чи незапліднених яєць у комірки стільників. Запліднене яйце, яке утворюється внаслідок злиття жіночої і чоловічої гаплоїдних гамет, має диплоїдний набір хромосом ($2n=2x=32$). З таких яєць у процесі подальших перетворень (личинка, передлялечка, лялечка, імаго) розвиваються робочі бджоли і матки. Із незапліднених яєць (партеногенетичний розвиток) розвиваються трутні. Такі особини мають гаплоїдний набір хромосом ($x=16$), який успадкований від матері (Weaver, 1966; Weiss, 1986; Wyatt, 1999).

Упродовж 60–100 млн. років, як наслідок підвищення пристосованості до умов навколишнього середовища, у медоносних бджіл удосконалювалась поведінка, системи взаємозв'язку між особинами, поглиблювались морфо-фізіологічні розбіжності і розподіл функцій між ними тощо. Серед усього різноманіття набутих пристосувань одним із важливих є відтворення потомства, де задіяні всі стази бджіл.

Так, матка після спарування з трутнями відкладає яйця, а робочі бджоли забезпечують вирощування розплоду.

Будова статеві системи бджолої матки

Статева система матки – найбільш розвинена серед її внутрішніх органів, особливо це стосується яєчників. Статеві органи бджолої матки зосереджені у черевці (Рутнер и др., 1981; Belčić i tako dalje, 1985). До їх складу належать такі основні органи: парні яєчники, два латеральні яйцепроводи, непарний яйцепровід, спермоприймач (сперматека), піхвовий клапан, піхва, камера жала (рис. 1, 2).

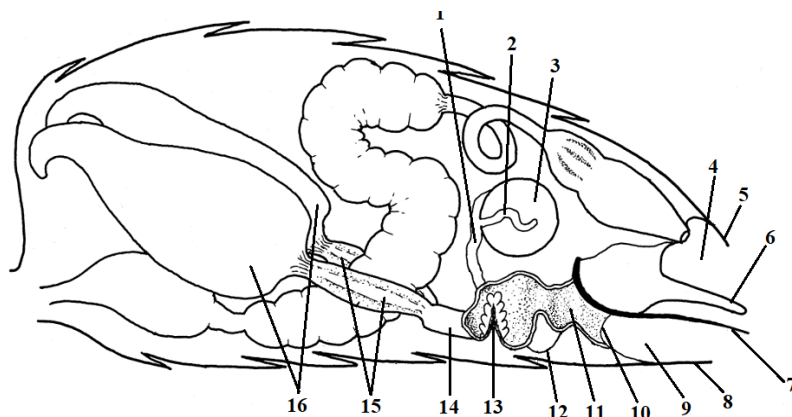


Рис. 1. Статеві органи бджолої матки, вигляд з лівої сторони від піхви: 1 – протока спермоприймача; 2 – придаткова залоза; 3 – спермоприймач; 4 – анальна частина камери жала; 5 – тергіт черевця; 6 – дорсальна частина жалоносного апарату; 7 – жало; 8 – стерніт черевця; 9 – парувальна частина камери жала; 10 – отвір піхви; 11 – піхва; 12 – права бічна кишенька жальної камери; 13 – піхвовий клапан; 14 – непарний яйцепровід; 15 – парні (латеральні) яйцепроводи; 16 – яєчники (Mackensen & Tucker, 1970).

Яєчники, які мають грушоподібну форму, розміщені у передній частині черевця, симетрично відносно верхньої частини склеритів (Лебедев & Билаш, 1991). Їх верхівки знаходяться під другим тергітом черевця, але в період репродуктивної діяльності матки вони розвиваються та зміщуються до першого. Яєчники розміщені у зоні другого, третього і частково четвертого склеритів. У плідних маток яєчники займають повністю зону і четвертого склериту. Довжина яєчників становить 5–6 мм, а їхня ширина – 3–4 мм (Таранов, 1965).

Яєчники бджолиних маток складаються з великої кількості паралельно розташованих яйцевих трубочок, в яких проходить процес овогенезу (формування і дозрівання яйцеклітин). Яйцеві трубочки містять яйцеклітини на різних стадіях розвитку та дозрівання (рис. 3). На передньому кінці яєчника яйцеві трубочки тонкі, але поступово їх діаметр збільшується. Унаслідок цього зростає товщина всього яєчника.

На початку товщина яйцевих трубочок у 7–12 разів менша, ніж у середній частині яєчника. З наближенням до виходу з яйцевих трубочок розмір статевих клітин збільшується. На гістологічних зрізах чітко видно яйця, які наповнені жовтком. Вони оточені шаром фолікулярних клітин. У яйцевих трубочках яйця чергуються з групами клітин – трофоцитами. Цитоплазма яйцеклітин знаходиться в безпосередньому контакті з трофоцитами через отвір у шарі фолікулярних клітин. По всій довжині яйцевих трубочок наявні добре виражені перехвати. У цих зонах зосереджена велика кількість трахеол, які проходять між яйцевими трубочками. Ближче до входження яйцевих трубочок у загальну порожнину яєчника трахеоли потовщуються і переходять у трахеї. Стінки трахеол і трахей мають пори, через які відбувається газообмін (Тыщенко, 1986).

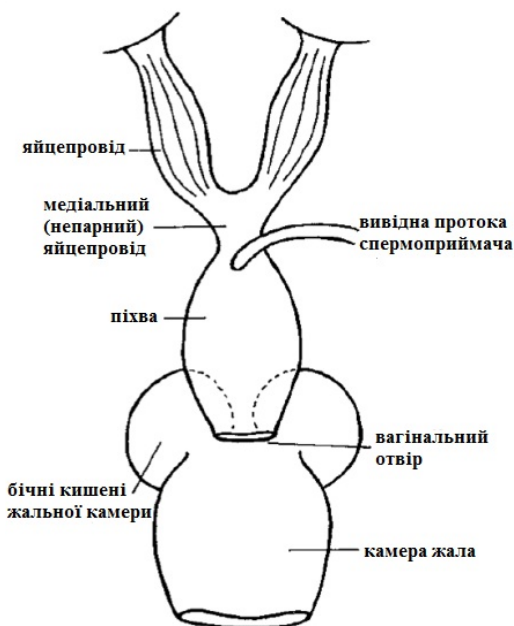


Рис. 2. Схема статевої системи матки, вигляд з дорсальної сторони (Camargo & Mello, 1970; Jeanne, 1997; Carreck et al., 2013).

Дослідження гістологічних зрізів статевої системи маток віком від 1 до 5 діб показали, що яйцеві трубочки і яєчники у них знаходяться у сталій, незмінній формі. У бджолиних маток, яким здійснили ін'єкцію сперми і вона мігрувала в яйцепроводи, будова яйцевих трубочок нічим не відрізняється від таких неплодних маток (Додаток, рис.8). У тих маток, у яких сперма потрапляла в спермоприймач, спостерігається розвиток яйцевих трубочок і яєчників. Імовірно, це може бути пов'язано зі статевими гормонами трутнів, які потрапляють у спермоприймач разом зі спермою. Встановлено взаємозв'язок між інтенсивністю міграції сперми та розвитком яєчників: при завершенні міграції сперми за 24 год яєчники досягають

максимального розвитку вже через 2 доби, за 48 год – через 4 доби і за 72 год – за 6 діб. Також виявлено, що інтенсивність розвитку яєчників прямопропорційно залежить від об'єму сперми, яка надходить у спермоприймач (Броварський, 2006).

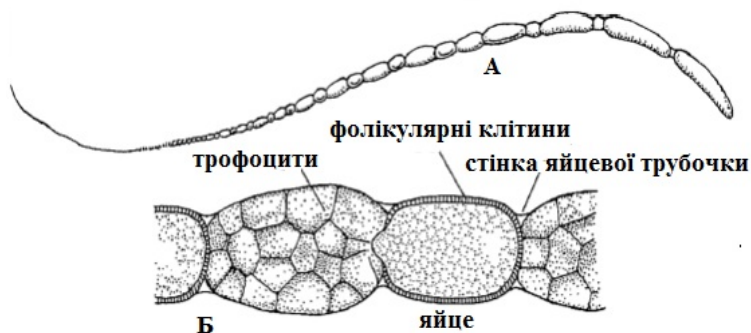


Рис. 3. Яйцева трубочка з яйцеклітинами і трофоцитами на всіх стадіях розвитку (А); гістологічний зріз яйцевої трубочки (Б), (Camargo & Mello, 1970; Jeanne, 1997; Carreck et al., 2013)

Кількість яйцевих трубочок у кожному яєчнику матки коливається від 150 до 200. Чим більше яйцевих трубочок у яєчниках матки, тим вища її репродуктивна здатність. Споживаючи маточне молочко, матка спроможна відкласти велику кількість яєць. Інтенсивність середньодобової яйцекладки маток коливається в діапазоні від 1500 до 3000 яєць, що в основному зумовлено генетично-расовими особливостями та впливом зовнішніх факторів. Також існує тісний зв'язок між розміром відкладених яєць і їх кількістю залежно від періоду сезону. Зокрема, більші за розмірами яйця матка відкладає на початку весни (довжина 1,61, ширина 0,33 мм), надалі за зростання продуктивності матки їх розмір зменшується (довжина 1,43; ширина 0,32 мм). Восени, коли темпи

відкладання матками яєць суттєво знижуються, довжина яєць знову збільшується і досягає 1,85 мм (Мельниченко и др., 1995).

Кількість яйцевих трубочок у яєчниках маток залежить насамперед від умов їх розвитку. З'ясовано, що на розвиток яєчників і число яйцевих трубочок суттєво впливає температура розвитку маточного розплоду. За температури 33–34°C у яєчниках формується найбільша кількість яйцевих трубочок, тобто це температурний оптимум для нормального розвитку статеві системи маток бджіл (Veselý a další, 1985).

Зовнішні кінці яйцевих трубочок зібрані у групи і утворюють чашечки, які впадають у загальну порожнину яєчника, а та в свою чергу входить до витоку однієї з гілок парного яйцепроводу. Увесь яєчник укритий зовні тонкою павутиноподібною оболонкою, яку пронизують численні трахеоли та трахейні клітини. Найменші трубочки проникають усередину яєчника, де тягнуться вздовж стінок яйцевих трубочок (Таранов, 1965).

Стінка парних яйцепроводів має складчасту будову й утворена двома шарами – зовнішнім м'язовим і внутрішнім тонким хітиновим з волосками. Скорочення м'язового шару забезпечує просування яєць і регулює послідовність їхнього надходження до зони, де відбувається обсіменіння. Яйцепроводи за рахунок складчастої будови стінок можуть суттєво збільшуватись у розмірах. Це важливо для тимчасового утримування сперми трутнів після парування матки, а також зосередження яйцеклітин в період її репродуктивної діяльності (Woyke & Woyke, 1970). Раніше вважали, що яйця в парних яйцепроводах розташовані послідовно в один ряд (Таранов, 1968). Однак анатомічними і гістологічними дослідженнями доведено, що вони розміщені в латеральних яйцепроводах у кілька ярусів (Броварський, 2006). Крім того, навколо яєць виявлено рідину. Її походження залишається невідомим. Можливо, біля основи яєчників є залози, які продукують цю

рідину, або вона виробляється самими стінками яйцевих трубочок. Ця рідина може відігравати кілька функцій: транспортну (зменшуючи тертя, сприяє переміщенню яєць до камери жала), трофічну (забезпечує газообмін та живлення яйцеклітини) або захисну (захист яйця від мікрофлори і втрат вологи) (Mangum, 1996).

Парні яйцепроводи надалі трансформуються в непарний яйцепровід, який має добре розвинений м'язовий шар клітин. У нього впадає вивідна протока спермоприймача, який розміщений над ним (див. рис. 2.1, 2.2).

Спермоприймач – резервуар округлої форми для збереження сперматозоїдів, діаметром близько 1,5 мм (рис. 4). Стінка спермоприймача бере активну участь у підтриманні високої метаболічної активності сперматозоїдів. Вона складається з двох оболонок: зовнішньої, пронизаної трахеолами і трахейними клітинами, що забезпечують сперматозоїдам постачання кисню і поживних речовин із гемолімфи; і внутрішньої – тонкої, міцної, пружної (Василяди, 1991б).

На поверхні спермоприймача знаходиться придаткова залоза, яка впадає у його вивідну протоку – сім'яний каналець. У місці виходу сім'яного каналця з спермоприймача є м'язовий орган – сім'яна помпа. Раніше вважали, що цей орган призначений для випорскування сперматозоїдів на мікропілярну зону яйця (Snodgrass, 1956; Лаврехин & Панкова, 1983; Лебедев & Билаш, 1991). Однак спермоприймач знаходиться на значній відстані від непарного яйцепроводу, а сім'яний каналець, порівняно з розмірами статевої системи, досить тонкий і довгий. Помпа спермоприймача розташована далеко від зони, де відбувається процес обсіменіння яйця. Тому висловлено припущення (Броварський, 2006), що виконувати функцію випорскування сперми на мікропілярну зону яйця помпа не

може. Її функція скоріш за все полягає у забезпеченні наповнення спермою сім'яного каналцяю.



Рис. 4. Спермоприймач і піхва з прилеглими органами матки (А). Клапан і помпа спермоприймача, у сагітальному перерізі, де показані м'язи (Б), (Camargo & Mello, 1970; Jeanne, 1997; Carreck et al., 2013)

Непарний яйцепровід переходить у трубкоподібну піхву з добре розвиненими кільцевими м'язами (рис. 4). У вентральній її частині розміщений піхвовий клапан (Fug, 1966). З дорсальної сторони над клапаном знаходиться жалоносний апарат. Яйце з піхви потрапляє у камеру жала, звідки виводиться назовні (Mangum, 1996).

Будова статеві системи робочої бджоли

Робочі бджоли – найбільш чисельна каста у бджолиній колонії. Це жіночі особини, але на відміну від матки, їхні статеві органи недорозвинені і, за нормальних умов вони не можуть відкладати яйця. Яєчники робочих бджіл мають вигляд тонких прозорих стрічок малого розміру, їх важко відшукати серед

інших органів черевця. Кожен яєчник складається з невеликої кількості яйцевих трубочок, які не функціонують. Від яєчників відходять недорозвинені яйцепроводи, які зливаються в зародковий непарний яйцепровід. Спермоприймач рудиментарний або відсутній (рис. 5). З трутнями робочі бджоли не спаровуються.

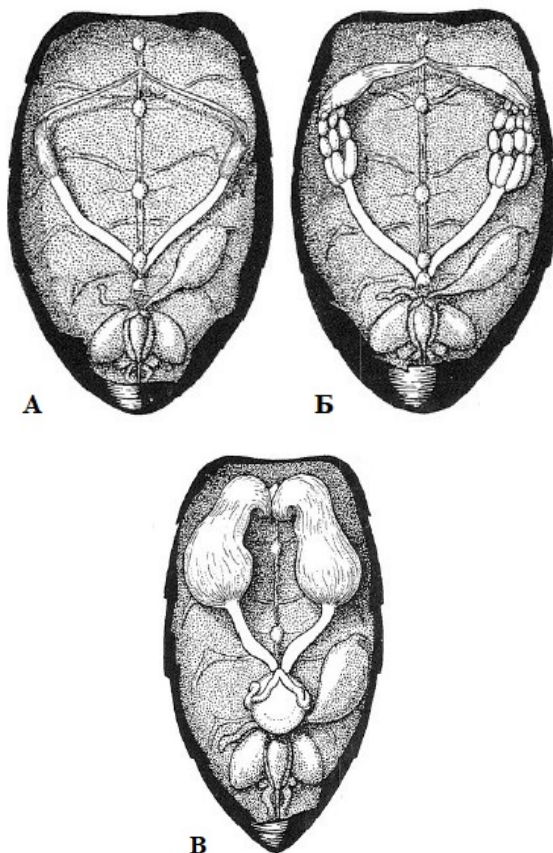


Рис. 5. Статеві органи робочої бджоли (А), бджоли-трутівки (Б) і матки (В) бджоли медоносної (Carreck et al., 2013).

У безматочних бджолиних сім'ях або у тих сім'ях, де матки тривалий період не відкладали яйця, розплід відсутній. За цих обставин бджоли-годувальниці самі споживають маточне молочко, яке продукують їхні залози. Таке живлення призводить до розвитку яйцевих трубочок яєчників, у яких починають розвиватися яйця (рис. 5) (Таранов, 1968; Belčić i tako dalje, 1985). Цих бджіл називають трутівками. Вони відкладають незапліднені яйця, з яких розвиваються трутні. Оскільки бджоли-трутівки відкладають яйця не у трутневі комірочки, а в бджолині, з них розвиваються фізіологічно неповноцінні, малі за розмірами трутні (Fug, 1966). Трутівки відкладають невелику кількість яєць. Розвиток яйцевих трубочок яєчників у робочих бджіл – процес зворотний. За появи в гнізді великої кількості відкритого розплоду, найперше личинок, бджоли починають його годувати, і їх яйцеві трубочки дегенерують (Veselý a další, 1985; Лебедев, 1991).

Будова статевої системи трутня

Як уже згадувалося, трутні – чоловічі особини бджолиної колонії, які розвиваються з незапліднених яєць (партеногенетичний розвиток – Лаврехин, 1956). Без трутнів неможливе відтворення жіночих особин. Бджоли утримують трутнів у гніздах лише в активний період життєдіяльності – у травні-серпні. Після завершення останнього продуктивного медозбору бджоли видаляють трутнів. Розвиток трутня триває 24 доби, на 10–12-у добу після виходу з комірочки він досягає статевої зрілості і здатний до парування з маткою. Трутень гине після спаровування, а тому паруватись з кількома матками не може. Це своєрідне біологічне захисне пристосування бджіл до виживання як виду (Войке и др., 1975; Moritz, 1989).

Репродуктивні органи самців розміщені у черевці. До них належать парні сім'яники, сім'япроводи, сім'яні міхурці, придаткові залози, непарні сім'явивпорскувальний канал і копулятивний орган (ендофалос) (рис. 6, 7) (Carreck et al., 2013).

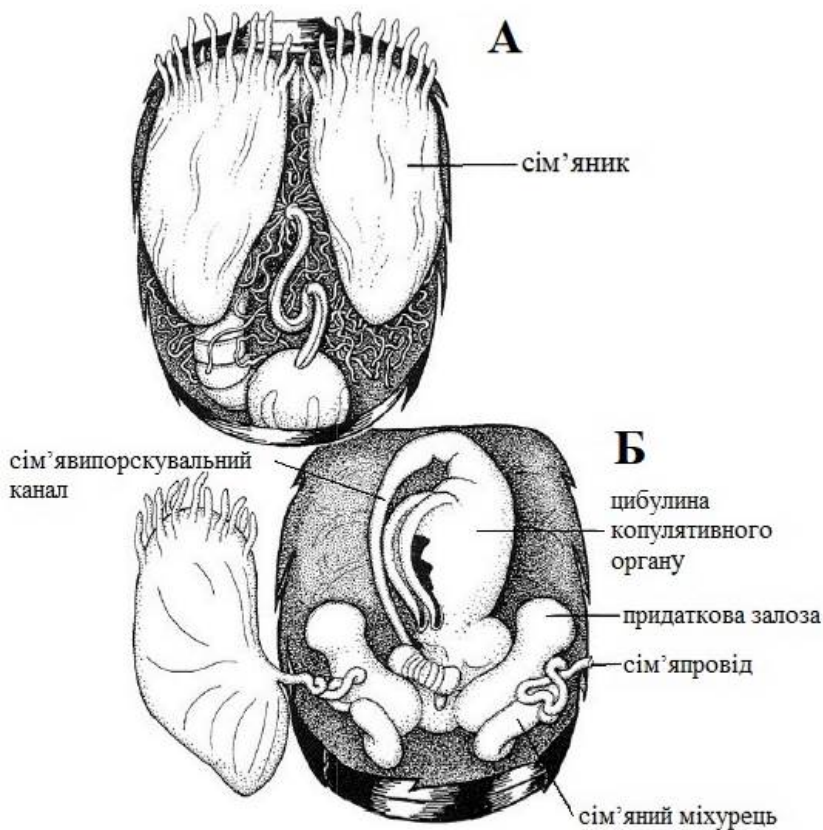


Рис. 6. Розтин черевця нестатевозрілого трутя: А – всі внутрішні органи збережені; Б – один сім'яник і шлунково-кишковий тракт видалено, інший сім'яник відведено вбік для розгляду репродуктивного апарату (Carreck et al., 2013)

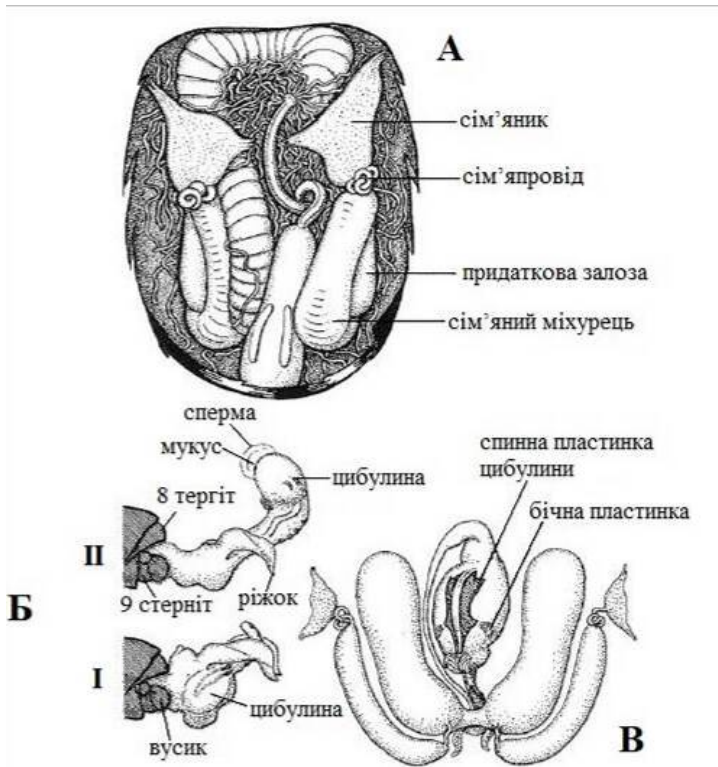


Рис. 7. Розтин черевця статевозрілого трутня. Внутрішні органи при анатомуванні збережено (А); дві стадії еверсії статевої системи: I – перша стадія – еверсія цибулини з ріжками; II – заключна стадія – еверсія ендофалоса (Б); вилучений репродуктивний апарат (В) (Carreck et al., 2013).

Сім'яники округлої форми, кожен складається з 150–200 сім'яних каналців, у яких проходить сперматогенез. Від сім'яників відходять сім'япроводи, кожен з яких розширюється, утворюючи сім'яний міхурець. Сім'яні міхурці призначені для зберігання зрілих сперматозоїдів. Їхня стінка має добре розвинений м'язовий шар, скорочення якого забезпечує

виведення сім'яної рідини з ендофалоса (Moritz, 1989; Броварский & Сташенко, 1990; Бородачев и др., 2012). Сім'яні міхурці впадають у циліндричної форми придаткові залози, функція яких – вироблення слизового секрету (мукусу). Під час парування до камери жала матки спочатку потрапляє сперма, а після неї – мукус, який твердне на повітрі, утворює своєрідну пробку – «парувальний шлейф». Він запобігає витіканню сперми назовні при її міграції до яйцепроводів і до моменту звільнення матки від нього (Koeniger, 1990). Імовірно, що шлейф відіграє функцію механічного подразника стінок камери жала, чим сприяє пришвидшенню міграції сперми (Броварский, 2006).

Сім'яники трутня максимально розвинені на стадії лялечки. За 4 доби до виходу імаго розвиток сперматозоїдів завершується. На 6–8-у добу після виходу з комірки всі гамети потрапляють у сім'яні міхурці, внаслідок чого останні збільшуються в об'ємі. Сім'яники починають дегенерувати, їхній розмір зменшується, придаткові залози виробляють мукус. На 10–12 добу життя трутень набуває статевої зрілості, після чого може паруватися з маткою. Кожен трутень у середньому продукує 1,5–1,75 мм³ сперми, яка містить близько 11 млн. сперматозоїдів (Moritz, 1989; Prabucka et al., 1999).

Сперматозоїди трутня мають вигляд тонких ниток (рис. 8). Вони складаються з голівки і хвоста. Загальна довжина сперматозоїда становить приблизно 220–250 мкм; а розміри голівки – близько 10 мкм у довжину і 0,5 мкм у діаметрі (Смирнов, 1953). Сперматозоїди трутня не мають поступального руху, як це характерно для інших видів тварин. Їм властиві коливальні рухи на місці. За великої чисельності сперматозоїдів у сім'яній рідині вони в сукупності утворюють завихрення.

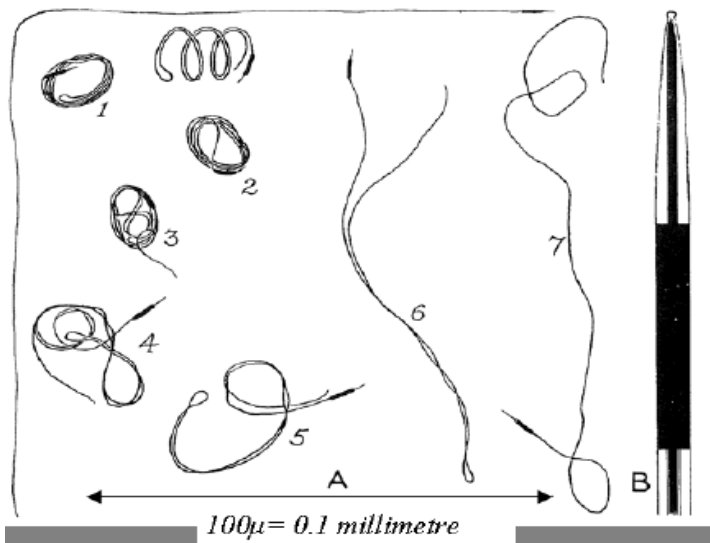


Рис. 8. Сперматозоїди трутня (вигляд на зафарбованому мазку). 1, 2 – спіральні закручені, неактивні; 3–7 – етапи розкручування сперматозоїдів (А); структура голівки і частини хвоста (схема за Rothschild) (В). Довжина лінійки становить 100 мкм (Carreck et al., 2013)

Парування маток з трутнями

Новонароджена матка набуває здатності до парування на 7–8-у добу. На тривалість статевого дозрівання матки впливають погодні умови та стан сім'ї. Через 6–10 діб життя матка здійснює вильоти для орієнтації в просторі, а для парування – на 10–12-у добу. Спаровування маток зазвичай відбувається у 7–24-добовому віці. Свою репродуктивну діяльність вони розпочинають на 3–10-у добу після шлюбних вильотів. Якщо погодні умови чи інші фактори затримують виліт матки з гнізда, то збільшується і термін початку відкладання яєць. Проте якщо шлюбний виліт затримується на

тривалий час (25 діб і більше), матка втрачає здатність до парування, стає трутівкою і може відкладати лише незапліднені яйця (Броварский & Сташенко, 1990; Бородачев и др., 2012).

Парування маток з трутнями відбувається на відстані 1,5–2 км від пасіки, на висоті 10–12 м, оптимальна температура повітря має бути не нижчою за 35°C. Для парування з матками трутні можуть відлітати від місця розташування гнізда на відстань до 10–12 км. Найчастіше парування з маткою відбувається у так званих «парувальних зонах», які віддалені від пасічного точка всього на кілька десятків чи сотню метрів. У таких місцях зосереджуються як трутні, так і матки, які залітають до цих зон для парування. Такі «парувальні зони», як правило, мають хороші орієнтири (Ruttner & Ruttner, 1972; Ruttner F., 1976; Ruttner H., 1976; Ruttner, 1989). Проте у степових зонах, де мало орієнтирів, «парувальні зони» не мають чітких меж. Трутні, які не зустрілися з матками, повертаються назад до своїх гнізд.

Процес парування матки з одним трутнем триває приблизно 1,5 с, впродовж якого до камери жала матки входить ендофалос (Додаток, рис.9), з якого виділяється сперма та мукус – секрет цибулинних залоз (Войке и др., 1975). Неплідна матка спаровується із 4–10 трутнями (Тряско, 1956; Тряско, 1989). Матка може вилітати на парування впродовж одного або кількох днів, до повного заповнення її спермоприймача. Після парування в яйцепроводах маток об'єм сперми в середньому становить 11,6 мм³. Отримані при паруванні сперматозоїди спочатку потрапляють до камери жала, потім мігрують до яйцепроводів (Winston, 1991). Лише біля 10 % від загального об'єму сперми потрапляє до спермоприймача, решта витікає назовні. Упродовж усього життя матки сперматозоїди будуть зберігатися у спермоприймачі і використовуватись для обсіменіння яєць. Після парування матка ніколи не вилітає з

гнізда, за винятком природного розмноження бджолиних сімей роїнням (Руттнер і др., 1981; Радченко & Песенко, 1994).

У колонії бджіл, за винятком тихої заміни, перебуває лише одна матка. Вона є матір'ю для всіх особин колонії. Тривалість життя бджоломатки становить п'ять-сім років, проте найвища продуктивність для неї характерна у перші два сезони (Поліщук, 2001; Броварський, 2020).

Отже, репродуктивну функцію у медоносних бджіл забезпечують трутні і матка. Трутні не мають ніякого відношення до відтворення потомства колонії, де вони були вирощені, вони необхідні для парування з молодими матками. Матка парується з кількома трутнями, після чого мільйони сперматозоїдів, які потрапляють до яйцепроводів, мігрують до спермоприймача (сперматеки). У цьому органі вони зберігаються впродовж всього життя матки. За репродуктивної діяльності (активний період життєдіяльності колонії) сперматозоїди виділяються зі спермоприймача для обсіменіння яєць. Робочі бджоли виконують усі функції, які забезпечують життєдіяльність колонії, окрім репродуктивної: відбудовують стільники, заготовляють і переробляють корми, створюючи запаси меду і перги, приносять воду і збирають смоли, здійснюють санітарно-гігієнічний догляд за гніздом, підтримують мікроклімат у гнізді, охороняють його, вирощують розплід тощо. Робочі бджоли в сім'ї генетично неоднорідні, оскільки батьківські ознаки вони успадковують від різних трутнів.

Розвиток бджіл

Вид *A. mellifera* за своїм розвитком відноситься до комах з повним перетворенням (метаморфозом), тобто розвиток проходять у чотири стадії: яйце, личинка, лялечка і доросла особина (імаго) (Лебедев & Билаш, 1991).

Розвиток робочої бджоли. Жіночі касти у медоносних бджіл, тобто робочі особини і матки, розвиваються із запліднених яєць. Відкладені маткою яйця білого кольору, довжиною 1,5–1,6 мм, дещо вигнуті на середній ділянці. Передній кінець яйця потовщений, на його верхівці міститься мікропілярна зона, а задній кінець більш вузький. Матка, відкладаючи яйця, приклеює їх вузьким кінцем до дна комірки (Додаток, рис. 10). Одразу після запліднення утворюється зигота, яка починає дробитися, відбувається розвиток зародка (ембріональний розвиток). Цей розвиток полягає в послідовному діленні ядра, формуванні одноклітинного шару бластодерми, з якої утворюється зародкова смужка, а потім і органи личинки. Стадія яйця триває 3 доби, наприкінці якої під яйцевою оболонкою проглядається сегментоване тіло личинки. Її голова розвивається в передньому кінці яйця. У цей період яйце поступово нахилиється до дна комірки (Snodgrass, 1956; Veselý a další, 1985).

Під кінець третьої доби личинка виходить з оболонки яйця. Вона плаває на поверхні молочка, яке по мірі поїдання поповнюють бджоли-годувальниці. Поглинаючи високопоживний корм, личинка швидко росте і накопичує в своєму організмі велику кількість поживних речовин. Протягом шести діб маса її зростає більш, ніж у 1500 разів (Лаврехин & Панкова, 1983).

За зовнішнім виглядом і будовою личинка суттєво відрізняється від дорослої бджоли. Її тіло білого кольору, за формою нагадує півмісяць, має 13 сегментів (3 грудні і 10 черевних), голову та анальну лопать. Чіткого поділу на голову, груди і черевце немає (рис. 9). На тілі личинки відсутні зачатки ніжок, крил, вусиків тощо. Травна система личинки складається з передньої, середньої і задньої кишки. Передня кишка з'єднана з ротовим отвором, розміщеним на кінці голови. Середня кишка найдовша, займає більшу частину тіла личинки, в ній відбуваються основні процеси травлення. Середня кишка не

з'єднана із задньою, тому калові маси, які накопичуються в її задній частині, не виділяються з організму личинки, що запобігає забрудненню молочка (Snodgrass, 1956; Veselý a další, 1985).

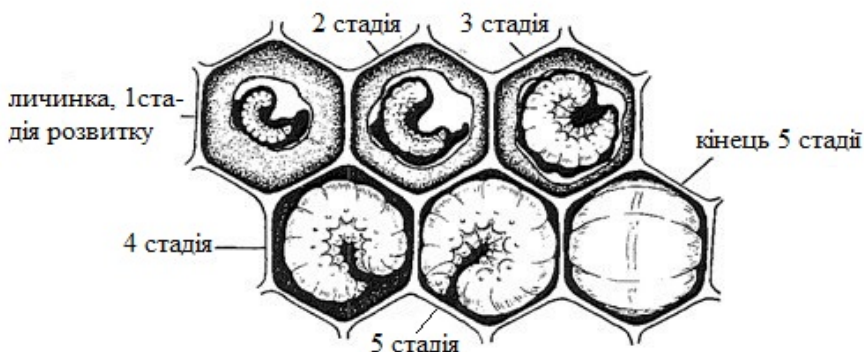


Рис. 9. Стадії личинки робочої бджоли (Carreck et al., 2013).

Стадія личинки робочої бджоли триває 6 діб. Перші 3 доби бджоли годують личинку молочком, яке багаторазово додають у комірку. Маточне молочко – це світла, напівпрозора рідина, яка виробляється верхньощелепними і підглотковими залозами бджіл-годувальниць. Воно містить білки, вуглеводи, жири, мінеральні солі, вітаміни, ферменти, тому є високопоживним кормом для личинок. Наступні 3 доби бджоли годують личинок кашкою (суміш меду, перги і води), яку дають безпосередньо в ротову порожнину. За достатньої кількості корму личинки повноцінно розвиваються і накопичують поживні речовини, необхідні для проходження наступних стадій онтогенезу (Таранов, 1968).

Для виведення матки молочко є незамінним кормом, воно якісніше за біохімічним складом і більш поживне ніж те, яке споживають личинки робочих бджіл. Типом годівлі бджоли регулюють процес відтворення жіночих особин в сім'ї, адже із

заплідненого яйця можна виховати як робочу бджолу, так і матку. Вважають, що наявність у маточному молочці біологічно активних речовин сприяє повноцінному розвитку статевої системи і формуванню організму матки (Руттнер и др., 1981). Тому за штучного виведення племінний матеріал для маточного вирощування відбирають з тих бджолиних комірок, де личинки якомога менший термін споживали корм у першу добу їх життя. Матки, що розвиваються з личинок 2- і 3-добового віку, характеризуються нижчою репродуктивною діяльністю, оскільки їх яєчники містять меншу кількість яйцевих трубочок.

Тіло личинки зовні вкрите тонкою кутикулою. Упродовж росту і розвитку личинки 5 разів линяють, що регулюється гормоном екдизоном. Перед линянням личинка припиняє харчуватися, її покрив втрачає блиск. Розрізняють 5 стадій личинкового розвитку (див. рис. 9), перед кожною з яких личинка скидає старий зовнішній покрив, а новий покрив твердне. Останнє линяння відбувається перед заляльковуванням (Winston, 1991).

Личинка має особливі органи – прядильну залозу та імагінальні диски. Виділення прядильної залози швидко твердне на повітрі у вигляді нитки, з якої личинка формує кокон. Імагінальні диски – це скупчення недиференційованих клітин у різних місцях тіла личинки, з яких утворюються органи імаго (крила, кінцівки, фасеткові очі, деякі ділянки кишечника тощо). Простір між внутрішніми органами і зовнішнім покривом заповнений добре розвиненим жировим тілом, яке становить 60–65 % від живої маси личинки. Воно містить запасні поживні речовини, які лялечка використовує в процесі утворення органів дорослої бджоли (Snodgrass, 1956; Таранов, 1968).

У кінці 6-ї доби розвитку личинка стає такою великою, що не поміщається на дні комірки, тому витягується уздовж неї, головою до отвору. Личинка перестає харчуватися. Дорослі бджоли закривають комірку кришечкою з суміші воску і перги.

Кришечка має пори, тому проникна для повітря. У кінці личинкового періоду калові маси, які накопичилися у задній частині середньої кишки, проривають перетинку між нею і задньою кишкою, і проходять у товсту кишку. Личинка в запечатаній комірці виділяє в один кут комірочки кал, останній раз линяє і починає прядти кокон. Кокон відокремлює її від калових мас. Починається стадія передлялечки, яка у робочих особин триває 3 доби. Поступово личинка перетворюється на нерухому лялечку, її тіло поділяється на виражені голову, груди і черевце, з'являються зачатки вусиків, кінцівок, крил, навколо рота висуваються зачатки ротових придатків (Veselý a další, 1985).

Стадія лялечки у робочих бджіл триває 9 діб. Лялечка за зовнішньою будовою подібна до дорослої бджоли (рис. 10), але вона білого кольору, не рухається і не харчується, однак інтенсивно дихає.

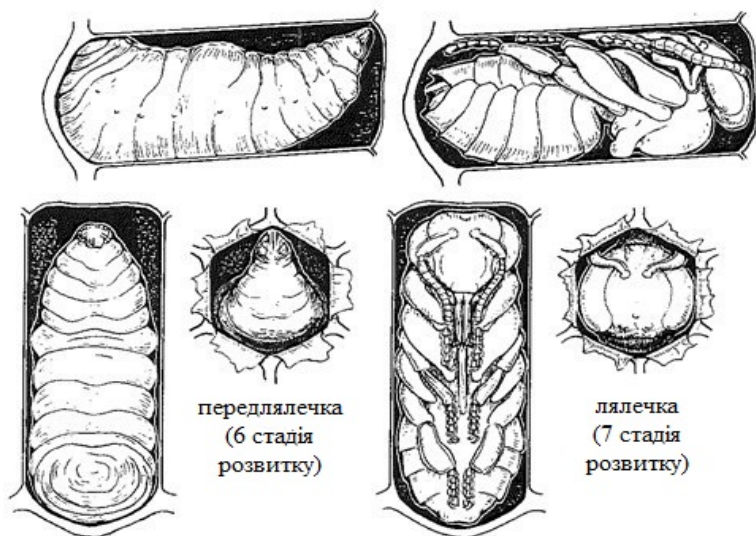


Рис. 10. Стадія передлялечки і лялечки робочої бджоли (Carreck et al., 2013).

В організмі лялечки відбуваються процеси гістолізу – розчинення і розпад личинок органів на окремі клітини, окрім органів статевої і нервової систем, а також імагінальних дисків, з яких утворюються органи дорослої комахи. Пізніше тіло лялечки поступово темніє, починаючи з очей: спочатку очі стають рожевими, а далі – фіолетовими і чорними. Потім колір змінюють голова, груди, черевце, набуваючи забарвлення від жовтого до сірого. До кінця стадії лялечки остаточно формуються кінцівки, крила, ротові придатки, антени, зовнішній покрив твердне. Сформована бджола прогризає кришечку повністю і виходить з комірки на стільник (Лаврехин & Панкова, 1983).

Розвиток робочої бджоли від яйця до виходу імаго триває 21 добу, з яких 3 доби – стадія яйця, 6 – личинки (табл. 1). Яйця і личинки розміщуються у відкритих комірках стільників, тому їх називають відкритим розплодом, а стадії передлялечка і лялечка відбуваються у закритих кришечками комірках, тому їх називають закритий розплід (Поліщук, 2001). Для нормального розвитку розплоду бджіл потрібна стала температура – 33,0–34,0°C. Доведено, що зниження оптимальної температури розвитку розплоду на 2°C приводить до подовження постембріонального періоду розвитку на 35–42 години (Лаврехин & Панкова, 1983; Veselý a další, 1985).

Матки і трутні проходять такі ж стадії розвитку, як і робочі бджоли, але є деякі відмінності (табл. 1).

Розвиток трутнів протікає в трутневих комірках, які більші за розміром. Трутнів бджоли вирощують з незапліднених яєць. Личинка трутня з оболонки яйця теж виходить через 3 доби після його відкладання. Бджоли-годувальниці перші три доби годують личинок маточним молочком, а з 4-добового віку до корму додають пилок. Стадія личинки у трутнів триває 7 діб. Комірки з трутневим розплодом бджоли закупають сильно опуклими кришечками.

Таблиця 1. Тривалість стадій розвитку розплоду різних стаз медоносних бджіл

Стадія розвитку		Тривалість розвитку особин бджолоїної сім'ї, діб					
		робоча бджола		матка		трутень	
Відкритий розплід	яйце	3	9	3	8	3	10
	личинка	6		5		7	
Закритий розплід	передлялечка	3	12	2	8	4	14
	лялечка	9		6		10	
Загальна тривалість розвитку		21		16		24	

Розвиток трутня від яйця до імаго проходить за 24 доби: 3 доби – стадія яйця, 7 діб – личинки, 4 доби – передлялечки, 10 діб – лялечки (Лаврехин, 1956; Belčić i tako dalje, 1985).

Розвиток матки. Бджоли вирощують маток за наявності в колонії неповноцінної матки (хворої, старої) або в разі її загибелі чи примусового вилучення з гнізда пасічником, а також за природного розмноження бджолиних сімей – роїння (Руттнер и др., 1981). Розвиток маток проходить в особливих комірках великого об'єму, які називаються маточниками. Коли сім'я готується до роїння, зазвичай на крайніх бокових і нижніх ділянках стільників з розплодом бджоли відбудовують невеликі, круглі комірки – мисочки, на дно яких матка відкладає запліднені яйця. Бджоли подовжують стінки цих мисочок зі збільшенням розміру личинок, перетворюючи їх у маточники. За раптової загибелі матки бджоли перебудовують від кількох до кількох десятків бджолиних комірок з личинками 1–2-добового віку на маточники і виховують у них маточний

розплід. Такі маточники називають рятунковими. Бджоли-годувальниці починають давати цим личинкам винятково маточне молочко. Матки, виведені з личинок молодшого віку, більш продуктивні порівняно з тими, що були вирощені зі старших личинок (Василяди, 1991–1).

Стадія яйця у маток також триває три доби, а стадія личинки – 5 діб. На відміну від личинок робочих бджіл і трутнів, маточним личинкам бджоли дають великі порції високоякісного молочка упродовж усього личинкового розвитку.

Роїння

Особливістю розмноження, що вирізняє медоносних бджіл від інших свійських тварин, є роїння. Це природний інстинктивний поділ однієї сім'ї на дві, які можуть самостійно існувати. Роїння відбувається за порушення збалансованості феромонів у гнізді бджіл. Перш за все це стосується маточного феромону, феромонів розплоду, особин сім'ї. Так, старі, малопродуктивні матки продукують недостатню кількість феромону, мають нижчу відтворювальну здатність, більше відкладають незапліднених яєць – все це посилює у бджіл схильність до роїння. Додатковими чинниками щодо виникнення роїння є недостатнє забезпечення бджіл кормовими ресурсами, тіснота гнізда, порушення технології утримання сімей, перегрів вуликів через розміщення їх на сонці, спадкова схильність бджіл тощо (Левченко и др, 1979; Радченко & Песенко, 1994; Броварський, 2020). Роїння – небажане явище на пасіці через негативний вплив на розвиток, продуктивність і спадковість колоній. Щоб запобігти роїнню, потрібно утримувати в сім'ях молодих маток, виведених від племінних і малорійливих сімей, затінювати вулики, завантажувати робочих бджіл роботою (вирощуванням розплоду, будівництвом стільників, заготівлею і переробкою кормів тощо).

Список літератури

1. Бородачев, А., Богомолов, К., Грабски, Е., & Гуров, С. (2012). *Селекция пчел и вывод ранних маток с использованием инструментального осеменения*. Рязань-Sczczin-Гороховец: Издательство ГУП РО «Рязанская областная типография».
2. Броварский, В. Д., & Сташенко, В. И. (1990). *Искусственное осеменение пчелиных маток*. Киев: Издательство УСХА.
3. Броварський, В. Д. (2006). *Обґрунтування технології репродукції бджолиних маток: дис... докт. с.-г. наук: спец. 06.02.04 «Технологія виробництва продуктів тваринництва»*. Київ.
4. Броварський, В. Д. (2020). *Розведення та утримання бджіл*. Київ: Видавництво НУБіП України.
5. Василиади, Г. К. (1991). *Развитие пчелиных маток и факторы, влияющие на их качество*. Москва: Росагропромиздат.
6. Василиади, Г. К. (1991). Сперматека – показатель качества пчелиных маток. *С-х. биол. (Сер. Биол. животных)*. 6: 76–81.
7. Войке, Е., Дрешер, В., Маккензен, О., ... Френэ, Ж., & Шнайдер, Х. (1975). *Инструментальное осеменение пчелиных маток*. Под ред. Ф. Руттнера. Бухарест: Апимондия.
8. Лаврехин, Ф. А., & Панкова, С. В. (1983). *Биология медоносной пчелы*. Москва: Колос: 303.
9. Лаврехин, Ф. А. (1956). О девственном развитии или партеногенезе в пчелиной семье. *Пчеловодство*, 2: 36–41.
10. Лебедев, В. И., & Билаш, Н. Г. (1991). *Биология медоносной пчелы*. Москва: Агропромиздат.

11. Левченко, И. А., Москаленко, П. Г., & Баранчик, В. В. (1979). Индивидуальная специфичность запаха маток. *Пчеловодство*, 11: 14–15.
12. Мельниченко, А. Н., Козин, Р. Б., & Макаров, Ю. И. (1995). *Биологические основы интенсивного пчеловодства*. Москва: Колос.
13. Поліщук, В. П. (2001). *Бджільництво*. Львів: Редакція журналу «Український пасічник».
14. Радченко, В. Г., & Песенко, Ю. А. (1994). *Биология пчел (Hymenoptera, Apoidea)*. Санкт-Петербург: ВО Наука. 342.
15. Руттнер, Ф., Рембольд, Г., Вайсс, К., Ханзер, Г., Руттнер, Г., & Фиг, У. (1981). *Матководство*. Под ред. В. Харнажа. Бухарест: Апимондия.
16. Смирнов, И. В. (1953). Некоторые новые данные о сперме трутней. *Пчеловодство*. 2: 23–25.
17. Таранов, Г. Ф. (1965). Половые органы матки. *Пчеловодство*. 9: 44–48.
18. Таранов, Г. Ф. (1968). *Анатомия и физиология медоносных пчел*. Москва: Колос. 172–239.
19. Тряско, В. В. (1956) Повторное и многократное спаривание маток. *Пчеловодство*. 1: 43–50.
20. Тряско, В. В. (1989). Некоторые вопросы биологии и размножения. *Пчеловодство*. 9: 12–13.
21. Тыщенко, В. П. (1986). *Физиология насекомых*. Москва: Высшая школа.
22. Belčić, J., Katalinić, J., Loc, D., ... Tomašec, I., & Uredio, J. (1985). *Pčelarstvo*. Katalinić. Zagreb: Nakladni zavod znanje. 69–85.
23. Camargo, J. M. F., & Mello, M. L. S. (1970). Anatomy and histology of the genital tract, spermatheca, spermathecal duct and glands of *Apis mellifera* queens (Hymenoptera: Apidae). *Apidologie*, 1(4): 351–373.

24. Carreck, N. L., Andree, M., Brent, C. S., ... Hatjina F., & Englesdorp, D.van. (2013). Standard methods for *Apis mellifera* anatomy and dissection. *J Apic Res*, 52(4): 1–40.
25. Fyg, W. (1966). Über den Bau und die Valvula vaginalis der Bienenkönigin (*Apis mellifica* L.). *Z. Bienenforsch*, 8: 256–266.
26. Jeanne, F. (1997). Anatomie de l'abeille. 8. L'appareil reproducteur de la reine. *Bull Techn Apic*, 24(4): 71–74.
27. Koeniger, G. (1990). The role of mating sign in honey bees, *Apis mellifera* L.: does it hinder or promote multiple mating. *Anim Behav*, 39(3): 444–449.
28. Mackensen, O., & Tucker, K. W. (1970). *Instrumental insemination of queen bees*. Agriculture handbook. № 390. Agricultural Research Service, USDA; Washington, USA.
29. Mangum, W. A. (1996). Laying workers: an introduction to their biology and photographing their egg-laying behavior. *American Bee J*, 136(12): 845–849.
30. Moritz, R. F. (1989). *Die Instrumentelle Besamung der Bienenkönigin*. Bucharest: Apimondia.
31. Prabucka, A., Udala, J., & Prabucki, J. (1999). The effect of drone age on semen quality. *Pszczeln Zeszyty Nauk*, 43(1): 41–52.
32. Ruttner, F., & Ruttner, H. (1972). Untersuchungen über die Flugaktivität und das Paarungsverhalten der Drohnen 5. Drohnensammelplätze und Paarungsdistanz. *Apidologie*, 3: 203–232.
33. Ruttner, F. (1976). Flug auf und über Höhenrücken. *Apidologie*, 4: 331–341.
34. Ruttner, F. (1989). Hochzeitsflug der Königinnen und Drohnen. *Bienenvater*, 110(5): 178–184.
35. Ruttner, H. (1976). Untersuchungen über die Flugaktivität und das Paarungsverhalten der Drohnen 6. Flug auf und über Höhenrücken. *Apidologie*, 7(8): 331–341.

36. Snodgrass, R. E. (1956). *Anatomy of the Honey Bee*. Published by Cornell University Press, United States.
37. Veselý, V., Bacilek, J., & Drobníková, V (1985). *Včelařství*. Vedací autorského kolektivu V. Veselý. Praha: Státní zemědělské nakladatelství. 84–136.
38. Weaver, N. (1966). Physiology of caste determination. *Annu Rev Entomol*, 11: 79–102.
39. Weiss, K. (1986). Beobachtungen zum Entwicklungsverlauf der drei Bienenwesen. *Imkerfreund*, 41(5): 188–190.
40. Winston, M. L. (1991). *The Biology of the Honey Bee*. London: Harvard University Press Cambridge, Massachusetts.
41. Woyke, J., & Woyke, H. (1970). Od czego zależy liczba plemników w zbirniczku nasiennym matek unasiennym unasienionych naturalnie. *Pszczelarstwo*, 21(1): 3–6.
42. Wyatt, A. M. (1999). Honey Bee Biology. The Drone: A Misunderstood Male. Part I. *American Bee J*, 139(12): 917–919.

РОЗДІЛ 3.

ЖИВЛЕННЯ МЕДОНОСНИХ БДЖІЛ

Л.С. Язловицька, І.І. Панчук

У межах колоній суспільних комах особини поділяються на репродуктивні (матки та трутні) і робочі касты. У колоніях *Apis mellifera* матки та трутні ніколи не відвідують квіти: пошуком їжі займається винятково спеціалізована каста безплідних робочих самок. Робочі бджоли виконують усі завдання, пов'язані з життям колонії, тим самим забезпечуючи формування репродуктивної касты. У медоносних бджіл, які є високо соціальними комахами, з віком змінюється спеціалізація робочих бджіл із виконання певних функцій у колонії.

Влітку робочі бджоли живуть близько 34–35 днів. Віком від трьох до 14–15 днів після виходу з комірок молоді робочі бджоли здійснюють у гнізді прибирання, обробку їжі та догляд за розплодом («годування»), тобто належать до касты годувальниць (Johnson, 2010). На 16–17 день бджоли приймають нектар від фуражирів або виробляють віск та будують нові стільники. Віком від 18–19 до 30 днів робочі особини перетворюються на фуражирів, тобто починають збирати нектар і пилок за межами гнізда і продовжують це робити до кінця свого життя (Winston, 1987; Johnson, 2010).

Бджоли-фуражири збирають пилок, нектар і медяну росу, воду і смолу дерев (для виготовлення прополісу). Для виконання своєї роботи фуражири активно переміщуються у просторі. Вони виявляють квіти з високим вмістом поживних речовин, визначають їх місце розташування і постійно літають від гнізда

до квітучих рослин. Одночасно з цією віковою зміною активності відбуваються фізіологічні зміни в тканинах і органах робочих бджіл відповідно до різних функціональних і енергетичних потреб у вигодовуванні розплоду та пошуку їжі (Winston, 1987). У бджіл-годувальниць, наприклад, гіпофарингіальні залози добре розвинені і переважно виділяють основні білки маточного молочка, яким вони годують личинок (Kubo et al., 1996). У фуражирів ці залози менші і переважно синтезують ферменти, які розщеплюють сахарозу, отриману з нектару, на моносахариди глюкозу та фруктозу (Ohashi et al., 1997; Ohashi et al., 1999).

Процес вікового переходу робочих бджіл з одної касти до іншої запрограмований генетично та залежить від дії багатьох нейрохімічних, ендокринних та соціальних факторів (Robinson, 2002). У регуляції дозрівання бджіл, крім соціального гальмування переходу в інші робочі касти, беруть участь харчові фактори. Наприклад, позбавлення колонії їжі може призвести до передчасного переходу бджіл-годувальниць до касти фуражирів (Schulz et al., 1998).

Медоносні бджоли збирають пилок і нектар на основі інформації, отриманої від нюхового та зорового аналізаторів (Menzel et al., 2005). Вони здатні чітко пов'язувати квіткові сигнали (форма, колір, запах) з винагородою за їжу. Сигнали квіткового запаху допомагають бджолам визначити напрямок та дальність польоту під час пошуку їжі (Wright and Schiestl, 2009). Бджоли-фуражири переважно спеціалізуються на збиранні пилку або нектару, але також можуть збирати обидва джерела їжі одночасно (Drezner-Levy et al., 2009). Колонія бджіл, як суперорганізм, контролює пошукову діяльність фуражирів. Генетичні особливості визначають поведінку колонії щодо накопичення пилку та успішність збиранні пилку або нектару (Page, 2013).

Пилок рослин як компонент корму медоносної бджоли

Важливий компонент їжі медоносних бджіл – пилок. Екзина пилкових зерен комахозапильних рослин має на своїй поверхні різноманітні за формою вирости, гачечки, шипики, що полегшує його перенесення комахами. Робочі медоносні бджоли під час відвідувань квіток притягують від сотні до тисячі пилкових зерен за допомогою слабого електростатичного поля, котре створюється між квіткою (негативно заряджена) і тілом бджоли (позитивно заряджене) (Clarke et al., 2017). Пилкові зерна прилипають до гребінців і волосків на задніх лапках бджоли. Бджоли змочують пилкові зерна слиною та нектаром і формують гранули розміром 1,4–4 мм (Thakur et al., 2020), які складають в корбікули на задніх лапках (пилкові кошики) і переносять у вулик, де складають у комірки стільників для подальшого зберігання та споживання. Одна бджолина сім'я може зібрати 50–250 г пилку за добу або 15–40 кг за рік (Komosinska-Vassev et al., 2015). Збір пилку регулюється відповідно до потреб бджолої колонії. В будь-який момент часу в колонії зберігається лише невелика кількість пилку (в середньому 1 кг), а у безвзятковий період запаси пилку швидко зменшуються. Встановлено, що одна колонія з десяти рамок потребує від 13 до 18 кг пилку на рік (Brodschneider et al., 2010).

Збираючи пилок, бджоли, зазвичай демонструють тимчасову спеціалізацію на одному виді рослин. Гранули, які більше, ніж на 60 % складаються з пилку одного ботанічного виду, вважаються монофлорними. Якщо ж уміст пилку певного виду рослин у складі гранул не перевершує 60 %, то такий пилок вважається поліфлорним (Barth et al., 2010). Залежно від виду рослин пилкові зерна можуть бути білого, кремово-білого, жовтого, оранжевого, червоного, зеленого, сірого або темно-коричневого кольору. Хімічний склад пилку певного ботанічного походження може змінюватись залежно від

сезонних та фізико-географічних умов зростання рослини (de Melo et al., 2009). Європейська медоносна бджола найчастіше збирає монофлорний пилок (Gruter et al., 2011; Lan et al., 2021). Однак після збору бджоли у вулику перемішують пилок різних рослин та заготовлюють поліфлорний пилок (Avni et al., 2009; Requier et al., 2015). Це пояснюється тим, що поліфлорна дієта, зазвичай забезпечує повноцінніше харчування, ніж монофлорна, що проявляється у поліпшенні здоров'я бджіл, імунної компетентності і тривалості життя. При цьому важливі уміст певних компонентів поліфлорної дієти (Alaux et al., 2010; Di Pasquale et al., 2013).

На рівні колонії пошук їжі спрямований на джерела, які доповнюють одне одного за компонентним складом. Тобто бджоли намагаються уникати дефіциту певних поживних речовин (Hendriksma et al., 2016). Проводились експерименти з колоніями, в яких бджоли утримувались під сітчастими наметами та отримували лише штучні раціони. При цьому фуражири пасивно збирали корм з усіх запропонованих раціонів, але вони активно орієнтувались на дієти, які допомагали ліквідувати дефіцит незамінних амінокислот і незамінних жирних кислот. Виявлено, що фуражири енергійніше танцюють, вказуючи напрямком польоту до рослин із пилком, який доповнює дефіцит незамінних жирних кислот для колонії (Zarchin et al., 2017).

Екзина пилкового зерна є фізичною перешкодою для вилучення поживних речовин. Існує думка, що низький осмотичний тиск у волі і середній кишці бджіл забезпечує розрив оболонки пилкових зерен і вивільнення їх умісту, що є початковим етапом перетравлення пилку у бджіл (Kroon et al., 1974). Проте є дані, що навіть тонкостінний пилок люцерни та кукурудзи може залишатись інтактним у середній кишці медоносної бджоли. Тому вважається, що найбільш ймовірним є проникнення травних ферментів через мікропіле пилку. При

цьому поживні речовини поступово вивільняються через пори (Human et al., 2003). Час проходження пилку по кишечнику становить від 2 до 24 годин, і бджоли можуть, у середньому, перетравити ~75 % пилку, який вони споживають (DeGrandi-Hoffman et al., 2016). Існує думка, що мікрофлора кишечника медоносних бджіл може також бути залученою до деградації структурних вуглеводів пилку (Lee et al., 2014), але, враховуючи швидкість, з якою пилки просувається через кишечник бджоли, це малоймовірно. Коли бджолам згодують замітники пилку, вони засвоюють лише 25 % білків раціону, наприклад при споживанні білків соєвого борошна. При цьому використання неприродних джерел білка суттєво погіршує імунітет комах, зокрема збільшує рівень інфікування ноземою (*Nosema ceranae*) (DeGrandi-Hoffman et al., 2016).

Пилок забезпечує потреби бджіл у цілій низці життєво важливих сполук. Пилок містить вуглеводи (від 18,5 до 85 % від сухої маси), білки (2,5–62 %) (Nicolson, 2011, Kieliszek et al., 2018, Giampieri et al., 2022, Rodríguez-Pólit et al., 2023), ліпіди (1–20 %) (Thakur et al., 2020, Bennett et al., 2022, Giampieri et al., 2022, Rodríguez-Pólit et al., 2023) і мінеральні речовини (2–6 %) (Campos et al., 2008). Для бджолиної колонії пилок є джерелом незамінних амінокислот, жирних кислот (зокрема ненасичених), вітамінів (переважно групи В), основних мінералів, каротиноїдів і флавоноїдів (de Melo et al., 2016, Ghosh & Jung, 2017, Thakur et al., 2018, Rodríguez-Pólit et al., 2023). Вуглеводи пилку представлені крохмалем, целюлозою клітинних стінок, фруктозою (найбільша кількість), глюкозою, сахарозою та іншими цукрами – арабінозою, ізомальтозою, мелібіозою, мелезитозою, рибозою, трегалозою та туранозою, вміст яких становить майже 1% (Roulston et al., 2000; Chantarudee et al., 2012; Liolios et al., 2018).

Основним джерелом **амінокислот** для медоносних бджіл є білки та вільні амінокислоти пилку. Крім загального вмісту

сирого протейну, важливим показником якості пилку є його амінокислотний склад. Для бджіл загальний вміст білка менш важливіший, ніж уміст незамінних амінокислот. При цьому вміст замінних амінокислот (включно з проліном) у пилку завжди вищий, ніж незамінних. В пилку деяких рослин незамінні амінокислоти наявні в малій кількості або повністю відсутні: наприклад, пилок евкалипту майже не містить ізолейцину, а пилок кукурудзи – гістидину (Hocherl et al., 2012, Somerville et al., 2006). Встановлено, що в пилку амінокислот у складі білків завжди більше, ніж вільних (Giampieri et al., 2022). Проводилось вивчення впливу на виживаність і фізіологічний стан дорослих робочих бджіл восьми дієт, які містили суміш пилку трьох-п'яти рослин (Frias et al., 2016). При цьому відсоток білка коливався від 8,4 до 18,1 %. Суміші, які містили в основному пилок *Asteraceae*, споживалися менше та збільшували смертність бджіл. Тобто цей пилок має низьку поживну якість і погано асимілюється бджолами. Усі дієти з пилом сприяли активації яєчників у робочих бджіл, але цей ефект не був пов'язаний із вмістом білка в раціоні. Отже, активація яєчників має залежати від інших компонентів дієти. Відсоток виживаності бджіл також позитивно корелював з умістом в гемолімфі білка вітелогеніну.

Іншими компонентами пилку є **ліпіди** (Thakur et al., 2020, Bennett et al., 2022, Giampieri et al., 2022, Rodríguez-Pólit et al., 2023), які містяться у екзині та цитоплазмі клітин пилкових зерен. Загальний уміст ліпідів у пилку становить 2–20 % сухої маси (Thakur et al., 2020; Rodríguez-Pólit et al., 2023). Жирнокислотний склад різного пилку сильно варіює, причому найпоширенішими жирними кислотами є пальмітинова, лінолева (омега-6) і альфа-ліноленова (омега-3), які разом складають 60–80 % усіх жирних кислот. Ці три жирні кислоти, разом з олеїною та стеариною, є основними жирними кислотами в тілах медоносних бджіл (Avni et al., 2014, Arien et

al., 2015). Найбільше харчове значення мають дві незамінні жирні кислоти – лінолева та альфа-ліноленова кислоти; дефіцит останньої порушує когнітивні функції бджіл. Концентрація лінолевої кислоти в тілі бджіл вища, ніж у мозку, тоді як концентрація альфа-ліноленової кислоти, навпаки, вища в мозку (Agien et al., 2015). Ці дві жирні кислоти, а також деканова, додеканова і миристинова мають антимікробні властивості. Тому пилок, багатий на ці жирні кислоти, крім його харчової цінності, може відігравати важливу роль у гігієні вулика (Wright et al., 2018).

Пилок для бджіл також є основним джерелом **вітамінів і стеринів**. Уміст цих сполук суттєво залежить від виду квітів, пори року, географічного регіону та умов довкілля. Так, уміст α - та β -каротинів коливається в широких межах: 0,33–32,47 та 0,08–19,89 мг/100 г пилку відповідно. Крім того, знайдено й інші каротиноїди та їх ізоформи, зокрема γ -, ξ - та ϵ -каротини, вміст яких залежно від виду рослин становить, відповідно, 5,38–12,87, 4,49–11,58 та 5,80–12,39 мг/100 г пилку. Також виявлено α -, β -, γ - і δ -токофероли у концентрації від 0,46 до 9,57 мг/100 г пилку. З водорозчинних вітамінів у пилку наявні в основному вітаміни групи В: тіамін – 0,2–1,3, рибофлавін – 0,4–2,56, пантотенова кислота – 0,5–2,00, піридоксин – 0,1–3,8, нікотинамід – 0,5–12,10 і ніацин – 1,3–15,34 мг/100 г пилку. Вміст вітаміну С також коливається в широкому діапазоні, від 6,03 до 79,70 мг/100 г. Водорозчинних вітамінів (наприклад вітамінів групи В) пилок містить менше, ніж жиророзчинних (Giampieri et al., 2022).

Важливими харчовими компонентами для комах є стерини. Пилкові стерини різноманітні і містять β -ситостерин, стигмастерин, авенастерин, 24-метилен холестерин та інші (Vanderplanck et al., 2014, Villette et al., 2015). Встановлено, що в пилку, наприклад мигдалю найвищий уміст

стигмастерину, γ -ситостерину та рубростерину, і найнижчий – 29–метилізофукостерину (Corby-Harris et al., 2018).

Дослідження чутливості бджіл через рецепцію антен до різної концентрації амінокислот, жирних кислот та стеринів, виявило, що медоносні бджоли можуть розрізняти пилок, який відрізняється за концентрацією амінокислот та жирних кислот, але не концентрацією стерину (Ruedenauer et al., 2021). Бджоли також не здатні сприймати стерини, коли вони представлені окремо (Ruedenauer et al., 2021). Тобто, медоносні бджоли не відчують смаку стеринів, що обмежує їх здатність харчуватися рослинами з корисним стериновим складом або уникати шкідливого стеринового складу в дієті (Ruedenauer et al., 2021). Показано, що медоносним бджолам потрібні дієти, які містять стерин, отриманий із пилку. Найпоширенішими стеринами в організмі робочих бджіл є 24-метиленхолестерин, d5-авенастерин і b-ситостерин, тоді як концентрації десмостерину, стигмастерину та d7-авенастерину виявились низькими (Vanderplanck et al., 2011). Для отримання екдистероїдів, основних гормонів ліньки комах, медоносна бджола використовує особливий метаболічний шлях, який, ймовірно, включає 24-метиленхолестерин (найвищий уміст в організмі імаго та личинки), пов'язаний з макістерином А. Стериновий склад пилку *Salix caprea* L. відповідає метаболічним потребам *A. mellifera* (Vanderplanck et al., 2011).

Вторинні метаболіти (наприклад, поліфеноли тощо), як правило, присутні у значно вищій концентрації у пилку, ніж у нектарі (London-Shafir et al., 2003). Такі поліфеноли, як кверцетин наявні у пилку більшості видів рослин (Thakur, et al., 2020, Rodríguez-Pólit et al., 2023). Феноламіни та флавоноїди є важливими компонентами бджолиного пилку (Wang et al., 2018, Rodríguez-Pólit et al., 2023). Було виділено та охарактеризовано флавоноїди та феноламіни з пилку ріпаку та порівняно їх антиоксидантну та захисну дії проти оксидативного стресу.

Встановлено, що у пилку ріпаку наявні глікозиди – кверцетрин та кемпферин, феноламіни – ди-*p*-кумароїл спермідин, *p*-кумароїл кофейл гідроксиферулоїл спермін, ди-*p*-кумароїл гідроксиферулоїл спермін та три-*p*-кумароїл спермідин. Виявлено, що антиоксидантна активність феноламінів значно вища, ніж флавоноїдів (Zhang et al., 2020).

Визначення мінерального складу пилку показало наявність в ньому макро- та мікроелементів у таких концентраціях: калій (K) – 3380,21–7551,54, кальцій (Ca) – 1455,21–1980,21, фосфор (P) – 2510–6577,11, магній (Mg) – 610,21–2000,20, натрій (Na) – 115,70–155,51, цинк (Zn) – 44,91–331,03, залізо (Fe) – 119,52–273,61, марганець (Mn) – 37,27–890,20, мідь (Cu) – 6,80–7,20, селен (Se) – 0,18–0,90 мг/кг (Giampieri et al., 2022). Встановлено, що залізо накопичується у периферійній частині черевця бджіл частково у вигляді магнетиту і, ймовірно, відіграє роль у навігації бджіл (Wang et al., 2013). Однак висока концентрація заліза в пилку, який отримано, наприклад, з інтенсивно підживлених рослин, може активувати перекисне окислення ліпідів і зменшувати тривалість життя бджіл (Jumarie et al., 2017).

Нектар та його хімічний склад

Нектар – найпоширеніша винагорода, яку квіткові рослини пропонують своїм запилювачам. Пилок утворюється у квітці лише один раз, тоді як нектар є поновлюваним ресурсом, оскільки він виділяється щодня в довгоживучих квітках або поповнюється після видалення (Castellanos et al., 2002). Поживна цінність нектару зумовлена трьома **цукрами**: дисахаридом – сахарозою та моносахаридами – глюкозою і фруктозою. Вуглеводи нектару походять із сахарози, яка транспортується флоемою рослини до нектарників. Співвідношення різних вуглеводів у нектарі залежать від виду рослин, з яких він

збирається. Загальна концентрація цукрів у нектарах різного походження коливається від 10 до 70 % (Nicolson, 2011; Nicolson, 2022).

Реакція медоносних бджіл на різні концентрації цукрів у нектарі впливає на пошук їжі та збір нектару (Scheiner et al., 2004). Досліди, проведені у польових умовах, свідчать, що бджоли-фуражири віддають перевагу розчину сахарози, порівняно з фруктозою чи глюкозою, і це підтверджено в лабораторних експериментах тестами на розтягування хоботка (Afik et al., 2006, Simcock et al., 2017). Фуражири віддають перевагу сахарозі, оскільки вона має більшу метаболічну цінність на одиницю маси. Висока чутливість бджіл до сахарози не визначає їхню поведінку, оскільки відомо, що бджоли збирають і нектари, багаті гексозами, такі як нектари соняшнику, ріпаку та акації (Enkegaard et al., 2016, Mallinger & Prasifka, 2017; Giovanetti, 2019).

Медоносні бджоли надають перевагу нектару з концентрацією сахарози 30–60 %, але в польових умовах вони можуть збирати нектар з меншим вмістом сахарози залежно від умов довколишнього середовища. Нектари з концентрацією вуглеводів більшою за 60 % занадто в'язкі для ефективного всмоктування комахами.

Медоносні бджоли розпізнають цукри нектару за допомогою електрофізіологічної реакції (Jung et al, 2015), яка відбувається у хемочутливих рецепторах антен (de Brito Sanchez, 2011). Розпізнавання та ідентифікацію цукрів здійснюють сенсили, білки смакових рецепторів у хемосенсорних органах. Сенсили, розміщені на галелях (зовнішні жувальні лопаті) медоносних бджіл, чутливіші до високих концентрацій фруктози, ніж глюкози (Whitehead & Larsen, 1976). Це свідчить про те, що фруктоза - привабливіший цукор для медоносних бджіл. Білки-сенсили кодуються десятьма генами *Gr* смакових рецепторів, які розпізнають та

ідентифікують цукри. Гени від *AmGr1* до *AmGr9* мають високий рівень експресії у таких частинах ротового апарату, як губні лопаті та щелепи (Robertson & Wanner, 2006). Ген *AmGr10* експресується лише в гіпофарингеальній залозі, мозку та яєчнику бджіл-годувальниць і, ймовірно, забезпечує участь у процесах вигодовування або догляду за розплодом (Paerhati et al., 2015). Ген *AmGr1* експресується в антенах фуражирів, а кодований ним білок функціонує як смаковий рецептор для певних видів цукру, крім фруктози; білок *AmGr2* діє як корецептор з *AmGr1* (Jung et al., 2015). Ген *AmGr3* експресується на високому рівні у робочих бджіл; він кодує сенсор фруктози (Jung et al., 2015, Takada et al., 2017).

Крім нектару вищих рослин, бджоли-фуражири також збирають вуглеводи з інших джерел, таких як «медяна роса», тобто виділення деяких видів попелиць (підряд Homoptera ряду Hemiptera). Це джерело вуглеводів містить сахарозу, фруктозу, глюкозу, а також трисахарид мелезитозу, утворену в результаті метаболізму сахарози в організмі попелиць (Fischer et al., 2001).

Крім вуглеводів, нектар також містить **амінокислоти** в низьких концентраціях, від мікро- до мілімолярних (Gardener et al., 2001; Petanidou et al., 2006; Nicolson, 2022). При цьому в амінокислотному профілі нектару домінують незамінні амінокислоти, які особливо важливі для бджіл (Nicolson, 2007). Амінокислоти мають не тільки поживне значення, але й можуть впливати на смак нектару, чим зумовлюють привабливість для бджіл певних видів рослин (Gardener et al., 2002). Під час збору нектару бджоли запам'ятовують не тільки зовнішній вигляд рослин, але і смак їхнього нектару (Simcock et al., 2014). Велика різноманітність амінокислот та ще більша кількість їх комбінацій ускладнює розуміння привабливості нектару з певних рослин. Деякі амінокислоти мають ефект привабливання, тоді як інші – ефект відлякування бджіл (Blüthgen et al., 2004).

Встановлено, що бджоли-фуражири віддають перевагу сиропу з меншою концентрацією сахарози, якщо до нього додано фенілаланін. Проте додавання до сиропу гліцину, який відлякує бджіл, має бути компенсовано збільшенням концентрації сахарози (Hendriksma et al., 2014). Фенілаланін, який має найвищу фагостимульовальну активність (Hendriksma et al., 2014), часто має і найвищу концентрацію в нектарі рослин. Зокрема, у видів родини *Lamiaceae* на фенілаланін припадає 47 % від загального вмісту амінокислот у нектарі (Petanidou et al., 2006).

Нещодавно ідентифіковано смаковий рецептор медоносних бджіл, який реагує на глутамат, аспартат, аспарагін і глутамін: саме ці амінокислоти наявні у нектарі у порівняно високій концентрації (Lim et al., 2019).

Крім амінокислот, які входять до складу білків, в нектарі міститься багато «небілкових» амінокислот (таурин, γ -аміномасляна кислота, β -аланін), які діють як нейромедіатори і здатні впливати на поведінку комах, так само як це роблять такі білкові амінокислоти як глутамат та гліцин (Neri, 2014; Mustard, 2020). Найцікавішими є дані про пролін, який може використовуватись як «метаболічне паливо» для польоту комах. Пролін широко зустрічається у нектарі та є найпоширенішою амінокислотою в гемолімфі медоносних бджіл (Crailsheim et al., 1997; Teulier et al., 2016). Бджоли-фуражири віддають перевагу нектару з більшістю незамінних амінокислот порівняно із замінними, за деякими винятками (наприклад, метіонін) (Hendriksma et al., 2014).

В нектарі рослин також знайдені **вторинні метаболіти**, такі як алкалоїди, флавоноїди, терпеноїди і фенольні речовини, які виробляються рослинами для захисту від травоядних тварин (Stevenson et al., 2017, Adler 2001). Ці компоненти нектару

мають різноманітну дію: стримуючу, відлякувальну та навіть токсичну і можуть впливати на поведінку бджіл при пошуку їжі. Наприклад, темний нектар *Aloe vryheidensis*, який містить багато фенольних сполук, відлякує медоносних бджіл (Nicolson, 2022), а граянотоксини в нектарі інтродукованого у Великобританії *Rhododendron ponticum* L. токсичні для медоносних бджіл (Tiedeken et al., 2014). Кофеїн, наявний у нектарі рослин кави та цитрусових, посилює привабливість квіток цих рослин для бджіл (Wright et al., 2013) навіть у концентраціях, нижчих за смаковий поріг. Як показав дослід, кофеїн змушував бджіл переоцінювати якість нектару, покращуючи їхню пам'ять на відповідний квітковий аромат (Wright et al., 2013; Couvillon et al., 2015).

Вторинні метаболіти нектару можуть захищати запилювачів від паразитів і хвороботворних мікроорганізмів: наприклад, кофеїн в дієті зменшує кількість спор найпростіших *Nosema ceranae*, тоді як нікотин не має такої дії (Bernklau et al., 2019; Hendriksma et al., 2020). Дуже важливим є антиоксидантний ефект фенольних сполук, виявлених у меді, вміст яких залежать від джерела нектару (Berenbaum et al., 2021). Поширений у нектарі та пилку флавоноїд кверцетин, якому медоносні бджоли віддають перевагу, посилює експресію генів детоксикації (Mao et al., 2013; Palmer-Young et al., 2019; Liao et al., 2017).

До складу нектару входить ряд мінеральних сполук. Комплексний аналіз хімічного складу нектару 20 видів роду *Nicotiana* та 147 видів родини Bromeliaceae показав, що середня загальна концентрація неорганічних іонів перебувала у мілімолярному діапазоні і була вищою, ніж концентрація амінокислот (Tiedge et al., 2017).

Об'єм нектару, який транспортують бджоли-фуражири до вулика, як правило, менший, ніж повна ємність вола бджоли

(приблизно 70 мкл), що пов'язано з енергетичними витратами, необхідними для подолання відстані польоту за певних температурних умов навколишнього середовища (Afik et al., 2007).

Вода та мінеральні речовини у раціоні бджоли

Для забезпечення нормальної життєдіяльності колонії медоносним бджолам потрібна вода. Воду до вулика приносять у волі спеціалізовані бджоли-водозбирачі, які передають її у вулику бджолам, котрі переносять її у комірки стільників, де вона може зберігатись (Ostwald et al., 2016). Значення води для бджіл розглядається на двох рівнях організації: окремої особини та колонії. На рівні імаго вода необхідна бджолам для підтримання гомеостазу рідини в організмі та синтезу залозами секретів (Nicolson, 2009). На рівні колонії зібрана бджолами вода здебільшого використовується через її випаровування для охолодження гнізда з розплодом та для зволоження повітря у сухому кліматі, щоб запобігти висиханню розплоду. У відповідь на підвищення температури у вулику зусилля бджіл зі збору води зростають. Крім того, вода використовується для розведення меду, щоб зменшити його високу в'язкість – бджолами-годувальницями під час вигодовування личинок, дорослими робочими бджолами під час зимівлі (Ostwald et al., 2016).

Медоносні бджоли віддають перевагу солоній воді, особливо тій, яка містить натрій (Lau et al., 2016). Встановлено, що преференції бджіл щодо мінеральних солей, розчинених у воді змінюються залежно від пори року. Показано, що в літній сезон медоносні бджоли були активніші у пошуку їжі, збиранні пилку та збільшенні площі розплоду після споживання хлориду натрію порівняно з хлоридами калію або магнію. Узимку у тропічному кліматичному поясі (Королівство Саудівська

Аравія) збирання пилку та площа розплоду були значно вищими після споживання калію (Khan et al., 2021).

Дослідження реакції медоносних бджіл на споживання різних мінеральних солей показало, що 1,5–3 % NaCl і 1,5 % MgCl₂ є фагостимулюючими, натомість KCl може викликати огиду (Lau et al., 2016). Відповідно, високий уміст калію у нектарі авокадо та цибулі знижує його привабливість і цим погіршує запилення цих рослин (Afik et al., 2006, Waller et al., 1972). Вивчення харчових преференцій у бджіл, яких утримували в кліточках, де вони могли обирати розчини, котрі містять хлориди макроелементів (NaCl, KCl, CaCl₂, MgCl₂) або мікроелементів (FeCl₃, CuCl₂, ZnCl₂, MnCl₂) у різній концентрації показало, що молоді бджоли можуть самостійно обирати та оптимізувати споживання лише хлоридів натрію, заліза та міді. Бджоли переважно уникали висококонцентрованих розчинів, щоб мінімізувати токсичність (de Sousa et al., 2022). Ці експерименти демонструють можливі механізми регулювання споживання мікроелементів медоносними бджолами.

Вміст неорганічних іонів у нектарі зазвичай ігнорується порівняно з їх вмістом у пилку. Як і у випадку з амінокислотами, вважається, що запилювачі забезпечують свою потребу у мінеральних сполуках за рахунок пилку. Однак мінерали в нектарах поліпшують сольовий баланс в організмі бджіл (Hiebert et al., 1983, Nicolson et al., 2007).

Мед: виготовлення, споживання, властивості

Медоносні бджоли відрізняються від більшості комах тим, що накопичують корми. У бджіл існує дві основні форми зберігання їжі: мед і перга.

Вироблення бджолами меду – складний процес, який охоплює біохімічні та фізичні етапи. Початковий етап біохімічного ферментативного перетворення нектару на

первинний мед починається у медовому шлуночку (воло) бджіл-фуражирів під час його транспортування у вулик (Oertel et al., 1951; Berenbaum & Calla, 2021). Крім того, фуражири конвертують квітковий нектар у початковий мед (мед першого порядку), активно зменшуючи в ньому вміст води завдяки всмоктуванню її стінками вола (Nicolson et al., 2008). Через трофолаксис бджоли-фуражири передають принесений у вулик нектар бджолам-комірникам, у волі яких продовжуються біохімічні процеси перетворення нектару. З вола нектар вивільняється на нижні щелепи і утримується між ними для випаровування води. Бджоли-комірники потім випускають крапельки нектару у комірки, розкидані по всьому стільнику. Початковий мед дозріває шляхом пасивного випаровування води з комірок стільників, а також завдяки активній вентиляції стільників, яку забезпечують бджоли активними рухами крил. Було показано, що переміщення меду між комірками стільників перед остаточним його зберіганням має важливе значення для процесу дозрівання меду (Eyer et al., 2016).

Більша частина меду споживається бджолою колонією у вигляді менш концентрованого меду і лише невеликий відсоток зберігається у вигляді зрілого меду (Eyer et al., 2016). Площа стільників для зберігання меду може бути великою і маса меду в ньому сягати багатьох десятків кілограмів. Типова схема зберігання меду полягає в тому, що розплід розміщений у центрі стільника і оточений невеликою смужкою комірок з пилком, за якою розташовані комірки з медом (Montovan et al., 2013).

Отриманий зрілий мед, який зберігається тривалий час у щільниках, характеризується низьким вмістом води (< 20 %) і високою концентрацією **цукрів** (> 80 %), з домінуванням моноцукрів – глюкози та фруктози. Концентрація фруктози (в середньому 2,1 М; 38,2 %) вища, ніж глюкози (середньому 1,7 М; 31,3%; Doner, 1977). Це пов'язано з тим, що глюкоза схильна

до кристалізації, бо має низьку розчинність. При температурі вулика розчинність глюкози зростає, що сприяє збільшенню її концентрації, і разом із високою концентрацією фруктози це призводить до формування дуже концентрованого розчину цукрів, який пригнічує ріст мікробів (Doner, 1977). Крім сахарози, глюкози та фруктози, зрілий мед містить дисахарид мальтозу та деякі олігосахариди. Падевий мед можна відрізнити від квіткового меду за наявністю мелезитози та інших олігосахаридів (Bogdanov et al., 2004).

До меду у низьких концентраціях також входять вільні **амінокислоти**, які були присутні у нектарі та/або додані бджолами зі слиною. Серед вільних амінокислот меду найбільш поширеним є пролін (Cotte et al., 2004).

Дослідження 42 зразків меду з п'яти європейських країн (Бельгії, Іспанії, Італії, Румунії та Франції) показало, що в меді завжди наявна незначна кількість пилку, серед якого переважав пилок видів рослин, котрі належать до родин *Ariaceae*, *Asteraceae*, *Boraginaceae*, *Brassicaceae*, *Fabaceae* та *Fagaceae*. З використанням електрофоретичного аналізу **білків** встановлено, що мед, отриманий з різних рослин, характеризувався спільними смугами у діапазоні молекулярних мас між 45 і 85 кДа, що пояснюється наявністю білків тваринного походження, зокрема білків маточного молочка та ферментів. Також виявлено і специфічні для окремих типів меду білки, які, імовірно, мають рослинне походження (Mureşan et al., 2022). Крім того, зрілий мед містить такі ферменти, як глюкозооксидаза (ЕС 1.1.3.4) (перетворює глюкозу на глюконову кислоту та перекис водню); діастаза або α -амілаза (ЕС 3.2.1.133) (гідролізує крохмаль), α -глюкозидаза (ЕС 3.2.1.20) та інвертаза (3.2.1.26) (гідролізують сахарозу до фруктози і глюкози), каталаза (ЕС 1.11.1.6.) (розщеплює перекис водню до води та молекулярного кисню) та кисла фосфатаза (ЕС 3.1.3.2.) (каталізує гідроліз ортофосфатних моноєфірів) (Berenbaum et al., 2021).

Високі концентрації осмотично активних речовин (моноцукри), присутність перекису водню та низьке значення рН визначають **антибіотичні властивості** меду (Kwakman et al., 2010). Крім H_2O_2 , як показано в останні десятиліття, мед містить чимало фітохімічних речовин та ендогенні виділення бджіл (п'ять основних білків маточного молочка – Lewkowski et al., 2019) та антимікробні пептиди гіменоптецин (Erban et al., 2019) і дефензин-1 (Di Girolano et al., 2012), які надають йому антимікробних властивостей. Дефензин-1 синтезується гіпофарингіальними залозами бджіл-годувальниць та є активним проти *Bacillus subtilis*, *Staphylococcus aureus* і *Paenibacillus larvae* (Szweda, 2017). Антимікробні пептиди та білки маточного молочка згубно діють на бактерії через лізис їхньої клітинної стінки (Brudzynski et al., 2015).

До складу меду входять численні **фенольні сполуки** рослинного походження, які визначають його колір, аромат та смак і можуть бути важливими для здоров'я бджіл (Мао et al., 2013). Так, фенольні кислоти, флавоноли, флаванони, флавони та ізофлавоноли мають антимікробну дію (Nolan et al., 2019). Дослідження впливу кофеїну, галової кислоти, кемпферину та *p*-кумарової кислоти на дорослих бджіл, заражених мікроспоридіозом *Nosema ceranae*, показало, що всі вказані речовини, за винятком галової кислоти, зменшували спорове навантаження на комах порівняно з контролем (Bernklau et al., 2019). Протигрибкова активність меду також пов'язана з фітохімічними речовинами, які, ймовірно, походять з прополісу. Зокрема, у зразках меду, зібраних у північних широтах, виявлено ряд антигрибкових фітохімічних речовин: пінобанксин, піноцембрін, кверцетин, хризин і галангін. Ці речовини наявні у квіткових нектарах лише у слідових кількостях або взагалі відсутні, проте всі вони поширені в прополісі (Kaskoniene et al., 2010; Samarghandian et al., 2017).

Мед добре відомий як природний антиоксидант. Компонентами, відповідальними за **окисно-відновні властивості** меду, ймовірно, є фенольні кислоти, флавоноїди, вітаміни та ферменти, а також невелика кількість мінеральних речовин, зокрема міді та заліза (Erlund, 2004, Meda et al., 2005). Крім того, мед містить велику кількість поглиначів вільних радикалів (Kishore et al., 2011). Антиоксидантна здатність меду залежить від джерела нектару і, як було встановлено при дослідженні 14-ти видів монофлорного меду, може відрізнятись у 20 разів між зразками (Frankel et al. 1998). Вивчення впливу окремих компонентів меду з високими антиоксидантними властивостями на тривалість життя бджіл показало, що кофеїн, галова кислота, кемпферин і *p*-кумарова кислота збільшують тривалість життя дорослих бджіл у екологічно прийнятних концентраціях (Bernklau et al., 2019). Встановлено кореляційний зв'язок між антиоксидантною здатністю зразків меду та їх біохімічними компонентами, такими як загальний вміст фенолів, загальний вміст флавоноїдів і загальний вміст водорозчинних вітамінів (В₁, В₂, В₃, В₉, В₁₂ та С). Загальний вміст флавоноїдів у зразках меду корелював з його антиоксидантним потенціалом ($r = 0,9276-0,9910$). Навпаки, було встановлено, що загальний вміст водорозчинних вітамінів добре корелює з активністю поглинання вільних радикалів ($r = 0,8226$). Найвищим виявився вміст вітаміну В₃, який становив 69 % від загального вмісту водорозчинних вітамінів. У зразках акацієвого меду виявлено фумарова та глюконова кислоти, п'ять фенольних кислот (кумарова, кофеїнова, ферулова, корична, хлорогенова) та флавоноїд кверцетин (Chua et al., 2013).

Для виробництва меду бджоли використовують не тільки нектар та воду, але і **рослинні смоли**. Медоносні бджоли збирають смолисті виділення з різних органів вищих рослин протягом усього вегетаційного періоду. Наявність різноманітних ефірних олій у смолах зумовлює їхні

антимікробні та антигрибкові властивості. Принесені у вулик смоли далі змішуються з воском та використовуються для потреб колонії. Таку суміш смоли та воску називають **прополісом**. У колоніях бджоли постійно обробляють прополісом стінки гнізда, що не тільки створює чисту гладку поверхню, але й зміцнює новий стільник (Seeley & Morse, 1976; Visscher, 1980), звужує вхід у вулик, зменшує отвори і щілини у гнізді (Ghisalberti, 1979; Simone-Finstrom & Spivak, 2010; Simone-Finstrom et al., 2017). Прополіс забезпечує підтримку гігієни у вулику та є формою соціального імунітету. Встановлено, що колонії збільшують збір смоли у відповідь на підвищений рівень зараження грибок, який викликає таке небезпечне захворювання як «вапняковий розплід» (Simone-Finstrom et al., 2012).

Перга: хімічний склад та поживна цінність

Пергою називається суміш пилку та меду, укладену для зберігання в комірці стільників. Антимікробні властивості меду забезпечують тривале зберігання пилку (Anderson et al., 2014). Бджоли-фуражири, які повертаються зі зібраним пилком, переносять його безпосередньо у комірці, розкидані по стільниках. Комірці часто вже містять попередні порції пилку з потенційно різних квіткових джерел (Podriznik et al., 2016). Молоді бджоли вулика додатково обробляють пилок: щільно укладають його в комірці, додаючи до нього мед. Бджоли здебільше споживають свіжу пергу (Anderson et al., 2014, Carroll et al., 2017) і переважно з комірок, розташованих близько до розплуду. Це зумовлює відносно невеликі запаси пилку.

Поживна цінність перги відрізняється від квіткового пилку тим, що загальний вміст білка, жирних кислот та вологи, а також антиоксидантна здатність перги нижчі, ніж пилку з того ж вулика (Mayda et al., 2020). Перга містить 17,11–30,34 % білка,

що дещо менше, ніж у пилку. Вміст жирів в перзі коливається від 1,95 до 11,55 %, тоді як у пилку він може сягати до 24,4 % від сухої маси (Giampieri et al., 2022, Kieliszek, 2018). В той же час, вміст жирних кислот у 25 зразках пилку, зібраних вручну, становив до 7,5 % (Arien et al., 2015). Вміст вуглеводів у перзі коливається від 13,02 до 72,23 % від її сухої маси, в основному за рахунок доданих вуглеводів меду/нектару (Giampieri et al., 2022). Вміст білків і вуглеводів у перзі може змінюватися залежно від сезону: так вміст білка був найбільшим в середині літа, а вуглеводів – наприкінці (Donkersley et al., 2014).

Питання, чи впливають мікроби, наявні у перзі на її харчову цінність, досі залишається суперечливим. Є кілька повідомлень, що поживна цінність перги для медоносних бджіл перевершує таку від зібраного пилку (Brodschneider et al., 2010). Молочнокислі бактерії з вола потрапляють до пилку під час збору (Vasquez et al., 2009), і це може призводити до попереднього перетравлення (зокрема – розщеплення складних полісахаридів екзину пилкових зерен) та збільшення вмісту поживних речовин у перзі. Також відомо, що бактерії кишківника медоносних бджіл синтезують вітаміни групи В (Kwong et al., 2016) і тому потенційно можуть збагачувати пергу вітамінами (Lee et al., 2014). Однак наявних доказів щодо змін харчової цінності перги за дії бактерій недостатньо, і перга скоріше є середовищем для зберігання поживних речовин, а не для їхнього перетворення. Про це свідчить і той факт, що бджоли переважно споживають пергу, яка зберігається не довше трьох-п'яти днів (Anderson et al., 2014).

Мікробіом кишечника бджіл і процеси травлення

У кишечнику медоносних бджіл живуть численні облигатні симбіонти. Ці бактерії виконують важливі біологічні функції, які підтримують метаболізм та імунітет і впливають на

розвиток тканин і тривалість життя комах. Активна мікробіота медоносних бджіл відрізняється видовим багатством і загальною чисельністю залежно від онтогенетичного етапу розвитку медоносної бджоли та географічного розташування вулика (Hroncova et al., 2015).

Мікробіом бджоли, найімовірніше, бере участь у перетравленні поживних речовин. Виявлено, що мікробіота бджіл може синтезувати необхідні комахам вітаміни, яких немає у пилку (Kwong et al., 2016). Досліди з підгодівлі колоній медоносних бджіл пилком перед початком запилення мигдалю показали, що вид пилку може дещо змінити бактеріальний склад кишечника (Rothman et al., 2018). Кишечні бактерії передаються між особинами медоносних бджіл (лише частково через трофолаксіс) і відіграють роль у травленні та захисті від паразитів і патогенних організмів (Powell et al., 2014). Порівняння мікробіоти дорослих фуражирів з однієї колонії показують, що всередині колонії існують певні варіації складу мікробіоти (Rothman et al., 2018). Встановлено, що лікування антибіотиками руйнує кишкові мікробні спільноти, погіршує метаболізм, послаблює імунітет, підвищує титр вірусу деформації крила і скорочує тривалість життя медоносної бджоли. Споживання пилку може частково протидіяти негативним наслідкам, викликаним антибіотиками, але загальна користь для здоров'я від дієти з пилком не може бути реалізована, якщо відбулося порушення мікробіоти кишечника (Li et al., 2019).

Маточне молочко як основна складова живлення личинок та матки медоносних бджіл

Каста годувальниць медоносних бджіл забезпечує живлення всіх інших членів колонії. Це робиться через безпосереднє згодовування їм меду та перги або годування їх

виділеннями залоз, наприклад, маточним молочком, компоненти якого синтезуються після того, як самі бджоли-годувальниці спожили мед і пергу. Оскільки бджоли-годувальниці годують усіх інших бджіл та є основними споживачами пилку в колонії, для них, порівняно з бджолами-фуражирами, характерна висока активність протеази середньої кишки, яка необхідна для ефективного розщеплення білків пилку (Moritz et al., 1987).

Маточне молочко виробляється нижньощелепними і гіпофарингіальними залозами, розташованими в головах бджіл-годувальниць. Встановлено, що ріст гіпофарингіальних залоз у бджіл-годувальниць корелює з активністю протеази середньої кишки (Moritz et al., 1987). Годувальниці виділяють секрет залоз в комірки стільників з личинками робочих бджіл і маток. Личинки маток забезпечуються великою кількістю маточного молочка, тоді як личинкам робочих бджіл дають його набагато менше: личинки робочих бджіл отримують тільки маточне молочко протягом перших трьох днів, а потім, крім нього, починають споживати мед та пилку. Личинки швидко ростуть і збільшують свою масу у 900–1700 разів. Робочі особини розвиваються за п'ять-шість днів, а матки ще швидше: вони починають прясти шовк і перетворюються на лялечки за три-п'ять днів (Wright et al., 2018). Якщо робочих личинок під час розвитку годують недостатньою кількістю їжі, вони перетворюються на менших, слабших імаго; дорослі робочі особини також можуть канібалізувати молодих личинок (Brodtschneider et al., 2010).

Дослідження хімічного складу маточного молочка показало, що воно містить воду (60–70 %), білки (9–18 %), вуглеводи (7–18 %) і ліпіди (3–8 %), причому вміст білка та води найменше залежить від походження пилку, який споживають бджоли-годувальниці, на відміну від вмісту ліпідів, який сильно залежить від вмісту ліпідів у квіткових джерелах пилку (Giampieri et al., 2022). У маточному молочку містяться

такі ж вуглеводи, як і у меді: це в основному, глюкоза та фруктоза в рівних частинах (Wang et al., 2016) та невелика кількість інших вуглеводів, включно із сахарозою.

У маточному молочку наявні білки MRJP (major royal jelly proteins – основні білки маточного молочка), які виділяються гіпофарингіальними та нижньощелепними залозами і є єдиним джерелом незамінних амінокислот для личинок, які розвиваються. Ймовірно, MRJPs відіграють провідну роль у визначенні каст бджіл через вплив на метаболічні процеси личинок (Kamakura, 2011). Дослідження організації родини генів *mrjp* перетинчастокрилих комах показало, що медоносні бджоли синтезують дев'ять специфічних MRJPs, які беруть участь у регуляції розвитку личинок (Buttstedt et al., 2014).

Вміст жирів у маточному молочку становить до 10 % від сирової маси, з яких 90 % припадає на специфічні вільні гідроксильні та дикарбонові жирні кислоти (Ferioli et al., 2014). Маточне молочко містить велику кількість 10-HDA ((E)-10-гідрокси-2-деценної кислоти) та 10-HDAA (10-гідроксидеканової кислоти). Ці сполуки пов'язані з компонентами феромону нижньої щелепи матки і утворюються внаслідок окислення різними шляхами. Цікаво, що на 10-HDA, припадає до 73 % від загальної кількості жирних кислот маточного молочка (та до 2–4 % від загальної сирової маси маточного молочка). 10-HDA є інгібітором гістон-деацетилази, яка бере участь у епігенетичній модуляції експресії генів в онтогенезі, а отже – може відігравати роль у формуванні каст бджіл в колонії (Spannhoff et al., 2011).

Маточне молочко також містить ~2 % стеринів, вітамінів, фенольних та мінеральних сполук (Presoto et al., 2004; Ciulu et al., 2013). Стерини складають ~0,5 % сирової маси маточного молочка. Найпоширенішим стериним, який міститься в маточному молочку, є 24-метил-холестерин, на частку якого припадає ~70 % усіх стеринів (Ferioli et al., 2014). Інші стерини,

наявні у пилку – холестерин, стигмастерин та ізофукостерин – також було виявлено в маточному молочці (Kodai et al., 2007). Медоносні бджоли не можуть синтезувати стерини. Отже, всі стерини маточкового молочка походять з пилку рослин.

Квітковий пилкок, який споживають личинки робочих бджіл, може відігравати роль у кастовій диференціації, бо містить молекули мікроРНК, які беруть участь у регуляції первинних метаболічних шляхів (Zhu et al., 2017). Коли личинок годували пилково-специфічними мікроРНК маточного молочка, вони ставали не матками, а дорослими особинами із робочими ознаками, тобто були меншими за розмірами, мали менші яєчники та триваліший час розвитку порівняно з маткою (Zhu et al., 2017). Співвідношення поживних речовин у маточному молочці також може бути важливим для кастової диференціації бджіл у колонії. Личинка, з якої розвивається матка, отримує молочко вищої концентрації, ніж личинка робочої бджоли (Wang et al., 2016). Якщо маточне молочко відносно багате вуглеводами, то личинки, найімовірніше, стануть матками або імаго, схожими на маток (Kaftanoglu et al., 2011).

Отже, кастова диференціація, ймовірно, не є результатом одного хімічного сигналу, а, скоріше за все, залежить від кількох факторів, які впливають на розвиток, зокрема від харчової цінності їжі (тобто пилкок проти маточкового молочка), кількості доступної їжі та мікроРНК, які здатні втручатися в перебіг метаболічних процесів.

Вплив нутрієнтного складу дієти на розвиток та тривалість життя медоносних бджіл

Характер харчування впливає як на індивідуальну продуктивність бджіл, так і на темпи розвитку колонії, які пов'язані з виконанням специфічних завдань різними кастами бджіл, що частково опосередковується також нутрієнтним

складом компонентів їжі (Schulz et al., 1998; Brodschneider et al., 2010; Johnson, 2010).

Дієта, яку споживають робочі медоносні бджоли, має вирішальне значення для їхнього поведінкового дозрівання, тобто залежного від віку, розподілу праці, яку вони виконують в колонії. Зокрема, споживання пилку молодими медоносними бджолами-годувальницями стимулює розвиток їхніх нижньощелепних і гіпофарингіальних залоз, які максимально збільшуються на шостий – десятий день після виходу імаго (Pernal et al., 2000).

Відомо, що недостатнє харчування робочих бджіл пилком скорочує тривалість життя комах, але основні фізіолого-біохімічні механізми цього явища все ще вивчені недостатньо. Дослідження впливу компонентного складу дієти на виживання робочих бджіл в лабораторних умовах показало, що бджоли, які споживали цукровий розчин з додаванням перги або пилку верби, або перги ріпаку мали нижчу смертність порівняно із бджолами, які отримували лише розчин сахарози. Водночас, використання для підгодівлі розчину сахарози із додаванням суміші 10-ти амінокислот у високій концентрації підсилювало смертність (Yazlovytska et al., 2023).

Відсутність пилку в раціоні робочих бджіл протягом першого тижня дорослого життя може вплинути на вікові фенотипи. Проводилось дослідження, в якому протягом перших семи днів дорослого життя робочих бджіл годували дієтою без пилку, яка імітує дієту старших бджіл (фуражирів), або контрольною дієтою, багатою пилком, яку зазвичай споживають молоді бджоли (Martelli et al., 2022). Бджоли, яких годували дієтою без пилку, показали зміни в транскриптомі жирового тіла, перехід від білково-ліпідного метаболізму до вуглеводного, а також зниження експресії генів, пов'язаних з імунною відповіддю. Відсутність пилку в раціоні також призводила до накопичення маркерів окислювального стресу (ТБК-активних

продуктів) в жировому тілі та змін у кутикулярних вуглеводних профілях, які ставали подібними до профілів хронологічно старших бджіл (Martelli et al., 2022). Отже, відсутність пилку протягом першого тижня дорослого життя викликає передчасний початок формування фенотипу робітника, пов'язаного зі старінням.

Пошук їжі вимагає від бджіл високих когнітивних і льотних здібностей. Бджоли-годувальниці зазнають значних змін у своїй фізіології, коли вони переходять у касту фуражирів. Ця радикальна зміна поведінки супроводжується зменшенням гіпофарингіальних залоз, змінами у морфології мозку, нейрохімії та експресії генів (Robinson, 2002), змінами в біохімії м'язів, які забезпечують політ та змінами в експресії генів, які відповідальні за підвищення метаболічної та аеродинамічної потужності (Roberts et al., 2005). Бджоли-годувальниці мають розвиненіші гіпофарингіальні залози, підвищений уміст білків у гемолімфі та більші запаси ліпідів у жирових тілах порівняно з бджолами-фуражирами. Виснаження запасів ліпідів відбувається безпосередньо перед початком пошуку їжі та може бути викликане сильним голодуванням колонії. У бджолиних колоніях взаємодія між особинами різного віку може здійснюватись через зміну рівня харчування імаго, особливо молодих бджіл, а також шляхом «соціального ефекту», який, можливо, пов'язаний із феромонами (Toth et al., 2005). Виявлено, що у регуляції розподілу праці між медоносними бджолами роль дієти менша порівняно із соціальними сигналами та ювенільним гормоном (Wheeler et al., 2015).

Для медоносних бджіл необхідна дієта зі специфічним співвідношенням білків та вуглеводів, при цьому вуглеводи у дієті переважають над білками, але цінність дієти зумовлена джерелом білків (Di Pasquale et al., 2013).

Вивчення впливу співвідношення білків і вуглеводів (Б:В) у раціоні новонароджених медоносних бджіл на їхнє виживання,

чутливість до сахарози, а також когнітивні показники (навчання та пам'ять) проводилось кондиціонуванням реакції на розтягування хоботка (Bouchebti et al., 2022). Виявлено, що чутливість до сахарози не залежить від співвідношення Б:В у раціоні бджіл, проте воно впливає на тривалість життя та когнітивні функції. У той час, як тривалість життя була максимальною при співвідношенні Б:В 1:19, навчання та короткотривала пам'ять сягали піку при співвідношенні Б:В 1:9 і 1:4. Дефіцит білка лише дещо скорочує тривалість життя бджіл, але значно погіршує здатність до навчання та короткотривалу пам'ять. З іншого боку, надлишок білка різко скорочує тривалість життя бджіл, але менше впливає на навчання та короткотривалу пам'ять. Отже, харчування впливає на когнітивні здібності медоносної бджоли, але ці ефекти, на відміну від хребетних, можна корегувати відповідною дієтою (Bouchebti et al., 2022).

Цікаво, що медоносні бджоли-годувальниці погано виживають на дієтах на основі маточного молочка (Altaie et al., 2010; Pirk et al., 2010). Співвідношення певних нутрієнтів у раціоні залежить від віку робочих бджіл. У досліджах з використанням незамінних амінокислот як заміника білка у раціоні було показано, що з віком у бджіл зменшується потреба у білках та підвищується потреба у вуглеводах (Paoli et al., 2014). Встановлено, що виживаність бджіл значно знижується через споживання дієти з високим вмістом білка або незамінних амінокислот: це підтверджує гіпотезу про загальний вплив білка на скорочення тривалості життя, який спостерігається в інших тварин. Показано, що утримання медоносних бджіл у боксах-годовничках на пилоквій дієті (Asteraceae: *Taraxacum* 21% Fabaceae: *Sophora* 17%), яка характеризується високим вмістом білка (біля 40 %) негативно впливало на тривалість життя робочих бджіл (Barraud et al., 2022). У бджіл вільні

амінокислоти скорочують тривалість життя більше ніж цілісні білки (Arganda et al., 2017).

Важливу роль у фізіології та поведінці дорослих бджіл відіграють ліпіди. Так, показано, що дієти зі збалансованим співвідношенням жирних кислот поліпшують нюхове навчання медоносних бджіл, необхідне для догляду за розплодом і очищення комірок стільників, що важливо для здоров'я колонії та контролю за хворобами. В досліді вивчався вплив жирних кислот на пізнання запахів власного вулика через годування молодих бджіл (0–9 днів) різними видами дієт на основі пилку або кулінарної олії, які містять різні співвідношення незамінних жирних кислот (ω -6:3). Встановлено, що робочі бджоли, яких годували збалансованою за вмістом жирних кислот дієтою, могли вивчати та розрізняти запахи розплоду краще, ніж бджоли, яких годували незбалансованою дієтою. Споживання обох типів дієти зменшувалося з віком, але їхній когнітивний вплив залишався (Bennett et al., 2022). Ці результати свідчать про те, що дієта впливає на когнітивний розвиток молодих робочих бджіл, що може вплинути на поведінку, пов'язану з роботою та гігієну колонії.

Встановлено, що співвідношення білків до ліпідів у пилку, зібраному колоніями медоносних бджіл у полі, дорівнює 10:1 (Avni et al., 2014). Баланс між білками та ліпідами в раціоні, ймовірно, також є важливим для медоносних бджіл (Brodschneider et al., 2010).

Ефективність використання компонентів дієти може залежати від наявності токсичних сполук (Archer et al., 2014). Встановлено, що нікотиноїдний пестицид тіаметоксам не впливає на споживання бджолами білків і вуглеводів, але зменшує позитивну реакцію бджіл на високі концентрації сахарози. На виживаність бджіл впливали як тіаметоксам, так і присутність білка у дієті. Ці дані свідчать, що за наявності

пестицидів і незбалансованого харчування здоров'я медоносних бджіл може дуже постраждати (Demares et al., 2016).

Через складність колонії медоносних бджіл як суперорганізму, харчові ефекти, виміряні на рівні окремої бджоли, або на бджолах у боксах-годовничках, не обов'язково відповідають таким на рівні колонії. Наприклад, при збільшенні вмісту білка в дієті у бджіл-годувальниць у боксах-годовничках зростала концентрація білка в гемолімфі і її можна було використовувати як один із показників ефективності перетравлення білків. Проте використання для підгодівлі впродовж кількох місяців двох комерційних штучних раціонів або пилка не впливало ні на концентрацію білка в гемолімфі бджіл-годувальниць у колоніях, ані на розмір колоній. Водночас здоров'я колоній, яких годували штучними раціонами, погіршувалось, і вони зазнавали більших втрат маток і мали більшу інфікованість ноземою, ніж колонії, які отримували природну дієту (DeGrandi-Hoffman et al., 2016). Потреби у білках у бджіл, які утримувались в боксах, навіть за наявності розплоду відрізняються від потреби колоній у природних умовах (Zheng et al., 2014).

Список літератури

1. Adler, L. S. (2001). The ecological significance of toxic nectar. *Oikos*, 91, 409–420.
2. Afik, O., Dag, A., Kerem, Z., & Shafir, S. (2006). Analyses of avocado (*Persea americana*) nectar properties and their perception by honey bees (*Apis mellifera*). *J Chem Ecol*, 32, 1949–63.
3. Afik, O., & Shafir, S. (2007). Effect of ambient temperature on crop loading in the honey bee, *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae). *Entomol Gen*, 29, 135–48.

4. Alaux, C., Ducloz, F., Crauser, D., & Le Conte, Y. (2010). Diet effects on honeybee immunocompetence. *Biol Lett*, *6*, 562–65.
5. Altaye, S. Z., Pirk, C. W. W., Crewe, R. M., & Nicolson, S. W. (2010). Convergence of carbohydrate-biased intake targets in caged worker honeybees fed different protein sources. *J Exp Biol*, *213*, 3311–18.
6. Anderson, K. E., Carroll, M. J., Seehan, T., Mott, B. M., Maes, P., & Corby-Harris, V. (2014). Hive-stored pollen of honey bees: Many lines of evidence are consistent with pollen preservation, not nutrient conversion. *Mol Ecol*, *23*, 5904–17.
7. Archer, C. R., Pirk, C. W. W., Wright, G. A., & Nicolson, S. W. (2014). Nutrition affects survival in African honeybees exposed to interacting stressors. *Funct Ecol*, *28*, 913–23.
8. Arganda, S., Bouchebti, S., Bazazi, S., ... Simpson, S. J., & Dussutour, A. (2017). Parsing the life-shortening effects of dietary protein: effects of individual amino acids. *Proc R Soc B*, *284*, 20162052.
9. Arien, Y., Dag, A., Zarchin, S., Masci, T., & Shafir, S. (2015). Omega-3 deficiency impairs honey bee learning. *Proc Natl Acad Sci*, *112*, 15761–66.
10. Avni, D., Hendriksma, H. P., Dag, A., Uni, Z., & Shafir, S. (2014). Nutritional aspects of honey bee-collected pollen and constraints on colony development in the eastern Mediterranean. *J Insect Physiol*, *69*, 65–73.
11. Avni, D., Dag, A., & Shafir, S. (2009). Pollen sources for honey bees in Israel: source, periods of shortage and influence on population growth. *Isr J Plant Sci*, *57*, 263–7552.
12. Barraud, A., Barascou, L., Lefebvre, V., ... Vanderplanck, M., & Michez, D. (2022). Variations in nutritional requirements across bee species. *Front Sustain Food Syst*, *6*, 824750.
13. Barth, O. M., Freitas, A. S., Oliveira, E. S., ... Andrella, R. R., & Cardozo, G. M. (2010). Evaluation of the botanical origin of commercial dry bee pollen load batches using pollen analysis:

- A proposal for technical standardization. *An Acad Bras Cienc*, 82(4), 893–902.
14. Bennett, M. M., Welchert, A. C., Carroll, M., Shafir, Sh., Smith, B. H., & Corby-Harris, V. (2022). Unbalanced fatty acid diets impair discrimination ability of honey bee workers to damaged and healthy brood odors. *J Exp Biol*, 225, jeb244103.
 15. Berenbaum, M. R. & Calla, B. (2021). Honey as a functional food for *Apis mellifera*. *Annu Rev Entomol*, 66, 185–208.
 16. Bernklau, E., Bjostad, L., Hogeboom, A., Carlisle, A., & Arathi, H. S. (2019). Dietary phytochemicals, honey bee longevity and pathogen tolerance. *Insects*, 10(1): 14.
 17. Blüthgen, N. & Fiedler, K. (2004). Preferences for sugars and amino acids and their conditionality in a diverse nectar-feeding ant community. *J Anim Ecol*, 73, 155–166.
 18. Bogdanov, S., Ruoff, K., & Persano Oddo, L. (2004). Physico-chemical methods for the characterisation of unifloral honeys: a review. *Apidologie*, 35, 4–17.
 19. Bouchebti, S., Wright, G. A., & Shafir, S. (2022). Macronutrient balance has opposing effects on cognition and survival in honey bees. *Funct Ecol*, 00:1–11.
 20. Brodschneider, R. & Crailsheim, K. (2010). Nutrition and health in honey bees. *Apidologie*, 41, 278–94.
 21. Brudzynski, K., & Sjaarda, C. (2015). Honey glycoproteins containing antimicrobial peptides, jelleins of the major royal jelly protein 1, are responsible for the cell wall lytic and bactericidal activities of honey. *PloS One*, 10, e0120238.
 22. Buttstedt, A., Moritz, R. F. A., & Erler, S. (2014). Origin and function of the major royal jelly proteins of the honeybee (*Apis mellifera*) as members of the yellow gene family. *Biol Rev*, 89, 255–269.
 23. Campos, M. G., Bogdanov, S., de Almeida-Muradian, L. B., ... Frigerio, C., & Ferreira, F. (2008). Pollen composition and standardisation of analytical methods. *J Apic Res*, 47, 154–161.

24. Carroll, M. J., Brown, N., Goodall, C., Downs, A. M., Sheenan, T. H., & Anderson, K. E. (2017). Honey bees preferentially consume freshly-stored pollen. *PLoS One*, *12*, e0175933.
25. Castellanos, M. C., Wilson, P., & Thomson, J. D. (2002). Dynamic nectar replenishment in flowers of *Penstemon* (Scrophulariaceae). *Am J Bot*, *89*, 111–118.
26. Chantarudee, A., Phuwapraisirisan, P., Kimura, K., ... Kimura, A., & Chanchao, C. (2012). Chemical constituents and free radical scavenging activity of corn pollen collected from *Apis mellifera* hives compared to floral corn pollen at Nan, Thailand. *BMC Complement Altern Med*, *12*, 1–12.
27. Chua, L. S., Rahaman, N. L. A., Adnan, N. A., & Eddie Tan, T. T. (2013). Antioxidant activity of three honey samples in relation with their biochemical components. *J Anal Methods Chem*, *2013* (1), 313798.
28. Ciulu, M., Floris, I., Nurchi, V. M., ... Spano, N., & Sanna, G. (2013). HPLC determination of pantothenic acid in royal jelly. *Anal Methods*, *5*, 6682–6685.
29. Clarke, D., Morley, E., & Robert, D. (2017). The bee, the flower, and the electric field: Electric ecology and aerial electroreception. *J Comp Physiol A Neuroethol Sens Neural Behav Physiol*, *203*, 737–748.
30. Corby-Harris, V., Snyder, L., Meador, C., & Ayotte, T. (2018). Honey bee (*Apis mellifera*) nurses do not consume pollens based on their nutritional quality. *PLoS One*, *13*(1), e0191050.
31. Cotte, J. F., Casabianca, H., Giroud, B., Albert, M., Lheritier, J., & Grenier-Loustalot, M. F. (2004). Characterization of honey amino acid profiles using high-pressure liquid chromatography to control authenticity. *Anal Bioanal Chem*, *378*, 1342–1350.
32. Couvillon, M. J., Al Toufailia, H., Butterfield, T. M., Schrell, F., Ratnieks, F. L. W., & Schürch, R. (2015). Caffeinated forage tricks honeybees into increasing foraging and recruitment behaviors. *Curr Biol*, *25*, 2815–2818.

33. Crailsheim, K., & Leonhard, B. (1997) Amino acids in honeybee worker haemolymph. *Amino Acids*, *13*, 141–153.
34. De Brito Sanchez, M. G. (2011). Taste perception in honey bees. *Chem Senses*, *36*, 675–692.
35. DeGrandi-Hoffman, G., Chen, Y. P., Rivera, R., ... Hidalgo, G., & de Jong, E. W. (2016). Honey bee colonies provided with natural forage have lower pathogen loads and higher overwinter survival than those fed protein supplements. *Apidologie*, *47*, 186–196.
36. Demares, F. J., Crous, K. L., Pirk, C.W. W., Nicolson, S. W., & Human H. (2016). Sucrose sensitivity of honey bees is differently affected by dietary protein and a neonicotinoid pesticide. *PloS One*, *11*(6), e0156584.
37. De Melo, I. L. P., Freitas, A. S., Barth, O. M., & Almeida-Muradian, L. B. (2009). Relacao entre a composicao nutricional e a origem floral de polenapicoladesidratado (Correlation between nutritional composition and floral origin of dried bee pollen). *Rev Inst Adolfo Lutz*, *68*, 346–353.
38. De Melo, A. A. M., Estevinho, M. L. M. F., Sattler, J. A. G., ... Barth, O. M., & Almeida-Muradian, L. B. (2016). Effect of processing conditions on characteristics of dehydrated bee-pollen and correlation between quality parameters. *LWT-Food Sci Technol*, *65*, 808–815.
39. De Sousa, R. T., Darnell, R., & Wright, G. A. (2022). Behavioural regulation of mineral salt intake in honeybees: a selfselection approach. *Phil Trans R Soc B*, *377*, 20210169.
40. Di Girolamo, F., D’Amato, A., & Righetti, P. G. (2012). Assessment of the floral origin of honey via proteomic tools. *J Proteom*, *75*, 3688–3693.
41. Di Pasquale, G., Salignon, M., Le Conte Y., ... Brunet, J-L., & Alaux, C. (2013). Influence of pollen nutrition on honey bee health: Do pollen quality and diversity matter? *PloS One*, *8*, e72016.

42. Doner, L. (1977). The sugars of honey – a review. *J Sci. Food Agric*, 28, 443–456.
43. Donkersley, P., Rhodes, G., Pickup, R. W., Jones, K. C., & Wilson, K. (2014). Honeybee nutrition is linked to landscape composition. *Ecol Evol*, 4, 4195–206.
44. Drezner-Levy, T., Smith, B. H., & Shafir, S. (2009). The effect of foraging specialization on various learning tasks in the honey bee (*Apis mellifera*). *Behav Ecol Sociobiol*, 64, 135–148.
45. Enkegaard, A., Kryger, P., & Boelt, B. (2016). Determinants of nectar production in oilseed rape. *J Apic Res*, 55(1), 89–99.
46. Erban, T., Shcherbachenko, E., Talacko, P., & Harant, K. (2019). The unique protein composition of honey revealed by comprehensive proteomic analysis: allergens, venom-like proteins, antibacterial properties, royal jelly proteins, serine proteases, and their inhibitors. *J Nat Prod*, 82, 1217–1226.
47. Erlund, I. (2004). Review of the flavonoids quercetin, hesperetin, and naringenin: Dietary sources, bioactivities, bioavailability, and epidemiology. *Nutr Res*, 24(10), 851–874.
48. Eyer, M., Neumann, P., & Dietemann, V. (2016). A look into the cell: honey storage in honey bees, *Apis mellifera*. *PloS One*, 11(20).
49. Ferioli, F., Armaforte, E., & Caboni, M. F. (2014). Comparison of the lipid content, fatty acid profile and sterol composition in local Italian and commercial royal jelly samples. *J Am Oil Chem Soc*, 91, 875–884.
50. Fischer, M. K., & Shingleton, A. W. (2001). Host plant and ants influence the honeydew sugar composition of aphids. *Funct Ecol*, 15, 544–550.
51. Frías, B. E. D., Barbosa, C. D., & Lourenço, A. P. (2016). Pollen nutrition in honey bees (*Apis mellifera*): Impact on adult health. *Apidologie*, 47, 15–25.

52. Frankel, S., Robinson, G. E., & Berenbaum, M. R. (1998). Antioxidant capacity and correlated characteristics of 14 unifloral honeys. *J Apic Res*, *37*, 27–31.
53. Gardener, M. C., & Gillman, M. P. (2001). Analyzing variability in nectar amino acids: Composition is less variable than concentration. *J Chem Ecol*, *27*, 2545–2558.
54. Gardener, M. C., & Gillman, M. P. (2002). The taste of nectar—a neglected area of pollination ecology. *Oikos*, *98*, 552–557.
55. Ghisalberti, E. L. (1979). Propolis: A review. *Bee World*, *60*, 59–84.
56. Ghosh, S., & Jung, C. (2017). Nutritional value of bee-collected pollens of hardy kiwi, *Actinidia arguta* (Actinidiaceae) and oak, *Quercus* sp. (Fagaceae). *J Asia Pac Entomol*, *20*, 245–251.
57. Giampieri, F., Quiles, J. L., Cianciosi, D., ... Alvarez-Suarez, J. M., & Battino, M. (2022). Bee products: An emblematic example of underutilized sources of bioactive compounds. *J Agric Food Chem*, *70*(23), 6833–6848.
58. Giovanetti, M. (2019). Foraging choices balanced between resource abundance and handling concerns: How the honeybee, *Apis mellifera*, select the flowers of *Robinia pseudoacacia*. *Bull Entomol Res*, *109*(3), 316–324.
59. Grüter, C., & Ratnieks, F. L. W. (2011). Flower constancy in insect pollinators—adaptive foraging behavior or cognitive limitation? *Commun Integr Biol*, *4*, 633–636.
60. Hendriksma, H. P., Oxman, K. L., & Shafir, S. (2014). Amino acid and carbohydrate tradeoffs by honey bee nectar foragers and their implications for plant–pollinator interactions. *J Insect Physiol*, *69*, 56–64.
61. Hendriksma, H. P., & Shafir, S. (2016). Honey bee foragers balance colony nutritional deficiencies. *Behav Ecol Sociobiol*, *70*, 509–517.

62. Hendriksma, H. P., Bain, J., Nguyen, N., & Nieh, J. (2020). Nicotine does not reduce *Nosema ceranae* infection in honey bees. *Insectes Soc*, *67*, 249–259.
63. Hiebert, S. M., & Calder, W. A. (1983). Sodium, potassium, and chloride in floral nectars: Energy-free contributions to refractive index and salt balance. *Ecology*, *64*, 399–402.
64. Hocherl, N., Siede, R., Illies, I., Geatschenberger, H., & Tautz, J. (2012). Evaluation of the nutritive value of maize for honey bees. *J Insect Physiol*, *58*, 278–285.
65. Hroncova, Z., Havlik, J., Killer, J., ... Kamler, M., & Rada, V. (2015). Variation in honey bee gut microbial diversity affected by ontogenetic stage, age and geographic location. *PloS One*, *10*(3), e0118707.
66. Human, H., & Nicolson, S. W. (2003). Digestion of maize and sunflower pollen by the spotted maize beetle *Astylus atromaculatus* (Melyridae): Is there a role for osmotic shock? *J Insect Physiol*, *49*, 633–643.
67. Johnson, B. R. (2010). Division of labor in honeybees: Form, function and proximate mechanisms. *Behav Ecol Sociobiol*, *64*, 305–316.
68. Jumarie, C., Aras, P., & Boily, M. (2017). Mixtures of herbicides and metals affect the redox system of honey bees. *Chemosphere*, *168*, 163–170.
69. Jung, J. W., Park, K. W., Ahn, Y. J., & Kwon, H. W. (2015). Functional characterization of sugar receptors in the western honeybee, *Apis mellifera*. *J Asia Pac Entomol*, *18*, 19–26.
70. Kaftanoglu, O., Linksvayer, T. A., & Page, R. E. Jr. (2011). Rearing honey bees, *Apis mellifera*, in vitro 1: Effects of sugar concentrations on survival and development. *J Insect Sci*, *11*(1), 96.
71. Kamakura, M. (2011). Royalactin induces queen differentiation in honeybees. *Nature*, *473*(7348), 478–483.

72. Kaškonienė, V., & Venskutonis, P. R. (2010). Floral markers in honey of various botanical and geographic origins: A review. *Compr Rev Food Sci Food Saf*, 9, 620–634.
73. Khan, Kh. A., Ghramh, H. A., Ahmad, Z., El-Niweiri, M. A. A., & Mohammed, M. E. A. (2021). Honey bee (*Apis mellifera*) preference towards micronutrients and their impact on bee colonies. *Saudi J Biol Sci*, Advance online publication.
74. Kieliszek, M., Piwowarek, K., Kot, A. M., Błazejak, S., Chlebowska-Śmigiel, A., & Wolska, I. (2018). Pollen and bee bread as new health-oriented products: A review. *Trends Food Sci Technol*, 71, 170–180.
75. Kishore, R. K., Halim, A. S., Syazana, M. S. N., & Sirajudeen, K. N. S. (2011). Tualang honey has higher phenolic content and greater radical scavenging activity compared with other honey sources. *Nutr Res*, 31(4), 322–325.
76. Kodai, T., Umabayashi, K., Nakatani, T., Ishiyama, K., & Noda, N. (2007). Compositions of royal jelly II. Organic acid glycosides and sterols of the royal jelly of honeybees (*Apis mellifera*). *Chem Pharm Bull*, 55, 1528–1531.
77. Komosinska-Vassev, K., Olczyk, P., Kaźmierczak, J., Mencner, L., & Olczyk, K. (2015). Bee pollen: Chemical composition and therapeutic application. *Evid Based Complement Altern Med*, 1–6.
78. Kroon, G. H., van Praagh, J. P., & Velthuis, H. H. W. (1974). Osmotic shock as a prerequisite to pollen digestion in the alimentary tract of the worker honeybee. *J Apic Res*, 13, 177–188.
79. Kubo, T., Sasaki, M., Nakamura, J., Sasagawa, H., Ohashi, K., Takeuchi, H., & Natori, S. (1996). Change in the expression of hypopharyngeal-gland proteins of the worker honeybees (*Apis mellifera* L.) with age and/or role. *J Biochem*, 119, 291–295.

80. Kwakman, P. H. S., te Velde, A. A., de Boer, L., Speijer, D., Vandenbroucke-Grauls, C. M. J. E., & Zaat, S. A. J. (2010). How honey kills bacteria. *The FASEB Journal*, *24*, 2576–2582.
81. Kwong, W. K., & Moran, N. A. (2016). Gut microbial communities of social bees. *Nat Rev Microbiol*, *14*, 374–384.
82. Lan, J., Ding, G., Ma, W., Jiang, Y., & Huang, J. (2021). Pollen source affects development and behavioral preferences in honey bees. *Insects*, *12*(2), 130.
83. Lau, P. W., & Nieh, J. C. (2016). Salt preferences of honey bee water foragers. *J Exp Biol*, *219*, 790–796.
84. Lee, F. J., Rusch, D. B., Stewart, F. J., Mattile, H. R., & Newton, I. L. G. (2014). Saccharide breakdown and fermentation by the honey bee gut microbiome. *Environ Microbiol*, *17*, 796–815.
85. Lewkowski, O., Mureşan, C. I., Dobritzsch, D., Fuszard, M., & Erler, S. (2019). The effect of diet on the composition and stability of proteins secreted by honey bees in honey. *Insects*, *10*(9), 282.
86. Li, J., Heerman, M. C., Evans, J. D., ... Hamilton, M., & Chen, Y. (2019). Pollen reverses decreased lifespan, altered nutritional metabolism and suppressed immunity in honey bees (*Apis mellifera*) treated with antibiotics. *J Exp Biol*, *222*, jeb202077.
87. Liao, L. H., Wu, W. Y., & Berenbaum, M. R. (2017). Behavioral responses of honey bees (*Apis mellifera*) to natural and synthetic xenobiotics in food. *Sci Rep*, *7*, 15924.
88. Lim, S., Jung, J., Yunusbaev, U., Ilyasov, R., & Kwon, H. W. (2019). Characterization and its implication of a novel taste receptor detecting nutrients in the honey bee, *Apis mellifera*. *Sci Rep*, *9*, 11620.
89. Liolios, V., Tananaki, C., Dimou, M., Kanelis, D., & Rodopoulou, M. A., Thrasyvoulou, A. (2018). Exploring the sugar profile of unifloral bee pollen using high performance liquid chromatography. *J Food Nutr Res*, *57*, 341–350.

90. London-Shafir, I., Shafir, S., & Eisikowitch, D. (2003). Amygdalin in almond nectar and pollen—facts and possible roles. *Plant Syst Evol*, *238*, 87–95.
91. Mallinger, R. E., & Prasifka, J. R. (2017). Bee visitation rates to cultivated sunflowers increase with the amount and accessibility of nectar sugars. *J Appl Entomol*, *141*, 561–573.
92. Martelli, F., Falcon, T., Pinheiro, D. G., Simões, Z. L. P., & Nunes, F. M. F. (2022). Worker bees (*Apis mellifera*) deprived of pollen in the first week of adulthood exhibit signs of premature aging. *Insect Biochem Mol Biol*, *146*, 103774.
93. Mao, W., Schuler, M. A., & Berenbaum, M. R. (2013). Honey constituents up-regulate detoxification and immunity genes in the western honey bee *Apis mellifera*. *Proc Natl Acad Sci USA*, *110*, 8842–8846.
94. Mayda, N., Özkök, A., Ecem Bayram, N., Gerçek, Y. C., & Sorkun, K. (2020). Bee bread and bee pollen of different plant sources: Determination of phenolic content, antioxidant activity, fatty acid and element profiles. *Food Meas*, *14*, 1795–1809.
95. Meda, A., Lamien, C. E., Romito, M., Millogo, J., & Nacoulma, O. G. (2005). Determination of the total phenolic, flavonoid and proline contents in Burkina Fasan honey, as well as their radical scavenging activity. *Food Chem*, *91*(3), 571–577.
96. Menzel, R., Greggers, U., Smith, A., ... Brunke, S., & Watzl, S. (2005). Honey bees navigate according to a map-like spatial memory. *Proc Natl Acad Sci*, *102*(8), 3040–3045.
97. Montovan, K. J., Karst, N., Jones, L. E., & Seeley, T. D. (2013). Local behavioral rules sustain the cell allocation pattern in the combs of honey bee colonies (*Apis mellifera*). *J Theor Biol*, *336*, 75–86.
98. Moritz, B., & Crailsheim, K. (1987). Physiology of protein digestion in the midgut of the honeybee (*Apis mellifera* L.). *J Insect Physiol*, *33*, 923–931.

99. Mureşan, C. I., Cornea-Cipcigan, M., Suharoschi, R., Erler, S., & Mărgăoan, R. (2022). Honey botanical origin and honey-specific protein pattern: Characterization of some European honeys. *LWT*, *154*, 112883.
100. Mustard, J. A. (2020). Neuroactive nectar: Compounds in nectar that interact with neurons. *Arthropod-Plant Interact*, *14*, 151–159.
101. Nepi, M. (2014). Beyond nectar sweetness: The hidden ecological role of non-protein amino acids in nectar. *J Ecol*, *102*, 108–115.
102. Nicolson, S. W. (2007). Amino acid concentrations in the nectars of southern African bird-pollinated flowers, especially *Aloe* and *Erythrina*. *J Chem Ecol*, *33*, 1707–1720.
103. Nicolson, S. W., Nepi, M. & Pacini, E. (2007). Nectar chemistry. *Nectaries and Nectar*, 215–264.
104. Nicolson, S. W. (2009). Water homeostasis in bees, with the emphasis on sociality. *J Exp Biol*, *212*, 429–434.
105. Nicolson, S. W. (2011). Bee food: The chemistry and nutritional value of nectar, pollen and mixtures of the two. *Afr Zool*, *46*, 197–204.
106. Nicolson, S. W., & Human, H. (2008). Bees get a head start on honey production. *Biol Lett*, *4*, 299–301.
107. Nicolson, S. W. (2022). Sweet solutions: Nectar chemistry and quality. *Phil Trans R Soc B*, *377*, 20210163.
108. Nolan, V. C., Harrison, J., & Cox, A. G. C. (2019). Dissecting the antimicrobial composition of honey. *Antibiotics*, *8*(4), 251.
109. Oertel, E., Fieger, E. A., Williams, V. R., & Andrews, E. A. (1951). Inversion of cane sugar in the honey stomach of the bee. *J Econ Entomol*, *44*, 487–492.
110. Ohashi, K., Natori, S., & Kubo, T. (1997). Change in the mode of gene expression of the hypopharyngeal gland cells with an age-dependent role change of the worker honeybee *Apis mellifera* L. *Eur J Biochem*, *249*, 797–802.

111. Ohashi, K., Natori, S., & Kubo, T. (1999). Expression of amylase and glucose oxidase in the hypopharyngeal gland with an age-dependent role change of the worker honeybee (*Apis mellifera* L.). *Eur J Biochem*, *265*, 127–133.
112. Ostwald, M. M., Smith, M. L., & Seeley, T. D. (2016). The behavioral regulation of thirst, water collection and water storage in honey bee colonies. *J Exp Biol*, *219*, 2156–2165.
113. Paerhati, Y., Ishiguro, S., Ueda-Matsuo, R., Yang, P., Yamashita, T., & Suzuki, K. (2015). Expression of *AmGR10* of the gustatory receptor family in honey bee is correlated with nursing behavior. *PloS One*, *10*(12), e0142917.
114. Page, R. E. J. (2013). *The Spirit of the Hive: The Mechanisms of Social Evolution*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
115. Palmer-Young, E. C., Farrell, I. W., Adler, L. S., ... Junker, R. R., & Stevenson, P. C. (2019). Chemistry of floral rewards: Intra- and interspecific variability of nectar and pollen secondary metabolites across taxa. *Ecol Monogr*, *89*, e01335.
116. Paoli, P. P., Donley, D., Stabler, D., Saseendranath, A., Nicolson, S. W., Simpson, S. J., & Wright, G. A. (2014). Nutritional balance of essential amino acids and carbohydrates of the adult worker honeybee depends on age. *Amino Acids*, *46*, 1449–1458.
117. Pernal, S. F., & Currie, R. W. (2000). Pollen quality of fresh and 1-year-old single pollen diets for worker honey bees (*Apis mellifera* L.). *Apidologie*, *31*, 387–409.
118. Petanidou, T., van Laere, A., Ellis, W. N., & Smets, E. (2006). What shapes amino acid and sugar composition in Mediterranean floral nectars? *Oikos*, *115*, 155–169.
119. Pirk, C. W. W., Boodhoo, C., Human, H., & Nicolson, S. (2010). The importance of protein type and protein to carbohydrate ratio for survival and ovarian activation of caged honeybees (*Apis mellifera scutellata*). *Apidologie*, *41*, 62–72.

120. Podriznik, B., & Bozic, J. (2016). Maturation and stratification of antibacterial activity and total phenolic content of bee bread in honey comb cells. *J Apic Res*, *54*, 81–92.
121. Powell, J. E., Martinson, V. G., Urban-Mead, K., & Moran, N. A. (2014). Routes of acquisition of the gut microbiota of the honey bee *Apis mellifera*. *Appl Environ Microbiol*, *80*, 7378–7387.
122. Presoto, A. E. F., Rios, M. D. G., & de Almeida-Muradian, L. B. (2004). Simultaneous high-performance liquid chromatographic analysis of vitamins B-1, B-2 and B-6 in royal jelly. *J Braz Chem Soc*, *15*, 136–139.
123. Requier, F., Odoux, J. F., Tamic, T., Moreau, N., Henry, M., Decourtye, A., & Bretagnolle, V. (2015). Honey bee diet in intensive farmland habitats reveals an unexpectedly high flower richness and a major role of weeds. *Ecol Appl*, *25*, 881–890.
124. Rodríguez-Pólit, C., Gonzalez-Pastor, R., Heredia-Moya, J., Carrera-Pacheco, S. E., Castillo-Solis, F., Vallejo-Imbaquingo, R., ... Carlos, B. O., & Guamán, L. P. (2023). Chemical properties and biological activity of bee pollen. *Molecules*, *28*(23), 7768.
125. Rothman, J. A., Carroll, M. J., Meikle, W. G., Anderson, K. E., & McFrederick, Q. S. (2018). Longitudinal effects of supplemental forage on the honey bee (*Apis mellifera*) microbiota and inter- and intra-colony variability. *Microb Ecol*, *76*: 814-824
126. Ruedenauer, F. A., Biewer, N. W., Nebauer, C. A., Scheiner, M., Spaethe, J., & Leonhardt, S. D. (2021). Honey bees can taste amino and fatty acids in pollen, but not sterols. *Front Ecol Evol*, *9*, 684175.
127. Roberts, S. P., & Elekonich, M. A. (2005). Muscle biochemistry and the ontogeny of flight capacity during behavioral development in the honey bee, *Apis mellifera*. *J Exp Biol*, *208*, 4193–4198.

128. Robertson, H. M., & Wanner, K. W. (2006). The chemoreceptor superfamily in the honey bee, *Apis mellifera*: Expansion of the odorant, but not gustatory, receptor family. *Genome Res*, *16*, 1395–1403.
129. Robinson, G. E. (2002). Genomics and integrative analyses of division of labor in honeybee colonies. *Am Nat*, *160*(S6), S160–S172.
130. Roulston, T. H., & Buchmann, S. L. (2000). A phylogenetic reconsideration of the pollen starch-pollination correlation. *Evol Ecol Res*, *2*, 627–643.
131. Samarghandian, S., Farkhondeh, T., & Samini, F. (2017). Honey and health: a review of recent clinical research. *Pharmacogn Res*, *9*, 121–127.
132. Scheiner, R., Page, R. E., & Erber, J. (2004). Sucrose responsiveness and behavioral plasticity in honey bees (*Apis mellifera*). *Apidologie*, *35*(2), 133–142.
133. Schulz, D. J., Huang, Z.-Y., & Robinson, G. E. (1998). Effects of colony food shortage on behavioral development in honey bees. *Behav Ecol Sociobiol*, *42*, 295–303.
134. Simcock, N. K., Gray, H., Bouchebti, S., & Wright, G. A. (2017). Appetitive olfactory learning and memory in the honeybee depend on sugar reward identity. *J Insect Physiol*, *106*, 71–77.
135. Simcock, N. K., Gray, H. E., & Wright, G. A. (2014). Single amino acids in sucrose rewards modulate feeding and associative learning in the honeybee. *J Insect Physiol*, *69*, 41–48.
136. Simone-Finstrom, M., & Spivak, M. (2010). Propolis and bee health: the natural history and significance of resin use by honey bees. *Apidologie*, *41*, 295–311.
137. Simone-Finstrom, M., Borba, R. S., Wilson, M., & Spivak, M. (2012). Increased resin collection after parasite challenge: a case of self-medication in honey bees? *PloS One*, *7*(3), e34601.

138. Simone-Finstrom, M., Borba, R. S., Wilson, M., & Spivak, M. (2017). Propolis counteracts some threats to honey bee health. *Insects*, 8(2), 46.
139. Seeley, T. D., & Morse, R. A. (1976). The nest of the honeybee (*Apis mellifera*). *Insectes Soc*, 23, 495–512.
140. Somerville, D. C., & Nicol, H. I. (2006). Crude protein and amino acid composition of honey bee-collected pollen pellets from south-east Australia and a note on laboratory disparity. *Aust J Exp Agric*, 46, 141–149.
141. Spannhoff, A., Kim, Y. K., Raynal, N. J. M., Gharibyan, V., Su, M. B., Zhou, Y. Y., ... Issa, J. J-P., & Bedford, M. T. (2011). Histone deacetylase inhibitor activity in royal jelly might facilitate caste switching in bees. *EMBO Rep*, 12, 238–243.
142. Stevenson, P. C., Nicolson, S. W., & Wright, G. A. (2017). Plant secondary metabolites in nectar: impacts on pollinators and ecological functions. *Funct Ecol*, 31, 65–75.
143. Szweda, P. (2017). Antimicrobial activity of honey. In V. De Alencar Arnaut De Toledo (Ed.), *Honey Analysis* (pp. 215–232). InTech, Croatia.
144. Takada, T., Sasaki, T., Sato, R., Kikuta, S., & Inoue, M. N. (2017). Differential expression of a fructose receptor gene in honey bee workers according to age and behavioral role. *Arch Insect Biochem Physiol*, 97(2), e21437.
145. Thakur, M., & Nanda, V. (2018). Assessment of physico-chemical properties, fatty acid, amino acid and mineral profile of bee pollen from India with a multivariate perspective. *J Food Nutr Res*, 57(4), 328–340.
146. Thakur, M., & Nanda, V. (2020). Composition and functionality of bee pollen: A Review. *Trends Food Sci Technol*, 98, 82–106.
147. Teulier, L., Weber, J.-M., Crevier, J., & Darveau, C.-A. (2016). Proline as a fuel for insect flight: enhancing carbohydrate oxidation in hymenoptera. *Proc R Soc B*, 283, 20160333.

148. Tiedeken, E. J., Stout, J. C., Stevenson, P. C., & Wright, G. A. (2014). Bumblebees are not deterred by ecologically relevant concentrations of nectar toxins. *J Exp Biol*, *217*, 1620–1625.
149. Tiedge, K., & Lohaus, G. (2017). Nectar sugars and amino acids in day- and night-flowering *Nicotiana* species are more strongly shaped by pollinators' preferences than organic acids and inorganic ions. *PloS One*, *12*, e0176865.
150. Toth, A. L., Kantarovich, S., Meisel, A. F., & Robinson, G. E. (2005). Nutritional status influences socially regulated foraging ontogeny in honey bees. *J Exp Biol*, *208*, 4641–4649.
151. Vanderplanck, M., Michez, D., Vancraenenbroeck, S., & Lognay, G. (2011). Micro-quantitative method for analysis of sterol levels in honeybees and their pollen loads. *Anal Lett*, *44*(10), 1807–1820.
152. Vanderplanck, M., Moerman, R., Rasmont, P., Lognay, G., Wathélet, B., Wattiez, R., & Michez, D. (2014). How does pollen chemistry impact development and feeding behaviour of polylectic bees? *PloS One*, *9*, e86209.
153. Vasquez, A., & Olofsson, T. C. (2009). The lactic acid bacteria involved in the production of bee pollen and bee bread. *J Apic Res Bee World*, *48*, 189–195.
154. Villette, C., Berna, A., Compagnon, V., & Schaller, H. (2015). Plant sterol diversity in pollen from angiosperms. *Lipids*, *50*, 749–760.
155. Visscher, P. (1980). Adaptations of honey bees (*Apis mellifera*) to problems of nest hygiene. *Sociobiology*, *5*, 249–260.
156. Waller, G. D., Carpenter, E. W., & Ziehl, O.A. (1972). Potassium in onion nectar and its probable effect on attractiveness of onion flowers to honey bees. *J Am Soc Hortic Sci*, *97*, 535–539.
157. Wang, T.-H., Jian, C.-H., Hsieh, Y.-K., Wang, F.-N., & Wang, C.-F. (2013). Spatial distributions of inorganic elements in honeybees (*Apis mellifera* L.) and possible relationships to

- dietary habits and surrounding environmental pollutants. *J Agric Food Chem*, 61, 5009–5015.
158. Wang, Y., Ma, L., Zhang, W., Cui, X., Wang, H., & Xu, B. (2016). Comparison of the nutrient composition of royal jelly and worker jelly of honey bees (*Apis mellifera*). *Apidologie*, 47, 48–56.
 159. Wang, R.-D., Su, G.-H., Wang, L., Xia, Q., Liu, R., Lu, Q., & Zhang, J.-L. (2018). Identification and mechanism of effective components from rape (*Brassica napus* L.) bee pollen on serum uric acid level and xanthine oxidase activity. *J Funct Foods*, 47, 241–251.
 160. Winston, M. L. (1987). *The biology of the honey bee*. Cambridge: Harvard University Press.
 161. Wheeler, M. M., Ament, S. A., Rodriguez-Zas, S. L., Southey, B., & Robinson, G. E. (2015). Diet and endocrine effects on behavioral maturation-related gene expression in the pars intercerebralis of the honey bee brain. *J Exp Biol*, 218, 4005–4014.
 162. Whitehead, A. T., & Larsen, J. R. (1976). Electrophysiological responses of galeal contact chemoreceptors of *Apis mellifera* to selected sugars and electrolytes. *J Insect Physiol*, 22(12), 1609–1616.
 163. Wright, G.A., & Schiestl, F.P. (2009). The evolution of floral scent: the influence of olfactory learning by insect pollinators on the honest signalling of floral rewards. *Funct Ecol*, 23, 841–851.
 164. Wright, G. A., Baker, D. D., Palmer, M. J., ... Borland, A. M., & Stevenson, P. C. (2013). Caffeine in floral nectar enhances a pollinator's memory of reward. *Science*, 339, 1202–1204.
 165. Wright, G. A., Nicolson, S. W., & Shafir, S. (2018). Nutritional Physiology and Ecology of Honey Bees. *Ann Rev Entomol*, 63, 327–344.
 166. Yazlovytska, L. S., Karavan, V. V., Domaciuk, M., Panchuk, I. I., Borsuk, G., & Volkov, R. A. (2023). Increased survival of

- honey bees consuming pollen and beebread is associated with elevated biomarkers of oxidative stress. *Front Ecol Evol*, *11*, 1098350.
167. Zarchin, S., Dag, A., Salomon, M., Hendriksma, H. P., & Shafir, S. (2017). Honey bees dance faster for pollen that complements colony essential fatty acid deficiency. *Behav Ecol Sociobiol*, *71*, 172.
168. Zhang, H., Liu, R., & Lu, Q. (2020). Separation and characterization of phenolamines and flavonoids from rape bee pollen, and comparison of their antioxidant activities and protective effects against oxidative stress. *Molecules*, *25*(6), 1264.
169. Zheng, B., Wu, Z., & Xu, B. (2014). The effects of dietary protein levels on the population growth, performance, and physiology of honey bee workers during early spring. *J Insect Sci*, *14*(1), 191.
170. Zhu, K., Liu, M., Fu, Z., ... & Ren, J., Chen, X. (2017). Plant microRNAs in larval food regulate honeybee caste development. *PloS Gen*, *13*(8), e1006946.

РОЗДІЛ 4.

ІМУНІТЕТ БДЖОЛИ МЕДОНОСНОЇ (*APIS MELLIFERA L.*)

Г.Г. Савчук

Медоносні бджоли – суспільні комахи, які утворюють колонії з 50 тис. і більше особин. Вони проживають у мінімальному просторі, що створює ідеальні умови для передачі збудників і паразитів, з якими зустрічаються упродовж життя (Comman et al., 2012). Розплід медоносних бджіл і дорослі особини зазвичай заражаються різними патогенами. Зокрема, розплід схильний до бактеріальних захворювань, таких як американський і європейський гнилець, викликаний *Paenibacillus larvae* і *Streptococcus pluton* відповідно (Govan et al., 1998, 1999); грибкових захворювань, зокрема вапнякового розплоду, що викликається *Ascospaera apis* (Johnson et al., 2005); вірусних захворювань, наприклад, мішечкуватого розплоду, викликаного *Sacbrood Virus* (SBV) (Li et al., 2019). Дорослі особини страждають від протозойних захворювань, найпоширенішим серед яких є нозематоз, викликаний *Nosema apis* і *Nosema ceranae* (Fries et al., 2013); гемофільного кліщового паразитизму, спричиненого трахейним кліщем, *Acarapis woodi* (Sammataro et al., 2013) і кліщем *Varroa destructor* (Noël et al., 2020) та вірусних захворювань, таких як віруси гострого та хронічного паралічу бджіл, вірус деформації крила (Grozinger, Flenniken, 2019). Лише кліщ Варроа уражає як імаго, так і розплід. Патогени, ймовірно, присутні на кількох стадіях розвитку, проте фенотип хвороби найчіткіше виявляється лише на одній з них.

Захист від різноманітних патогенів у окремих особин колонії *Apis mellifera* L., як і у поодиноких комах, здійснюється завдяки ефективному **вродженому імунітету** через активацію імунних відповідей. Як суспільні комахи, медоносні бджоли для захисту від хвороб і шкідників розвинули особливі типи поведінкових адаптацій, які називаються **соціальним імунітетом**.

Вроджений імунітет

Багато характеристик імунної системи медоносних бджіл спільні з іншими комахами (Strand, 2008; Rosales, 2017). **Вроджена імунна система** комах складається з **фізичних бар'єрів, клітинних та гуморальних реакцій**.

Фізичні бар'єри охоплюють зовнішній покрив і перитрофічну мембрану. Зовнішня поверхня комах утворена одним шаром клітин, які вкриті багатошаровою кутикулою. Перитрофічна мембрана є шаром, що складається з хітину і глікопротеїну, який покриває середню кишку комах зсередини. Вона слугує фізичним бар'єром для абразивних частинок їжі та травних патогенів, однак ця мембрана напівпроникна, тому її можуть подолати віруси (Hegedus et al., 2009). Отже, зовнішній покрив і перитрофічна мембрана – це початковий захист порожнини тіла комах і епітелію середньої кишки від мікроорганізмів. Коли мікроорганізми долають ці бар'єри, запускаються клітинні та гуморальні імунні відповіді.

Клітинні та гуморальні реакції активуються патоген-асоційованими молекулярними патернами (pathogen-associated molecular patterns, PAMPs). PAMPs – це стандартні висококонсервативні структурні елементи, присутні в патогенах і паразитах, які здатні розпізнаватися складовими імунної системи. Більшість відомих PAMPs – це компоненти зовнішньої мембрани і клітинної стінки бактерій (ліпополісахариди,

пептидоглікани), клітинної стінки грибів (β -1,3-глюкани), вірусна двонитчаста РНК або фрагменти цих молекул. PAMPs володіють деякими особливостями, необхідними для їх імуногенної активності. Вони продукуються тільки мікроорганізмами, а не клітинами господаря, і є необхідними компонентами для виживання і патогенності. В організмі комах існує певний набір специфічних рецепторів, які розташовуються на клітинній поверхні і розпізнають PAMPs – патерн-розпізнаючі рецептори (pattern recognition receptors, PRRs). Імунні клітини можуть зв'язуватися з PAMPs як безпосередньо, так і опосередковано, через гуморальні PRRs, до яких відносяться лектини, гемолін, ліпополісахарид-зв'язуючий білок, білок, що розпізнає пептидоглікани, білок, що розпізнає грамнегативні бактерії тощо (Lemaitre & Hofmann, 2007; Wang et al., 2019).

Вроджена імунна система також здатна ідентифікувати молекулярні патерни, пов'язані з ушкодженнями – damage-associated molecular patterns (DAMPs). Це ендogenous молекули, які вивільняються з пошкоджених клітин (Nase et al., 2012). Крім того, дволанцюгові РНК-віруси можуть бути ідентифіковані господарем як неспецифічний за послідовністю вірус-асоційований молекулярний патерн (virus-associated molecular pattern, VAMPs), що запускає механізми протівірусного захисту медоносної бджоли (Flenniken & Andino, 2013).

Клітинний імунітет комах забезпечується гемоцитами – клітинами гемолімфи. Вони переміщуються з гемолімфою (циркулюючі гемоцити) або прикріплюються до тканин (сидячі гемоцити). Циркулюючі гемоцити перші взаємодіють з чужорідними тілами, які проникають у порожнину тіла. У комах наявні кілька типів гемоцитів, які відрізняються за морфологією, молекулярними та антигенними маркерами, функціями.

Найбільш поширеними є прогемоцити, гранулоцити, плазматоцити, сферулоцити, еноцитиоїди (Strand, 2008).

У науковій літературі є ряд публікацій, присвячених дослідженню гемоцитів *A. mellifera*, однак до цих пір номенклатура популяцій гемоцитів не стандартизована. Вивчаючи морфологічні, гістохімічні, функціональні особливості клітин гемолімфи, їх здатність пересуватися по скляній поверхні, зв'язуватися з антигенними і молекулярними маркерами, маркерами апоптозу, дослідники часто одні й ті ж клітини називають по-різному (Sapcaliu et al., 2009; Marringa et al., 2014; Negri et al., 2014; Richardson et al., 2018; Gábor et al., 2020). Однак більшість науковців у гемолімфі бджіл ідентифікували прогемоцити, плазматоцити, гранулоцити і проникні клітини. Наші дослідження гемоцитів робочих особин *A. mellifera*, окрім указаних типів, виявили невелику кількість перехідних форм, які морфологічно відрізняються від прогемоцитів і диференційованих клітин. Найчисленнішими типами гемоцитів є плазматоцити (Савчук & Язловицька, 2020; Савчук & Панчук, 2021). Отже, потрібно гармонізувати категоризацію різних типів гемоцитів між дослідниками, які працюють у цій галузі, використовуючи як морфологічні, так і функціональні характеристики.

Загальна кількість гемоцитів в 1 мкл гемолімфи поряд з іншими показниками використовується як індикатор імунокомпетентності медоносних бджіл, адже клітинні імунні реакції починаються відразу після проникнення інфекції в гемоцель і здійснюють її очищення від більшості мікроорганізмів впродовж перших годин (Wilson-Rich et al., 2008; Schmid et al., 2008). Гемоцити складають конститутивну імунну систему комах, яка представлена на всіх стадіях онтогенезу після ембріогенезу. Schmid et al. (2008) провели комплексний аналіз кількості гемоцитів в імаго робочих особин, маток, трутнів і виявили, що у всіх трьох стаз бджіл кількість

гемоцитів різко знижується зі збільшенням віку. Науковці припускають, до дорослі особини бджолоїної колонії відмовляються від клітинної ланки імунітету в цілях економії енергії, адже продукування молодих гемоцитів – високо енергоємний процес. Досліджуючи зміни складових вродженого імунітету у личинок, лялечок, дорослих особин віком 1 день та фуражирів (дорослі особини віком 22–30 днів) робочих бджіл, Rich et al. (2008) встановили, що найвищу загальну кількість гемоцитів мають лялечки, на другому місці – личинки. Хоча у дорослих особин кількість гемоцитів нижча порівняно з лялечками і личинками, однак вони повністю не відмовляються від клітинної імунокомпетентності.

Нами проведено дослідження кількості гемоцитів робочих особин *A. mellifera* L. осінньої генерації перед і після зимівлі, а також весняної генерації (Савчук & Череватов, 2018). Вік бджіл осінньої генерації становив 35–40, 50–55, 195–200, 205–210, 215–220, 235–240 днів, а весняної – 20–25 діб. У гемолімфі бджіл осінньої генерації віком 195–200 діб вказаний показник становить $9303,8 \pm 483,7$; віком 215–220 діб – $6986,1 \pm 479,2$; у весняних бджіл – $9836,6 \pm 798,9$ на 1 мкл гемолімфи. У бджіл решти досліджуваних вікових груп кількість гемоцитів значно відрізнялася у різних особин – від 5 до 60×10^3 /1 мкл гемолімфи. Отже, абсолютна кількість гемоцитів у бджіл зі збільшенням віку зазнає хвилеподібних коливань, різкого зниження кількості клітин в гемолімфі не виявлено.

За даними Marginga et al. (2014), отриманими за допомогою методів проточної цитометрії та мікроскопії, середня загальна кількість клітинних елементів в гемолімфі бджіл досліджуваної колонії становить $40,12 \pm 8,0 \times 10^3$ /мкл.

У науковій літературі є відомості, що паразитизм кліща *Varroa destructor* та ін'єкція його гомогенату спричиняє зниження загальної кількості гемоцитів у дорослих особин африканізованих і європейських медоносних бджіл (Koleoglu et

al., 2018). Отже, це реакція не на пошкодження кліщем зовнішнього покриву, а на речовини, які потрапляють у гемолімфу бджіл при вароатозі. Також встановлено, що навантаження *V. destructor* впливає на профілі гемоцитів у медоносних бджіл, доводячи, що їх клітинна імунна система реагує на паразитизм кліщів (Marringa et al., 2014).

Клітинні імунні реакції комах виникають відразу після проникнення патогену в порожнину тіла і охоплюють *фагоцитоз, вузликоутворення й інкапсуляцію* (Strand, 2008; Rosales, 2017).

Фагоцитоз – це процес очищення гемолімфи від різноманітних чужорідних частинок – бактерій, дріжджів, мертвих клітин, абіотичних інертних частинок (туш, латекс). Фагоцитоз чужорідної частинки – це багатоступінчастий процес. Першим етапом фагоцитозу є агрегація гемоцитів у місці пошкодження. Далі відбувається прикріплення фагоцита до частинки і її розпізнавання. Етап розпізнавання – ключовий у формуванні імунної відповіді. При зустрічі з чужорідним агентом гемоцити використовують рецептори, здатні зв'язуватися з чужорідними тілами, у тому числі і рецептори, експресовані після індукції яким-небудь сигналом. Зв'язування антигену з рецептором запускає процес передачі сигналу в ядро імуноцитів. Унаслідок цього у клітині утворюються псевдоподії, шляхом ендоцитозу поглинаються чужорідні частинки й утворюються фагосоми. Надалі фагосоми зливаються з лізосомами і перетворюються у фаголізосоми, які відіграють ключову роль у ферментативному розщепленні поглинутих часточок. Елімінація бактерій також відбувається за дії активних форм кисню й оксиду азоту, які виділяються в фагосому (Strand, 2008; Negri et al., 2013; Rosales, 2017; Richardson et al., 2018).

Дослідженню фагоцитозу у медоносних бджіл присвячені публікації Hystad et al. (2017) та Richardson et al. (2018). Зокрема, Hystad et al. (2017) вивчали за допомогою методів

конфокальної мікроскопії та проточної цитометрії здатність до фагоцитозу гемоцитів бджіл-доглядальниць, фуражирів і зимових бджіл. Установлено, що фагоцитарна активність гемоцитів у бджіл-доглядальниць у два рази вища (20,1 %) порівняно з фуражирами (9,0 %) і довгоживучими зимовими бджолами (8,3 %). Richardson et al. (2018), досліджуючи функції гемоцитів *A. mellifera* з використанням флуоресцентної мікроскопії, виявили, що основними фагоцитарними клітинами є гранулоцити. У робочих особин бджіл імунітет, що забезпечується гранулоцитами, зменшується з віком, а у молодих маток в гемолімфі зберігається велика популяція гранулоцитів, що вказує на меншу швидкість старіння в імунній функції маток.

Вузликоутворення є клітинною імунною реакцією у багатьох комах і відбувається в разі великих бактеріальних, грибкових чи протозойних навантажень, коли початкової імунної фагоцитарної відповіді недостатньо. Вузлики – багатоклітинні утворення, які здатні ізолювати відразу кілька дрібних патогенів від гемолімфи. Спочатку гемоцити оточують скупчення патогенів, потім з'єднуються з іншими гемоцитами, утворюючи невеликі агрегати. Ці клітинні агрегати продовжують рости, внаслідок чого утворюються великі вузлики, які вкриті шарами сплоснених гемоцитів. Надалі вузлики меланізуються (Strand, 2008; Hillyer, 2016; Rosales, 2017).

У щойно відроджених робочих бджіл продемонстровано вузликоутворення на штучне інфікування ліофілізованими бактеріями *Serratia marcescens* (Bedick et al., 2001). Уведення життєздатних клітини *Escherichia coli* у гемоцель молодих трутнів також запускало реакцію утворення вузликів (Gatschenberger et al., 2012). Перші меланізовані вузлики з'явилися через 2 години після ін'єкції, максимальна кількість вузликів (1000 на одного трутня) спостерігалася між 10 і 20 год

після ін'єкцій і залишалася постійною до 72 год після ін'єкцій. У личинок трутнів 7–8-денного віку при септичному ураженні вузлики не утворювалися, у частини 9-денних личинок через 24 год після зараження відмічена слабка реакція-відповідь – у середньому 35 вузликів на личинку.

Інкапсуляція – це формування багаточарових скупчень гемоцитів навколо патогенів, розмір яких перевищує розмір гемоцитів: найпростіших, багатоклітинних паразитів, личинок і яєць паразитоїдів. Розпізнавання чужорідних об'єктів ініціює перехід гемоцитів з вільного стану в прикріплений, завдяки чому можливе приєднання гемоцитів до патогену та інших гемоцитів. З поверхнею патогенів безпосередньо контактують гранулоцити, внаслідок чого відбувається їх дегрануляція, виділений матеріал прилипає до поверхні мішені, а дегранульовані клітини утворюють агрегати. Гранулоцити виділяють хемоатрактанти, які викликають появу адгезійних молекул на поверхні плазматоцитів. Надалі велика кількість плазматоцитів міцно прилипають до мішені та один до одного, утворюючи багаточарову оболонку – стінку капсули. На кінцевому етапі формування капсули зовні прикріплюється шар нативних гранулоцитів. Внутрішній шар капсули меланізується. Капсула виконує функції механічного бар'єра й обмежує розвиток патогену. Як правило, організми, що проникли в гемоцель комахи, гинуть в межах капсули. Загибель патогену може бути зумовлена наявністю вільнорадикальних сполук у складі меланізованої капсули, утворенням високореакційних сполук у вигляді проміжних продуктів реакцій у процесі меланізації. Всередину капсули гемоцити виділяють синтезовані антимікробні пептиди, які також здатні справляти токсичну дію на патогени (Strand, 2008; Hillyer, 2016; Rosales, 2017).

Wilson-Rich et al. (2008), досліджуючи здатність інкапсулювати нове стороннє тіло у личинок, лялечок, дорослих

особин віком 1 день і бджіл-фуражирів, не виявили відмінностей реакції інкапсуляції між стадіями розвитку.

Отже, завдяки вузликоутворенню та інкапсуляції відбувається ізоляція патогену, який проник у гемоцель комах. Як при утворенні вузликів, так і при утворенні капсул гемоцити формують псевдотканину, яка оточує чужорідний об'єкт і в подальшому меланізується. Меланізація – це процес утворення меланіну, ключовим ферментом в якому є фенолоксидаза. Фенолоксидаза зв'язується з мембранами гемоцитів, які утворили стінку вузликів чи капсул, окислює феноли з утворенням хінонів, які полімеризують пігмент меланін. Меланін та проміжні продукти його утворення, такі як хінони, активні форми кисню та азоту, токсичні для паразитів, бактерій, грибків і вірусів, тому знищують їх (Cerenius et al., 2008; Nakhleh et al., 2017).

Гемоцити також беруть участь у коагуляції та загоєнні ран (Strand, 2008). Коагуляція гемолімфи – це процес утворення нерозчинного матриксу, який зупиняє витікання гемолімфи з місця ушкодження, сприяє загоєнню ран і захищає від проникнення інфекції. Коагуляція і загоєння ран супроводжується меланізацією.

Гуморальні імунні відповіді комах з'являються через кілька годин після зараження і охоплюють активацію фенолоксидазної системи і вироблення антимікробних пептидів.

Фенолоксидазна система (ФОС) – один з конститутивних компонентів імунної системи комах, який разом з гемоцитами присутній на будь-якій стадії постембріонального розвитку без попереднього інфікування. ФОС комах містить три мідьвмісних ферменти з різною субстратною специфічністю і функціональною активністю залежно від локалізації в організмі та стадії розвитку комахи: монофенолоксидазу (ЕС 1.14.18.1), дифенолоксидазу (ЕС 1.10.3.1), лакказу (ЕС 1.10.3.2). Фенолоксидази – життєво важливі ферменти для таких процесів, як затвердіння кутикули, пігментація, загоєння ран, разом з тим ФОС – один з основних

компонентів вродженого імунітету комах. Фенолоксидази окислюють похідні тирозину з утворенням високореактивних та токсичних хінонів, які полімеризуються в меланін. У ході цих каскадних реакцій крім меланіну та хінонів генеруються активні форми кисню й азоту, які разом складають цитотоксичний арсенал гемолімфи. Компоненти ФОС також задіяні у процесі розпізнавання патогенів, здійснюючи перехресне зв'язування клітинної поверхні з відповідними рецепторами. Продукти активності фенолоксидаз беруть участь у стимуляції клітинних факторів імунітету. Основні захисні комплекси комах – покриви, кишечник, плазма і клітини гемолімфи – місце синтезу та дії фенолоксидаз, тому ці ферменти беруть участь практично в усіх клітинних і гуморальних імунних реакціях (Theopold et al., 2004; Serenius et al., 2008). Отже, ФОС можна назвати інтегральною ланкою захисних реакцій комах, яка об'єднує клітинний і гуморальний імунітет.

В організмі комах фенолоксидази синтезуються у вигляді неактивного попередника – профенолоксидази, активація якого здійснюється пораненнями, механічним подразненням, різними хімічними речовинами, включаючи ПАМП. Ця активація називається профенолоксидазним каскадом і опосередковується білками розпізнавання, сериновими протеазами та їх інгібіторами (Hillyer, 2016; Rosales, 2017).

Аналіз геному медоносної бджоли показав наявність лише одного гена, який кодує профенолоксидазу (GB18313), тобто зимоген монофенолоксидази (EC 1.14.18.1) (Evans et al., 2006). Дослідження змін імунітету *A. mellifera*, які відбуваються в онтогенезі, виявило, що личинки бджіл мають низький рівень активності ФОС порівняно з дорослими робочими особинами. Активність фенолоксидази збільшується з розвитком медоносних бджіл (Wilson-Rich et al., 2008). Імунне навантаження робочих бджіл шляхом ін'єкції ліпополісахариду, який є компонентом мембрани *E. coli*, призвело до зниження

активності ФОС в гемолімфі, що може бути пов'язане і швидким використанням і нездатністю до швидкого відновлення рівня фенолоксидаз (Laughton et al., 2011). Вивчення імунних реакцій личинок трутнів та імаго різного віку показало, що профенолоксидаза з'являється в гемолімфі щойно відроджених трутнів (1–2 доби) і присутня на майже постійному рівні до кінця життя дорослих трутнів (Gätschenberger et al., 2012). Schmid et al. (2008) виявили, що динаміка рівнів фенолоксидазної активності має статеві та кастоспецифічні характеристики: у робочих особин активність фенолоксидози досягла плато протягом першого тижня після появи імаго, а у маток рівень ферменту зростав з віком і досягав значень удвічі вищих, ніж у робочих бджіл. У трутнів рівні фенолоксидазної активності з віком дещо знижувалися.

Антимікробні пептиди (АМП) визнані ключовими компонентами гуморального імунітету комах. Вони синтезуються в жировому тілі, гемоцитах, покривах та епітеліальних тканинах кишечника при бактеріальних, грибових, вірусних інфекціях або септичних пораненнях і виділяються в гемолімфу. АМП комах справляють пряму цитотоксичну дію на патогени і відносяться до індукованих факторів захисту, відсутніх в організмі неінфікованої комахи (Daníhlík et al., 2015).

АМП виявлені і у *A. mellifera*. Дослідження гемолімфи молодих робочих бджіл, заражених кишковою паличкою, виділення і очищення компонентів імунізованих зразків з подальшим розшифруванням амінокислотної послідовності дозволило ідентифікувати чотири типи АМП: апідецини (Casteels et al., 1989), абєцин (Casteels et al., 1990), гіменооптецин (Casteels et al., 1993) і дефензин 1 (Casteels-Josson et al., 1994). Ген, який кодує дефензин 2, ідентифіковано за допомогою аналізу геному (Klaudiny et al., 2005).

Секвенування геному медоносної бджоли (Honey Bee Genome Sequencing Consortium, 2006) і порівняння з геномами інших комах, наприклад, *Drosophila melanogaster* і *Anopheles gambiae* показало, що в геномі медоносної бджоли менша кількість генів, які кодують АМП (Evans et al., 2006).

Апідецини – невеликі пептиди, багаті на пролін, складаються з 18 амінокислот. У гемолімфі бджіл присутні апідецини 1a, 1b і 2, які відрізняються амінокислотою послідовністю (Casteels et al., 1989). Активація експресії апідецину у відповідь на бактеріальну інфекцію дорослих бджіл може бути виявлена на ранній стадії після зараження, однак найвища концентрація в гемолімфі досягається через 36 годин після інокуляції *E. coli* (Casteels-Josson et al., 1993). Середня концентрація всіх трьох ізоформ у гемолімфі імунізованої бджоли становить близько 50 нмоль на мл.

Абецин також належить до пептидів, багатих на пролін, складається з 33–34 амінокислот. Абецин пригнічує ріст грампозитивних бактерій. Попередник абецину був виявлений як у дорослих бджіл, так і в гемолімфі бджолиного розплоду. Експресія і кількість абецину швидко підвищується у відповідь на бактеріальну інфекцію (Casteels et al., 1990; Casteels et al., 1993; Casteels-Josson et al., 1994).

Гіменоптецин – лінійний пептид з 93 амінокислот, багатий на гліцин. Він інгібує ріст грампозитивних і грамнегативних бактерій, швидко активується у відповідь на інфекцію у дорослих бджіл і розплоду (Casteels et al., 1993). Базальний рівень гіменоптецину в гемолімфі личинок нижчий, ніж у дорослих робітників, трутнів і маток (Chan et al., 2006).

Дефензини. У геномі медоносної бджоли було виявлено два різні гени дефензину, дефензин-1 та дефензин-2 (Evans et al., 2006). Вперше дефензин медоносних бджіл було виділено з маточного молочка і тому названо роялізином (Fujiwara et al., 1990), однак аналіз амінокислотої послідовності показав, що це

одна із ізоформ дефензину-1. Друга ізоформа дефензину-1 була виявлена в гемолімфі бджіл Casteels-Josson et al. (1994). Дефензин-1 виявлено також в меді (Kwakman et al., 2010). Обидва пептиди утворені 51 амінокислотою і належать до пептидів, багатих на цистеїн: вони містять 6 залишків цистеїну, які утворюють три дисульфідні зв'язки. У медоносної бджоли рівень дефензину-1 підвищується при бактеріальній інфекції (Richard et al., 2012), а дефенсин-2 активно експресується у відповідь на ін'єкції ЛПС (Richard et al., 2008).

АМП, окрім гемолімфи, ідентифіковані в маточному молочку та бджолиній отруті (Fujiwara et al., 1990; Danihlík et al., 2015).

АМП проявляють активність щодо бактерій, найпростіших та грибків, однак деякі з них краще впливають на один тип мікроорганізмів, ніж на інші. Наприклад, апідецини та гіменоптецин виявляють більш високу ефективність щодо грамнегативних бактерій, тоді як абецин менш активний щодо більшості грампозитивних бактерій, ніж апідецини (Casteels et al., 1989, 1993). Дефензин-1 гемолімфи ефективний проти грамнегативних, грампозитивних бактерій і проти грибків (Klaudiny et al., 2005), а роялізин ефективніший проти грампозитивних бактерій, включаючи збудника американського гнильця (Fujiwara et al., 1990).

Щодо механізмів дії, то більшість АМП є катіонними пептидами, тому взаємодіють з негативно зарядженими ліпідними мембранами, які містять ліпополісахариди, і руйнують їх. Взаємодія АМП з компонентами мембран патогенів зазвичай призводить до утворення каналів, які забезпечують витік невеликих іонів та основних метаболітів, а в деяких випадках навіть проникнення всередину організму пептидів та невеликих білків, що спричиняє загибель бактерій (Shen et al., 2010). Інший механізм дії опосередковується взаємодією АМП з внутрішніми білками, ДНК, РНК мікробних

клітин (Maroti et al., 2011). Короткі багаті на пролін пептиди здатні проходити через бактеріальну плазматичну мембрану, специфічно зв'язуватися з DnaK (бактеріальним білком теплового шоку) і неспецифічно взаємодіяти з білком-шапероном GroEL. Активність цих процесів корелює з антибактеріальною активністю пептиду (Scocchi et al., 2009). Апідецини проникають через ліпідний бішар мембрани бактерій, не лізуючи його, не утворюючи пор. Всередині клітини вони зв'язуються з Gro EL-GroES – комплексом білків теплового шоку, які мають шаперонову активність (Zhou & Chen, 2011). Токсичність апідецинів щодо бактерій залежить від послідовної взаємодії з різними молекулярними мішенями, внаслідок чого відбувається інгібування синтезу білка.

Дослідження імунітету *A. mellifera* після ін'єкції компоненту мембрани *E. coli* виявило значно вищі титри АМП у дорослих робочих бджіл і трутнів порівняно з личинками. Зі старінням зазначених каст антимікробна активність знижується. Введення життєздатних клітин *E. coli* личинкам трутнів індукуює синтез двох АМП – гіменоптецину і дефензину 1 в 6–8-денних личинок трутнів. Присутність АМП у зразках гемолімфи підтверджується аналізом зон інгібування (Gatschenberger et al., 2012). Молоді трутні віком 1–6 діб на бактеріальний виклик також відповіли активною антимікробною реакцією, яка зменшилися в довгоживучих трутнів.

Гуморальні імунні реакції у комах регулюються внутрішньоклітинними сигнальними шляхами Toll, Imd, Jak/Stat, JNK. Як тільки патерн-розпізнаючі рецептори виявляють патоген, усередині клітин активується низка сигнальних молекул, які запускають певний сигнальний шлях, внаслідок чого визначається остаточна клітинна відповідь. Ключову роль у регуляції транскрипції генів, які кодують антимікробні пептиди, відіграють сигнальні шляхи Toll і Imd, які активуються молекулярними детермінантами – PAMPs,

DAMPs і VAMPs. Грампозитивні бактерії та грибки переважно індукують шлях передачі сигналів Toll, грамнегативні бактерії активують шлях Imd, у результаті чого клітини жирового тіла та гемоцити продукують і вивільняють АМП (Lemaitre & Hoffmann, 2007; Rosales, 2017).

Секвенування геному медоносної бджоли (Honey Bee Genome Sequencing Consortium, 2006) дозволило провести перший глобальний аналіз її імунних компонентів і розробити першу модель імунозалежної внутрішньоклітинної передачі сигналів (Evans et al., 2006). Відомо, що експресія генів АМП у медоносної бджоли контролюється трьома внутрішньоклітинними сигнальними шляхами (Toll, IMD-JNK та JAK/STAT), однак повністю не розкриті механізми регуляції синтезу кожного АМП.

Гуморальну імункомпетентність *A. mellifera* за дії біотичних і абіотичних стресорів оцінюють як за активністю ФОС і вмістом АМП у гемолімфі, так і за експресією генів, які беруть участь в імунитеті. Встановлено, що паразитизм *V. destructor* (Morfin et al., 2019) та інфекція *Nosema ceranae* (Garrido et al., 2016) пригнічують імунні гени у медоносних бджіл. Інсектициди й акарициди також впливають на регуляцію генів, які кодуєть АМП (Di Prisco et al., 2013; Garrido et al., 2016). Крім того, доведено зниження гуморального імунитету у результаті комбінованого впливу абіотичних і біотичних стресорів на медоносних бджіл (Tesovnik et al., 2017).

Набутий імунітет

Раніше вважалось, що безхребетні тварини володіють винятково вродженою захисною системою боротьби з інфекціями, а специфічність або пам'ять імунних реакцій – це відмітна риса високорозвиненої імунної системи, яка притаманна тільки хребетним. Однак усе більше досліджень

показують, що імунна система безхребетних має кілька гомологій з хребетними. Незважаючи на те, що імунній системі безхребетних непритаманні лімфоцити та функціональні імуноглобуліни, зростаюча кількість досліджень указує на індуковані імунні реакції у безхребетних, що вказує на специфічність імунної системи (Watson et al., 2005; Kurtz, 2006). Зокрема, в медоносних бджіл виявлено трансгенераційне імунне праймування (priming) – передача потомству материнського імунного досвіду, здобутого під час патогенного впливу (Hernández López et al., 2014). У цьому дослідженні експериментальних бджолиних маток заражали спороутворюючими бактеріями *Paenibacillus larvae*, які є збудником найбільш смертельної хвороби розплоду бджіл у всьому світі – американського гнильцю. Потомство заражених і незаражених маток годували інфекційною дією в концентрації 20 спор *P. larvae* на личинку, після чого вимірювали рівень смертності личинок. Установлено, що введення маткам вбитих нагріванням бактерій значно знижує показники смертності личинок при їх зараженні спорами *P. larvae*, що підтверджує передачу материнського імунітету нащадкам. Також виявлено, що ефект імунного праймування викликає диференціацію незрілих клітин гемолімфи – прогемотитів – у зрілі гемоцити, які забезпечують клітинну ланку імунітету. Подальші дослідження в розкритті молекулярних механізмів цього явища показали, що передача імунітету від бджолиної матки до нащадків забезпечується глікопротеїном вітелогеніном, який є білком-попередником жовткових гранул яйцеклітин, володіє антиоксидантними та імунними функціями (Salmela et al., 2015). Установлено, що вітелогенін медоносної бджоли може зв'язуватися з грампозитивною бактерією *P. larvae* і грамнегативною *E. coli*, які додавали до гемолімфи та білкового екстракту жирового тіла. За допомогою флуоресцентної мікроскопії з'ясовано, що вітелогенін краще взаємодіє з *P. larvae*, чим з *E. coli*, оскільки

зв'язується зі всіма бактеріями. Дослідження зв'язування вітелогеніну з компонентами бактерій і грибів показало, що даний білок найліпше зв'язується з пептидогліканами (структурним компонентом стінок грампозитивних бактерій), у меншій мірі – з ліпополісахаридами (компонентом стінок грамнегативних бактерій), і практично не зв'язується із зимозаном (структурним компонентом дріжджів). Також виявлено, що вітелогенін, зв'язавшись з патогенними молекулами бактерій, транспортує їх в яйцеклітини, тобто є носієм імунних повідомлень від бджолої матки до нащадків. На основі отриманих результатів Salmela et al. (2015) припускають такий механізм передачі імунітету від батьківського покоління до потомства: бджоли-фуражири разом з нектаром і пишком у вулик приносять різноманітні патогени з навколишнього середовища; бджоли-годувальниці, які доглядають за маткою, використовують цей пилок для вироблення «маточного молочка» і годують її; у кишечнику матки бактерії під впливом травних ферментів руйнуються, їх оболонка розщеплюється до ліпополісахаридів і пептидогліканів, які потрапляють у гемолімфу і жирове тіло; структурні компоненти стінок бактерій зв'язуються з білком вітелогеніном, який синтезується в жировому тілі і потрапляє у яйцеклітини, що розвиваються. Завдяки цьому бджолині личинки отримують умовне «щеплення» і стають більше підготовленими до боротьби з хворобами, які є в їх середовищі.

Отже, ліпопротеїн вітелогенін є медіатором трансгенераційного імунітету. Також відомо, що він регулює кастову поведінку соціальних комах і його рівні підвищені у каст із вищою тривалістю життя (Salmela & Sundström, 2018). Виявлено, що вітелогенін, окрім плазми, міститься в гемоцитах, і більшість гемоцитів досліджуваних бджіл – бджіл-доглядальниць, фуражирів і зимових – є вітелогенін-позитивними. Найвищий відсоток вітелогенін-позитивних

гемоцитів наявний у зимових бджіл (Hystad et al., 2015). Титр вітелогеніну в об'єднаному зразку гемолимфи бджіл поряд з кількістю бджіл і кількістю розплоду є параметром для встановлення життєздатності колоній медоносних бджіл (Steen et al., 2015).

Порівняння 17 родин генів *A. gambi*, *D. melanogaster* та *A. mellifera*, які беруть участь в імунних реакціях, показало, що геном медоносної бджоли містить лише одну третину генів порівняно з *Anopheles* і *Drosophila* (Evans et al., 2006). Це може бути пояснено наявністю соціального імунітету.

Соціальний імунітет

Медоносні бджоли – це еусоціальні комахи, у яких розвинулися механізми колективного захисту від паразитів, які виникають унаслідок співпраці окремих членів колонії для зниження передачі хвороб. Ці механізми включають догляд за поверхнею тіла, гігієнічну поведінку, бджолину лихоманку, використання прополісу та втечу (Simone-Finstrom, 2017).

Догляд за поверхнею тіла передбачає використання ніг і щелеп для видалення пилоподібних матеріалів і ектопаразитів. Бджоли здійснюють самоочищення та взаємоочищення, що є ефективним для видалення пилових зерен та стримування росту популяцій *V. destructor* і *Acarapis woodi* (трахейного кліща). Якщо бджола самостійно не може очиститися, вона виконує спеціальний танець для отримання допомоги від родичів (Danka & Villa, 2003; Pritchard, 2016). Генотипи медоносних бджіл відрізняються за здатністю експресувати поведінку догляду за поверхнею тіла. Наприклад, африканізовані медоносні бджоли (нащадки *A. mellifera scutellata*) більш ефективно видаляють кліщів зі своїх тіл порівняно з європейськими бджолами (Guzman-Novoa et al., 2012). У бджіл ідентифіковано хромосомну ділянку, яка містить

27 генів, пов'язаних з доглядом за поверхнею тіла (Arechavaleta-Velasco et al., 2012). Серед них *Atlastin*, *Ataxin* і *Neurexin-1* (*AmNrx1*). Ген *AmNrx1* пов'язаний з інтенсивною поведінкою само- і взаємоочищення у відповідь на паразитизм *V. destructor* (Hamiduzzaman et al., 2017). Крім генетичних факторів, на поведінку догляду за поверхнею тіла впливають умови навколишнього середовища. Зокрема, найнижчі дози нейротоксину клотіанідину викликають зниження частки бджіл з інтенсивною реакцією самоочищення від *V. destructor* (Morfin et al., 2019). Для зменшення негативного впливу паразитів і зниження смертності *A. mellifera* у бджільництві необхідно здійснювати відбір колоній бджіл з яскраво вираженими ознаками поведінки догляду за чистотою тіла, що зумовлює стійкість до паразитів.

Гігієнічна поведінка – це здатність дорослих робочих бджіл виявляти і видаляти хворих або заражених паразитами личинок, лялечок, яка забезпечує захист сімей від багатьох патогенів. У науковій літературі наявні відомості про успадкування гігієнічної поведінки по материнській лінії (Unger & Guzman-Novoa, 2010). У геномі бджіл виявлено шість локусів кількісних ознак, пов'язаних з гігієнічною поведінкою. Три локуси впливають на ймовірність того, що робочі особини будуть дотримуватися гігієнічної поведінки; два локуси – що особини будуть розкривати комірки стільників з хворим розплодом; один локус впливає на поведінку видалення заражених личинок і лялечок. Генетична схильність особин до виконання гігієнічних завдань впливає на інтенсивність стимулу, необхідного для ініціації гігієнічної поведінки. Науковці повідомляють про гени, пов'язані з гігієнічною поведінкою: це чотири гени, які беруть участь у нюсі, навчанні та соціальній поведінці, і один ген, який регулює циркадні локомоції (Oxley et al., 2010). Установлено, що у бджіл, які виявляють гігієнічну поведінку, підвищена експресія гена

октопаміну, нейромодулятора, який відіграє роль у поведінці, пов'язаній з нюхом (Spivak et al., 2003). На гігієнічну поведінку бджіл впливають інсектициди (Morfin et al., 2019) і акарициди (Gashout et al., 2020), у результаті чого знижується здатність бджіл захищатися від інфекційних агентів та паразитів. Селективне розведення бджіл з урахуванням гігієнічної поведінки може покращити результати боротьби з хворобами розплоду та паразитизмом.

Бджолина лихоманка, використання прополісу, втеча. Для боротьби з патогенами, такими як грибок *Ascosphaera apis*, медоносні бджоли виділяють додаткове тепло в гнізді. Цей механізм соціального захисту відомий як бджолина лихоманка і він забезпечує зниження вірулентності патогенів (Starks et al., 2000). Медоносні бджоли збирають смолу дерев та чагарників – прополіс – і використовують його як профілактичний засіб завдяки протимікробним властивостям (Simone-Finstrom, 2017). Вони покривають ним внутрішні стінки своїх гнізд. Установлено, що бджоли, які проживають в обробленому прополісом вулику, мають нижчий рівень вірусного навантаження та нижчу експресію імунних генів, що вказує на те, що прополіс запобігає поширенню хвороб і сприяє зниженню енергетичних затрат на підтримання активності імунної системи (Vorba et al., 2017). Коли рівні патогенів, паразитів або шкідників у бджолиному гнізді високі, медоносні бджоли можуть втекти, залишивши розплід та запаси їжі. Втеча є одним зі способів боротьби з хворобами у популяціях медоносних бджіл, однак це небажане явище для бджільництва (Simone-Finstrom, 2017).

Отже, медоносні бджоли піддаються впливу біотичних та абіотичних стресорів, які ставлять під загрозу їхнє здоров'я та виживання. Захист від патогенів забезпечують анатомічні та фізіологічні бар'єри покривів та кишечника, а також

скоординовані синергічні реакції клітинних та гуморальних компонентів вродженого імунітету. Клітинний імунітет реалізується гемоцитами, які здійснюють фагоцитоз, вузликоутворення й інкапсуляцію. Гуморальний імунітет регулюється сигнальними шляхами Toll, Imd, Jak/Stat та JNK і завершується синтезом антимікробних пептидів й ферментів фенолоксидазної системи. Оскільки *Apis mellifera* живуть колоніями, для них характерний соціальний імунітет, який включає догляд за поверхнею тіла, гігієнічну поведінку, бджолину лихоманку, використання прополісу та втечу. Краще розуміння механізмів, які лежать в основі імунних реакцій, допоможе реалізувати профілактичні та терапевтичні стратегії для зниження впливу патогенів та інших факторів стресу на здоров'я медоносних бджіл, запобігання їх загибелі та підвищення продуктивності.

Список літератури

1. Савчук, Г. Г., & Панчук, І. І. (2021). Вікові особливості гемоцитарного складу *Apis mellifera* L. осінньої генерації. *Біологічні системи*, 13(1): 31–44.
2. Савчук, Г. Г., & Череватов, В. Ф. (2018). Загальний вміст гемоцитів в гемолімфі *Apis mellifera* L. після зимівлі. *Матеріали міжнародної науково-практичної конференції «Біологічні, медичні та науково-педагогічні аспекти здоров'я людини»*. За загальною редакцією проф. Пилипенка С.В. *Полтава: Астроя*: 235–236.
3. Савчук, Г. Г., & Язловицька, Л. С. (2020). Морфометрична характеристика гемоцитів робочих бджіл *Apis mellifera* L. *Вісник Одеського національного університету. Біологія*, 25(2–47): 173–184.

4. Arechavaleta-Velasco, M. E., Alcalá-Escamilla, K., Robles-Rios, C., Tsuruda, J. M., & Hunt, G. J. (2012). Fine-scale linkage mapping reveals a small set of candidate genes influencing honey bee grooming behavior in response to *Varroa* mites. *PLoS One*, 7(11): e47269.
5. Bedick, J. C., Tunaz, H., Nor Aliza, A. R., Putman, S. M., Ellis, M. D., & Stanley, D. W. (2001). Eicosanoids act in nodulation reactions to bacterial infections in newly emerged adult honey bees, *Apis mellifera*, but not in older foragers. *Comp Biochem Physiol*, 130: 107–117.
6. Borba, R. S., Wilson, M. B., & Spivak, M. (2017). Hidden benefits of honeybee propolis in hives. In: Vreeland RH, Sammataro D, (Eds.), *Beekeeping – from science to practice* (17–38). Springer Cham.
7. Casteels, P., Ampe, C., Jacobs, F., & Tempst, P. (1993). Functional and chemical characterization of hymenoptaecin, an antibacterial polypeptide that is infection-inducible in the honey bee (*Apis mellifera*). *J Biol Chem*, 268: 7044–7054.
8. Casteels, P., Ampe, C., Jacobs, F., Vaeck, M., & Tempst, P. (1989). Apidaecins: antibacterial peptides from honey bees. *EMBO J*, 8: 2387–2391.
9. Casteels, P., Ampe, C., Riviere, L., ... Jacobs, F., & Tempst, P. (1990). Isolation and characterization of abaecin, major antibacterial response peptide in the honey bee (*Apis mellifera*). *Eur J Biochem*, 187: 381–386.
10. Casteels-Josson, K., Zhang, W., Capaci, T., Casteels, P., & Tempst, P. (1994). Acute transcriptional response of the honey bee peptide-antibiotics gene repertoire and required post-translational conversion of the precursor structures. *J Biol Chem*, 269: 28569–28575.
11. Cerenius, L., Lee, B. L., & Söderhäll, K. (2008). The proPO-system: pros and cons for its role in invertebrate immunity. *Trends Immunol*, 29: 263–271.

12. Chan, Q. W. T., Howes, C. G., & Foster, L. J. (2006). Quantitative comparison of caste differences in honey bee hemolymph. *Mol Cell Proteomics*, 5: 2252–2262.
13. Comman, R. S., Tarpy, D. R., Chen, Y., Jeffreys, L., & Lopez, D. (2012). Pathogen webs in collapsing honey bee colonies. *PLoS One* 7, e43562.
14. Danihlík, J., Aronstein, K., & Petřivalský, M. (2015). Antimicrobial peptides: a key component of honey bee innate immunity. *J Apic Res*, 54(2): 123–136.
15. Danka, R. G., & Villa, J. D. (2003). Autogrooming by resistant honey bees challenged with individual tracheal mites. *Apidologie*, 34:591–596.
16. Di Prisco, G., Cavaliere, V., Annoscia, D., & Pennacchio, F. (2013). Neonicotinoid clothianidin adversely affects insect immunity and promotes replication of a viral pathogen in honey bees. *PNAS*, 110: 18466–18471.
17. Evans, J. D., Aronstein, K., Chen, Y. P., ... Zou, Z., & Hultmark, D. (2006). Immune pathways and defence mechanisms in honey bees *Apis mellifera*. *Insect Mol Biol*, 15: 645–656.
18. Flenniken, M. L., & Andino, R. (2013). Non-specific dsRNA-mediated antiviral response in the honey bee. *PLoS One*, 8(10): e77263.
19. Fries, I., Chauzat, M. P., Chen, Y. P., ... Gisder, S., & Williams, G. R. (2013). Standard methods for *Nosema* research. *J Apic Res*, 52(1):1–28.
20. Fujiwara, S., Imai, J., Fujiwara, M., Yaeshima, T., Kawashima, T., & Kobayashi, K. (1990). A potent antibacterial protein in royal jelly. Purification and determination of the primary structure of royalisin. *J Biol Chem*, 265: 11333–11337.

21. Gábor, E., Cinege, G., Csordás, G., ... Kurucz, É., & Andó, I. (2020). Identification of reference markers for characterizing honey bee (*Apis mellifera*) hemocyte classes. *Dev Comp Immunol*, *109*: 1–5.
22. Garrido, P. M., Porrini, M. P., Antúnez, K., ... Zunino, P., & Ieno, E. (2016). Sublethal effects of acaricides and *Nosema ceranae* infection on immune related gene expression in honeybees. *Vet Res*, *47*: 1–9.
23. Gashout, H. A., Guzman-Novoa, E., & Goodwin, P. H. (2020). Synthetic and natural acaricides impair hygienic and foraging behaviors of honey bees. *Apidologie*, *51*: 1155–1165.
24. Gatschenberger, H., Gimple, O., Tautz, J., & Beier, H. (2012). Honey bee drones maintain humoral immune competence throughout all life stages in the absence of vitellogenin production. *J Exp Biol*, *215*: 1313–1322.
25. Govan, V. A., Allsopp, M. H., & Davison, S. (1999). A PCR detection method for rapid identification of *Paenibacillus larvae*. *Appl Environ Microbiol*, *65*: 2243–2245.
26. Govan, V. A., Brözel, V., Allsopp, M. H., & Davison, S. (1998). A PCR detection method for rapid identification of *Melissococcus pluton* in honeybee larvae. *Appl Environ Microbiol*, *64*: 1983–1985.
27. Grozinger, C. M., & Flenniken, M. L. (2019). Bee Viruses: Ecology, Pathogenicity, and Impacts. *Ann Rev Entomol*, *64*: 205–226.
28. Guzman-Novoa, E., Emsen, B., Unge, P., Espinosa-Montaño, L.G., & Petukhova, T. (2012). Genotypic variability and relationships between mite infestation levels, mite damage, grooming intensity, and removal of Varroa destructor mites in selected strains of worker honey bees (*Apis mellifera* L.). *J Invertebr Pathol*, *110*: 314–320.
29. Hamiduzzaman, M. M., Emsen, B., Hunt, G. J., ... Tsuruda, J. M., & Guzman-Novoa, E. (2017). Differential gene expression

- associated with honey bee grooming behavior in response to varroa mites. *Behav Genet*, 47: 335–44.
30. Hegedus, D., Erlandson, M., Gillot, C., & Toprak, U. (2009). New insights into peritrophic matrix synthesis, architecture, and function. *Ann Rev Entomol*, 54: 285–302.
 31. Hernández López, J., Schuehly, W., Crailsheim, K., & Riessberger-Gallé, U. (2014). Trans-generational immune priming in honeybees. *Proc R Soc B*, 281: 20140454.
 32. Hillyer, J. F. (2016). Insect immunology and hematopoiesis. *Dev Comp Immunol*, 58: 102–118.
 33. Honey bee Genome Sequencing Consortium. (2006). Insights into social insects from the genome of the honeybee *Apis mellifera*. *Nature*, 443: 931–949.
 34. Hystad, E. M., Salmela, H., Amdam, G. V., & Munch, D. (2017). Hemocyte-mediated phagocytosis differs between honey bee (*Apis mellifera*) worker castes. *PLoS One*, 12(9): e0184108.
 35. Johnson, R. N., Zaman, M. T., Decelle, M. M., ... Siegel, E. C., & Starks P.T. (2005). Multiple micro-organisms in chalkbrood mummies: evidence and implications. *J Apic Res*, 44: 29–32.
 36. Klaudiny, J., Albert, S., Bachanova, K., Kopernicky, J., & Simuth, J. (2005). Two structurally different defensin genes, one of them encoding a novel defensin isoform, are expressed in honeybee *Apis mellifera*. *Insect Biochem Mol Biol*, 35: 11–22.
 37. Koleoglu, G., Goodwin, P. H., Reyes-Quintana, M., Hamiduzzaman, M. Md., & Guzman-Novoa, E. (2018). *Varroa destructor* parasitism reduces hemocyte concentrations and prophenol oxidase gene expression in bees from two populations. *Parasitol Res*, 117, 1175–1183.
 38. Kurtz, J. (2006). Specific memory within innate immune systems. *Trends Immunol*. 26: 186–192.
 39. Kwakman, P. H. S., Te Velde, A. A., De Boer, L., Speijer, D., Vandenbroucke-Grauls, C. M. J. E., & Zaat, S. A. J. (2010). How honey kills bacteria. *FASEB J*, 24, 2576–2582.

40. Laughton, A. M., Boots, M., & Siva-Jothy, M. T. (2011). The ontogeny of immunity in the honey bee, *Apis mellifera* L. following an immune challenge. *J Insect Physiol*, 57(7): 1023-1032.
41. Lemaitre, B., & Hofmann, J. (2007). The host defense of *Drosophila melanogaster*. *Annu Rev Immunol*, 25: 697-743.
42. Li, J., Wang, T., Evans, J. D., ... Li, Z., & Chen, Y. (2019) The phylogeny and pathogenesis of *Sacbrood Virus* (SBV) infection in european honey bees, *Apis mellifera*. *Viruses*, 11(1):61.
43. Maroti, G., Kereszt, A., Kondorosi, E., & Mergaert, P. (2011). Natural roles of antimicrobial peptides in microbes, plants and animals. *Res Microbiol*, 162: 363-374.
44. Marringa, W. J., Krueger, M. J., Burritt, N. L., & Burritt, J. B. (2014). Honey bee hemocyte profiling by flow cytometry. *PLoS One*. 9(10): e108486.
45. Morfin, N., Goodwin, P. H., Correa-Benitez, A., & Guzman-Novoa, E. (2019). Sublethal exposure to clothianidin during the larval stage causes long-term impairment of hygienic and foraging behaviours of honey bees. *Apidologie*, 50: 595-605.
46. Morfin, N., Goodwin, P. H., Hunt, G. J., & Guzman-Novoa, E. (2019). Effects of sublethal doses of clothianidin and/or *V. destructor* on honey bee (*Apis mellifera*) self-grooming behavior and associated gene expression. *Sci Rep*, 9(1): 5196.
47. Nace, G., Evankovich, J., Eid, R., & Tsung, A. (2012). Dendritic cells and damage-associated dendritic cells and damage-associated molecular patterns: endogenous danger signals linking innate and adaptive immunity. *J Innate Immun*, 4: 6-15.
48. Nakhleh, J., El Moussawi, L., & Osta, M. A. (2017). The melanization response in insect immunity. *Advances in insect physiology*. 52: 83-109.

49. Negri, P., Maggi, M., Correa-Aragunde, N., Brasesco, C., Eguaras, M., & Lamattina, L. (2013). Nitric oxide participates at the first steps of *Apis mellifera* cellular immune activation in response to non-self recognition. *Apidologie*, *44*: 575–585.
50. Negri, P., Maggi, M., Szawarski, N., Lamattina, L., & Eguaras, M. (2014) *Apis mellifera* haemocytes in-vitro. What type of cells are they? Functional analysis before and after pupal metamorphosis. *J Apic Res*, *53*(5): 576–589.
51. Noël, A., Le Conte, Y., & Mondet, F. (2020). Varroa destructor: how does it harm *Apis mellifera* honey bees and what can be done about it? *Emerg Top Life Sci*, *4* (1): 45–57.
52. Oxley, P. R., Spivak, M., & Oldroyd, B. P. (2010). Six quantitative trait loci influence task thresholds for hygienic behaviour in honeybees (*Apis mellifera*). *Mol Ecol*, *19*: 1452–1461.
53. Pritchard, D. J. (2016). Grooming by honey bees as a component of varroa resistant behavior. *J Apic Res*, *55*: 38–48.
54. Richard, F. J., Aubert, A., & Grozinger, C. (2008). Modulation of social interactions by immune stimulation in honey bee, *Apis mellifera*, workers. *BMC Biol*, *6*: 50.
55. Richard, F. J., Holt, H. L., & Grozinger, C. M. (2012). Effects of immunostimulation on social behavior, chemical communication and genome-wide gene expression in honey bee workers (*Apis mellifera*). *BMC Genomics*, *13*: 558.
56. Richardson, R. T., Ballinger, M. N., Qian, F., Christman, J. W., & Johnson, R. M. (2018). Morphological and functional characterization of honey bee, *Apis mellifera*, hemocyte cell communities. *Apidologie*, *49*: 397–410.
57. Rosales, C. (2017). Cellular and molecular mechanisms of insect immunity. *Insect Physiol Ecol*, *8*: 179–212.
58. Salmela, H., Amdam, G. V., & Freitak, D. (2015). Transfer of immunity from mother to offspring is mediated via egg-yolk protein vitellogenin. *PLoS Pathog.*, *11*(7): e1005015.

59. Salmela, H., & Sundström, L. (2018). Vitellogenin in inflammation and immunity in social insects. *Inflamm Cell Signal, 4*: e1506.
60. Sammataro, D., De Guzman, L., George, S., Ochoa, R., & Otis, G. (2013). Standard methods for tracheal mite research. *J Apic Res, 52*(4), 1–20.
61. Sapcaliu, A., Pavel, C., Căuia, E., ... Tudor, P., & Milea F. (2009). Morpho-cytometric investigations on haemolymph collected from honeybees originated from south of Romania. *Bull UASVM Anim Sci Biotechnol, 66* (1–2): 270–275.
62. Schmid, M. R., Brockmann, A., Pirk, C. W. W., Stanley, D.W., & Tautz, J. (2008). Adult honeybees (*Apis mellifera* L.) abandon hemocytic, but not phenoloxidase-based immunity. *J Insect Physiol, 54*: 439–444.
63. Scocchi, M., Luthy, C., Decarli, P., ... Christen P., & Gennaro R. (2009). The proline-rich antibacterial peptide bac7 binds to and inhibits in vitro the molecular chaperone DnaK. *Int J Pept Res Ther, 15*: 147–155.
64. Shen, X., Ye, G., Cheng, X., Yu, C., Altosaar, I., & Hu, C. (2010). Characterization of an abaecin-like antimicrobial peptide identified from a *Pteromalus puparum* cDNA clone. *J Invertebr Pathol, 105*: 24–29.
65. Simone-Finstrom, M. (2017). Social immunity and the superorganism: behavioral defenses protecting honey bee colonies from pathogens and parasites. *Bee World, 94*: 21–29.
66. Spivak, M., Masterman, R., Ross, R., & Mesce, K. A. (2003). Hygienic behavior in the honey bee (*Apis mellifera* L.) and the modulatory role of octopamine. *J Neurobiol, 55*(3): 341-354.
67. Starks, P. T., Blackie, C. A., & Seeley, T. D. (2000). Fever in honeybee colonies. *Naturwissenschaften, 87*: 229–231.

68. van der Steen, J. J., Martel, A. C., & Hendrickx, P. (2015). The fraction haemolymph vitellogenin of a honey bee colony, derived from a pooled haemolymph sample, a colony vitality parameter. *J Apic Res*, *54*(1): 55–58.
69. Strand, M. R. (2008). The insect cellular immune response. *Insect Sci*, *15*: 1–14.
70. Tesovnik, T., Cizelj, I., Zorc, M., ... Glavan G., & Narat M. (2017). Immune related gene expression in worker honey bee (*Apis mellifera carnica*) pupae exposed to neonicotinoid thiamethoxam and Varroa mites (*Varroa destructor*). *PLoS One*, *12* (10):e0187079.
71. Theopold, U., Schmidt, O., Söderhäll, K., & Dushay, M. S. (2004) Coagulation in arthropods: defence, wound closure and healing. *Trends Immunol*, *25*: 289–294.
72. Unger, P., & Guzman-Novoa, E. (2010). Maternal effects on the hygienic behavior of Russian × Ontario hybrid honeybees (*Apis mellifera* L.). *J Hered*, *101*: 91–96.
73. Wang, Q., Ren, M., Liu, X., Xia, H., & Chen, K. (2019). Peptidoglycan recognition proteins in insect immunity. *Mol Immunol*, *106*: 69–76.
74. Watson, F. L., Puttmann-Holgado, R., Thomas, F., ... Rebel, V. I., & Schmucker, D. (2005). Extensive diversity of Ig-superfamily proteins in the immune system of insects. *Science*, *309*: 1874–1878.
75. Wilson-Rich, N., Dres, S. T., & Starks, P. T. (2008). The ontogeny of immunity: development of innate immune strength in the honey bee (*Apis mellifera*). *J Insect Physiol*, *54*: 1392–1399.
76. Zhou, Y., & Chen, W. N. (2011). iTRAQ-coupled 2-D LC-MS/MS analysis of cytoplasmic protein profile in *Escherichia coli* incubated with apidaecin IB. *J Proteomics*, *75*, 511–516.

РОЗДІЛ 5.

МОНІТОРИНГ ЗИМОВИХ ВТРАТ БДЖОЛИНИХ КОЛОНІЙ В УКРАЇНІ

**А.В. Жук, О.Д. Зароченцева, Л.І. Тимочко, Т.В. Филипчук
М.М. Федоряк**

Західна медоносна бджола (*Apis mellifera* L.) надає низку важливих регулюючих, ресурсних, підтримуючих і культурних екосистемних послуг, з одного боку забезпечуючи потреби суспільства, а з іншого – підтримуючи механізми життєзабезпечення природних систем різного рангу. Розвиток бджільництва сприяє підтримці продовольчої безпеки населення і водночас є важливим джерелом доходу. Потенційно бджоли можуть сприяти досягненню 15 з 17 цілей сталого розвитку, визначених ООН. Спроможність запилювати широкий спектр ентомофільних сільськогосподарських культур та дикорослих рослин надає *A. mellifera* статус ключового виду в планетарному масштабі, особливо, в умовах скорочення різноманіття диких видів комах-запилювачів. Бджола медоносна як головний запилювач сприяє не лише підвищенню продуктивності рослинних угруповань, але й формуванню оселищ для найрізноманітніших представників фауни, утворенню розгалужених трофічних мереж, збереженню генетичного різноманіття. Тому й проблема стрімкого зниження чисельності бджолиних колоній, яка спостерігається останніми десятиліттями в багатьох країнах, набула глобального значення і всебічно досліджується міжнародною науковою спільнотою. Розробка й використання уніфікованої методології дозволили нам отримати репрезентативні та співставні результати масштабних міжнародних досліджень у цьому напрямку.

Міжнародний моніторинг утрат бджолиних колоній COLOSS

Утрати бджолиних колоній – гостра і нерозв’язана наразі проблема глобального масштабу, яка привертає увагу дедалі ширшого кола науковців, бджолярів, громадських діячів. Це явище не нове, про що свідчать історичні записи у різних куточках світу (Hristov et al., 2021), і за нормальних умов щорічно із зимівлі не виходить від 5 до 15 % колоній (Curtie et al., 2010). Однак протягом останніх десятиліть для багатьох країн ця частка щорічно перевищує 30 % (van der Zee et al., 2012; Brodschneider et al., 2018; Castilhos et al., 2019; Gray et al., 2020; St Clair et al., 2022), а на окремих пасіках втрати можуть сягати 80–100 % (Oldroyd, 2007).

Скорочення чисельності *A. mellifera* не має однієї конкретної причини і суттєво відрізняється за симптоматикою. Наприклад, на території США у 2006–2007 рр. бджолярі зіткнулися з синдромом руйнування колоній, за якого робочі бджоли з нез’ясованих причин покидають вулики з маткою, розплодом і достатніми запасами їжі (Ratnieks, Carreck, 2010). У літній період по всьому світу спостерігаються масові отруєння бджіл агрохімікатами, зокрема інсектицидами групи неонікотиноїдів, які застосовуються у боротьбі зі шкідниками сільськогосподарських культур (Kimura et al., 2014; Castilhos et al., 2019; Oruç et al., 2020). Головна ознака гострого отруєння пестицидами – велика кількість мертвих робочих особин перед вуликом. Деякі отрутохімікати можуть мати пролонговану дію, акумулюючись в організмі комах і бджолопродуктах, знижуючи колективний імунітет бджіл, ослаблюючи колонії. Якість зимівлі *A. mellifera* за таких умов значно погіршується (Krupke et al., 2012; Quarles, 2011).

До ослаблення колонії призводять і численні захворювання бджіл вірусного, бактеріального, грибового та паразитного

походження. Висока летальність спостерігається за синергічної дії кількох хвороботворних агентів. Наприклад, інвазії паразитичного гамазового кліща *Varroa destructor* (Anderson, Trueman, 2000) нерідко супроводжуються вірусними захворюваннями або ураженням мікроспоридіями (Hristov et al., 2021). Несприятливі природні умови і збіднення кормової бази суттєво підвищують сприйнятливість *A. mellifera* до захворювань (Decourtye et al., 2010; Topolska et al., 2018).

Дедалі зростаюче занепокоєння викликають саме зимові втрати бджолиних колоній (vanEngelsdorp et al., 2012; Brown et al., 2018; Gray et al., 2020; St Clair et al., 2022). Зима у помірних кліматичних широтах може стати суворим випробуванням для пасіки. Не маючи можливості поповнювати запаси їжі, колонія покладається на попередньо накопичені ресурси. Їхня кількість і якісний склад прямо впливають на терморегуляцію і розвиток розплуду (Popovska Stojanov et al., 2021).

Міжнародна некомерційна асоціація COLOSS (Prevention of honey bee COlony LOSSes) організувала масштабні дослідження зимових втрат колоній *A. mellifera*. Проект стартував у 2009 році і станом на 2020 рік налічував 37 країн-учасниць з трьох континентів (Gray et al., 2022). Україна долучилася до міжнародного моніторингу зимових втрат бджолиних колоній у 2015 році.

Досвідченість пасічників, особливості бджільницької практики, стратегії боротьби із захворюваннями – вагомий чинник, який може стати визначальним в успішності зимівлі бджолиних колоній (Jacques et al., 2017). Усі заходи по догляду за пасікою бджоляр приймає з урахуванням місцевих умов, власної обізнаності та вигади. Саме тому дослідження успішності зимівлі *A. mellifera* у межах міжнародного моніторингу COLOSS здійснюється шляхом анкетування практиків: як професіоналів, так і любителів (Brodshneider, Gray, et al., 2022).

Для уніфікації отриманих результатів з можливістю їх подальшого порівняльного аналізу в країнах-учасницях моніторингу впроваджено стандартизований протокол опитування (van der Zee et al., 2013), який має кілька змістових блоків. Основна частина анкети, спільна для всіх учасників проекту, містить запитання про особливості пасіки (розташування, розміри, оточення), стан колоній до і після зимівлі, ознаки найрозповсюдженіших хвороб, профілактику і лікування. Національні опитувальники можуть дещо відрізнятись в різних країнах варіативною складовою, яка містить запитання, орієнтовані на з'ясування локальних проблем. Варіативна складова за рішенням національного координатора може залишатися незмінною, або оновлюватися щороку з метою розширення кола досліджуваних проблем. Наприклад, під час оцінки втрат колоній *A. mellifera* в Україні після зимівлі 2021–2022 рр. було додано запитання щодо можливого руйнування пасіки під час військових дій.

У міжнародному масштабі моніторинговий рік розпочинається у листопаді зі зборів координаторів, де узгоджується щогорічна структура опитувальника. Далі національні координатори перекладають анкети і адаптують їх для кращого розуміння бджолярами. Саме опитування в Україні стартує у кінці березня – на початку квітня залежно від метеорологічних особливостей. Анкетування здійснюється шляхом усної бесіди, телефонного опитування, поширення паперових анкет. Останніми роками дедалі популярнішим стає онлайн-анкетування на платформі LimeSurvey, де ми щорічно оновлюємо форму електронного опитувальника. Збір матеріалу дослідження проводиться об'єднаними зусиллями співробітників і студентів кафедр екології та біомоніторингу, а також молекулярної генетики і біотехнології Чернівецького національного університету імені Юрія Федьковича. До збору даних щорічно долучаються викладачі та співробітники інших ВНЗ України, члени громадської організації «Асоціація

виробників продукції бджільництва «Буковинський бджоляр» та інші регіональні осередки Спілки пасічників України.

До 2022 р. спостерігалось щорічне збільшення кількості учасників моніторингу. Так, з 2015 по 2021 рр. кількість респондентів в Україні зросла у 2,4 разу (рис. 1) . Цьому сприяли популяризація моніторингу у засобах масової інформації, спеціалізованих періодичних виданнях на бджільницьку тематику, виступи на зборах професійних об'єднань, участь у науково-практичних семінарах і на конференціях, розробка онлайн-опитувальника, а також гарантована анонімність. Через військові дії моніторинг 2021–2022 рр. ознаменувався зменшенням кількості респондентів до 551 особи.

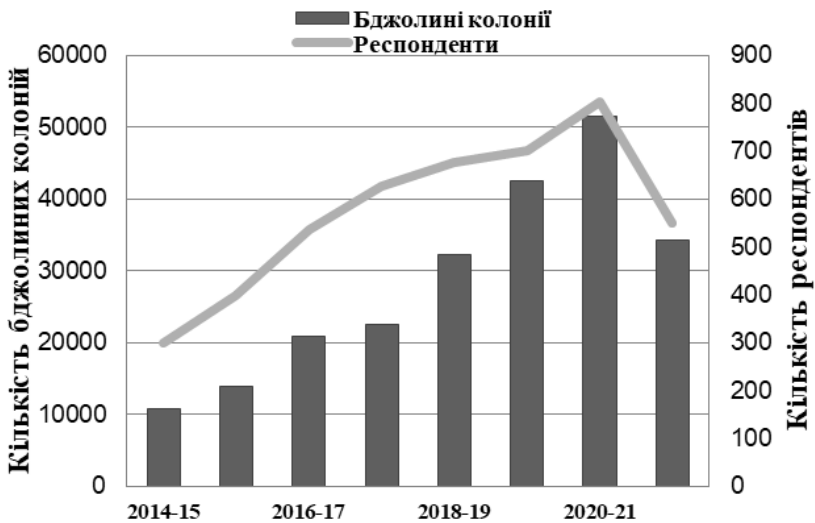


Рис. 1. Кількість респондентів і охоплених дослідженням бджолиних колоній за восьмирічний термін моніторингу COLOSS в Україні.

Аудиторія респондентів охоплює всі адміністративні області України. Найбільш чисельну групу складають бджолярі з західних областей (Івано-Франківської, Тернопільської, Хмельницької, Чернівецької). Невеликі вибірки вдається щорічно отримувати з Вінницької, Сумської, Херсонської, Чернігівської областей. Схід України охоплений моніторингом нерівномірно: найактивнішу участь виявляють пасічники з Дніпропетровської області. На географічний розподіл респондентів після зимівлі 2021–2022 рр. вплинуло російське вторгнення. Зменшилася кількість респондентів в областях по лінії фронту і на окупованих територіях. Водночас уперше за вісім років моніторингу в Україні отримано відповідь з анексованої АР Крим (рис. 2). Однієї анкети недостатньо для того, щоби півострів був представлений у результатах моніторингу, однак ми вважаємо такий результат важливим, адже він свідчить про збільшення зацікавленої аудиторії, незважаючи на перешкоди, які чинять агресори.

Інформацію про стан понад 50 тис. бджолиних колоній моніторингова група упорядковує і заносить до бази даних CodeBook, яка має однакову структуру для всіх країн-учасниць проекту. Перш ніж перейти до опрацювання первинних даних, перевіряється валідність отриманих даних. Анкети, достовірність яких викликає сумніви, вилучаються з бази. Перед тим як відправити національний CodeBook міжнародному координатору для консолідації, з бази вилучається особиста інформація про бджолярів: імена, номери телефонів, адреси електронної пошти тощо.

Подальша робота з базою даних передбачає аналітичне і статистичне опрацювання первинних даних із застосуванням методів описової статистики, регресійного і кореляційного аналізів. Детально загальноприйняті методи статобробки результатів наводяться у спеціальному виданні COLOSS BEEBOOK (van der Zee et al., 2013).



Рис. 2. Географічний розподіл респондентів після зимівлі 2021–2022 рр.

Результати моніторингового року оприлюднюються у журналах по бджільництву на сайті моніторингу <http://apis.chnu.edu.ua/>, у фахових наукових виданнях України та – у складі міжнародної моніторингової групи – у високореєтингових закордонних наукових журналах.

Наведений нижче аналіз результатів базується на багаторічних спостереженнях і, окрім результатів опитування 2021–2022 рр., містить дані, напрацьовані за попередні роки моніторингу.

Структура зимових втрат бджолиних колоній в Україні

Оцінка зимових втрат колоній *A. mellifera*, згідно стандартизованої методики COLOSS, базується на порівнянні кількості продуктивних колоній, які увійшли в зиму і кількості колоній, які успішно перезимували. Показник загальних утрат

бджолиних сімей об'єднує (1) випадки загибелі з різних причин, (2) втрати через різноманітні негативні природні явища а також (3) живі колонії з загиблою або неповноцінною маткою. Кожна з наведених груп втрат додатково аналізується за низкою ознак. Для загиблих колоній уточнюються симптоми, які можуть вказувати на причини смерті, наприклад: нестача їжі, ураження паразитичним кліщем *V. destructor*, ознаки бактеріальних захворювань тощо. До негативних природних явищ відносимо повені, пожежі, розорення ведмедами, мишами, дятлами, задуху від снігу тощо. Нерозв'язні проблеми з бджолиними матками також можуть мати різне походження, наприклад, загибель матки, анатомічні чи функціональні вади, зокрема, неплідність (Brodshneider et al., 2016).

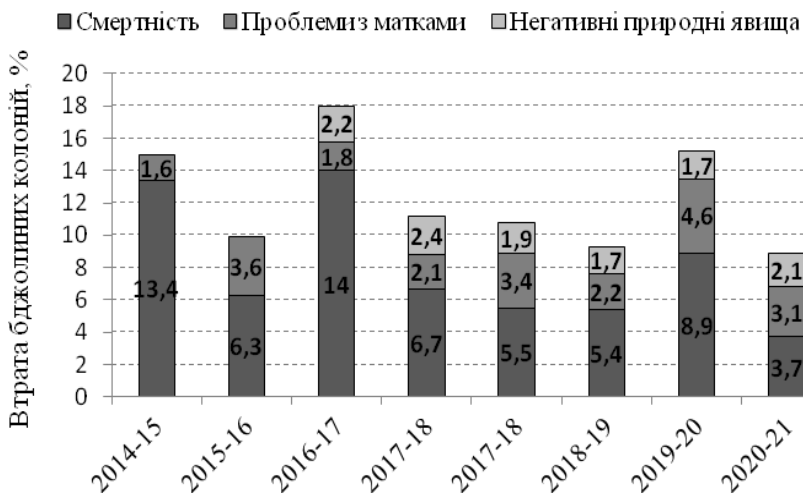


Рис. 3. Структура втрат бджолиних колоній в Україні.

Загальні втрати колоній *A. mellifera* за восьмирічний період варіювала у межах від 8,9 % після зимівлі 2021–2022 рр. до 18 % після зимівлі 2016–2017 рр. (рис. 3). Середнє значення показника з 2014 по 2022 рр. – 12,3 %. Усереднений

міжнародний показник за багаторічний період спостережень складає близько 16 %. В окремих країнах у різні роки він може суттєво відхилятися від зазначеного. Наприклад, взимку 2016–2017 рр., коли в Україні зафіксовано найвищі загальні втрати, найнижчий показник серед 37 країн встановлено у Норвегії (7,7 %), найвищий – у Німеччині (44,5 %). Великі втрати заявлені національними координаторами з Іспанії (27,6 %), Мексики (25,3 %) і Мальти (24,2 %). Середній показник серед 30 країн у цей рік склав 20,9 % (Brodtschneider et al., 2018).

Незважаючи на згадані коливання загальних втрат у різні роки, у їх структурі завжди переважає смертність. Кількість загиблих колоній в Україні коливалась від 3,7 % після зимівлі 2021–2022 рр. до 14 % після зимівлі 2016–2017 рр. (Рис. 3). Усереднена частка за восьмирічний період складає 8,6 %. До 2017 року у складі загальних втрат не виділяли втрати через негативні природні явища у окрему категорію. На відміну від решти показників у структурі втрат колоній *A. mellifera* в Україні, частка постраждалих від непередбачуваних явищ бджолиних сімей залишається відносно сталою: 1,7–2,4 %. Цей показник найбільш варіабельний у масштабах міжнародного моніторингу COLOSS. В окремих країнах подібні випадки не були зафіксовані взагалі, наприклад – у Північній Ірландії, а в інших – може досягати 10,6 % (на Мальті). Високий рівень втрат бджолиних колоній через несприятливі природні явища щорічно спостерігається в Ізраїлі та Мексиці (Brodtschneider et al., 2018).

У межах окремої держави показники загальних втрат бджолиних колоній також можуть суттєво відрізнятися для різних регіонів. Більшість країн для зручності порівняння використовують адміністративні одиниці (vanEngelsdorp et al., 2012; Castilhos et al., 2019; Bruckner et al., 2018; Tang et al., 2020). На нашу думку, доцільніше порівнювати дані, отримані у різних фізико-географічних зонах, оскільки вони суттєво відрізняються за кліматичними і ґрунтовими умовами, рослинністю, рівнем

антропопресингу тощо. Згідно з національним атласом України (2007), територія нашої держави охоплює чотири фізико-географічні зони (мішаних і широколистяних лісів, лісостепову та степову) і дві фізико-географічні країни: Українські Карпати та Кримські гори. Географія наших респондентів охоплює п'ять із шести природних регіонів, виняток складають лише Кримські гори. Отже, завдяки особливостям геопозиціонування України ми маємо можливість аналізувати втрати бджолиних колоній на своєрідному градієнті ландшафтно-кліматичних умов: від зони мішаних лісів на півночі до типово-степових комплексів – на півдні.

Відмінності у структурі втрат колоній *A. mellifera* у різних фізико-географічних зонах проаналізовано на основі відповідей 677 респондентів, які сумарно утримували 32 335 колоній. Середньонаціональний показник загальних втрат, за результатами проведеного дослідження, склав 10,8 % (Федоряк та ін., 2019). Для різних зон він коливався у межах від 7,1 % в Українських Карпатах до 16,1 % – у лісостепу. Перевищення середнього по Україні значення зафіксовано й у зонах мішаних (15,1 %) і широколистяних (13,1 %) лісів (рис. 4). Як і по всій Україні, для кожної дослідженої зони встановлено переважання смертності у структурі втрат колоній *A. mellifera* (3,8–9,9 %). Найвищим цей показник виявився для зон мішаних лісів і лісостепу. Досить високу частку проблем з бджолиними матками показано для всіх трьох лісових зон (3,9–4,6 %). У зонах широколистяних лісів, лісостепу і степу чимало респондентів указало на втрати через несприятливі природні явища.

Оскільки частка загиблих бджолиних колоній завжди превалює у структурі загальних втрат, ми додатково аналізуємо ознаки, які при цьому спостерігають бджолярі. Спектри симптомів суттєво відрізняються у межах різних фізико-географічних зон (рис. 5). Більше половини респондентів, чий пасіки розташовані у зоні мішаних лісів, вказали на невідомі їм

причини загибелі бджіл. У лісостепу і степу більше третини респондентів спостерігали мертвих бджіл у вулику або перед входом, а в Українських Карпатах – наслідки руйнівного впливу природних чинників.

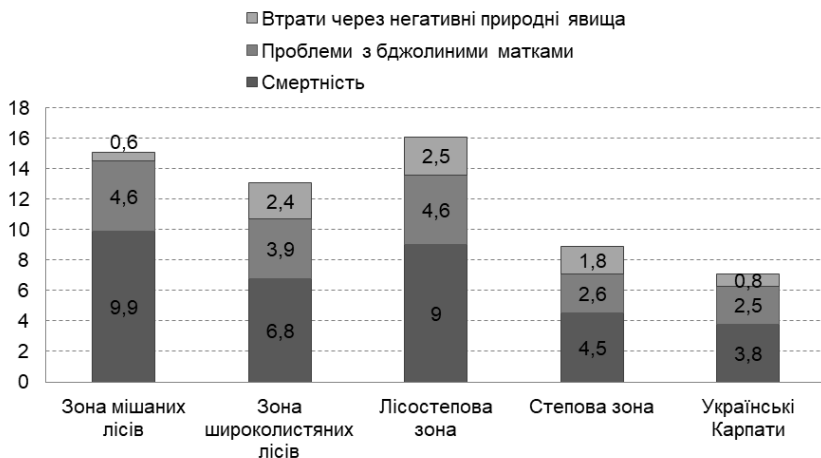


Рис. 4. Структура втрат бджолиних колоній у різних фізико-географічних зонах України, % (Федоряк та ін., 2019).

Чимало пасічників з усіх зон обрали варіант відповіді «мертві бджоли у щільниках за наявності їжі». Це неспецифічний симптом хвороб різної етіології. В Україні найрозповсюдженіші хвороби бджіл: варооз, ноземоз, акарапідоз, американський та європейський гнильці, септицемія, мішечкуватий розплід, вірусний параліч (Коваленко, Романенко, 2015).

У фізико-географічних зонах з контрастними погодними умовами бджолярі спостерігали загиблі колонії з ознаками голодної смерті (11,5–13,1 %) (рис. 5). Цей показник може свідчити як про дефіцит природних джерел доброякісного корму у період підготовки сім'ї до зими, так і про недосвідченість окремих бджолярів під час розрахунку запасів меду, які

необхідно залишити у вулику на зиму. Останні дослідження показали, що бджоли гинуть від голоду навіть за достатньої кількості їжі. Ослаблені колонії в умовах сильного холоду не можуть розбити клуб для переносу запасів меду (Lund, 2020).

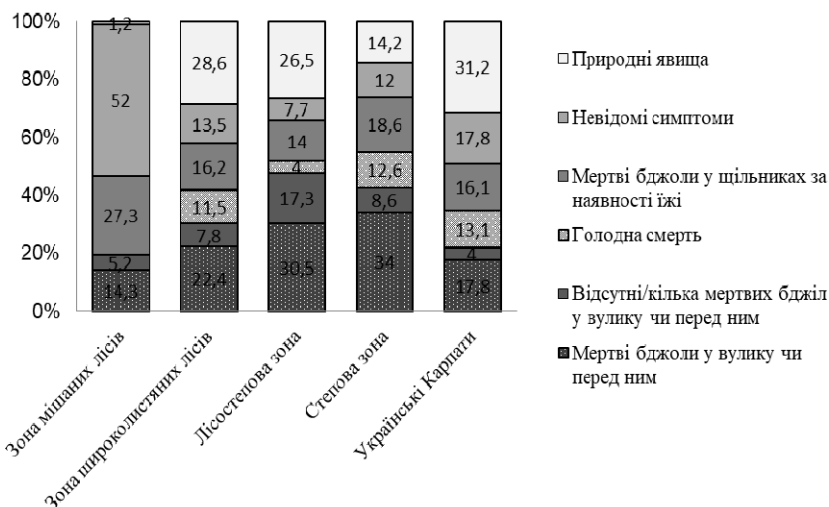


Рис. 5. Ознаки загибелі колоній у різних фізико-географічних зонах України (Федоряк та ін., 2019).

Синдром руйнування колоній *A. mellifera*, добре описаний у закордонній літературі (Oldroyd, 2007; Ratnieks & Carreck, 2010; Dainat, 2012; vanEngelsdorp, et al., 2012), для України явище не надто розповсюджене. Водночас 17,3 % бджолярів, чиї пасіки розташовані у лісостеповій зоні, відмітили відсутність або невелику кількість мертвих робочих особин у вулику або перед ним (рис. 5). У решті зон лише незначна частка респондентів відмітила цей пункт у анкеті.

Оскільки проблеми з бджолиними матками – другий за вагомістю чинник втрат колоній *A. mellifera* (рис. 3), респондентам пропонується оцінити їх у порівнянні з попередніми роками. Аналізований показник не продемонстрував

суттєвої відмінності у структурі відповідей між фізико-географічними зонами (рис. 6). Більшість бджолярів вважають, що масштаби нерозв'язних проблем з матками протягом кількох років залишалися незмінними. Від 13,3 % до 26,9 % опитаних оцінили їх як «менші». Респонденти, які утримують пасіки у лісостеповій зоні, удвічі частіше порівняно з бджолярами з інших регіонів оцінювали проблеми з матками як «більші», ніж минулорічні.

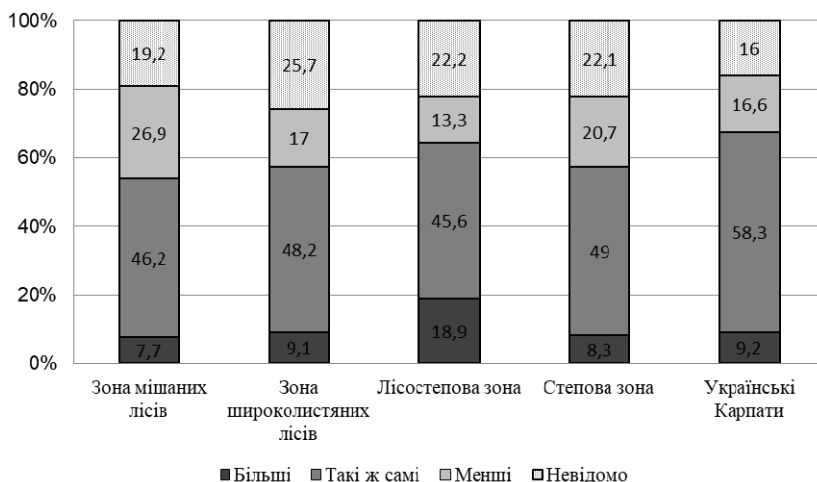


Рис. 6. Масштаби проблем з бджолиними матками порівняно з минулорічними у різних фізико-географічних зонах України (Федоряк та ін., 2019).

Отже, аналіз анкетних даних за фізико-географічними зонами України показав залежність окремих складових утрат бджолиних колоній від геопозиціонування пасіки та зональних особливостей природних умов. Бджільницькі традиції різних регіонів формувалися з урахуванням цих особливостей. Наприклад, для зони мішаних лісів, у Поліссі, характерним було бортництво (Дмитренко, 2016). Проте внаслідок глобалізації

традиційні бджільницькі практики поступаються сучасним методам, що має як численні позитивні, так і певні негативні наслідки. До прикладу, активна торгівля бджолиними пакетами сприяє поширенню міжколоніальних хвороб *A. mellifera* на великі географічні відстані.

Вплив бджільницької практики на успішність зимівлі бджіл в Україні

Під бджільницькою практикою розуміють комплекс заходів, які пасічник застосовує для підтримки здоров'я колоній, підвищення їхньої продуктивності, досягнення господарських цілей, отримання високих прибутків. Алгоритм дій пасічника залежить від його досвідченості, діючого законодавства, культурного середовища, геофізичних особливостей регіону тощо. Доведено, що кількісні і якісні показники підгодівлі бджіл, кількість, а також частота й ефективність антивароозної обробки тісно пов'язані з кліматичними умовами конкретної місцевості (Sperandio et al., 2019).

Від здатності бджоляра приймати виважені рішення щодо догляду за бджолам значною мірою залежать поширеність патогенів, стан бджолої матки, чисельність робочих особин, доступність кормових ресурсів тощо (Sperandio et al., 2019). Ефективність діяльності пасічників, у свою чергу, залежить від їхнього віку і досвіду (Jacques et al., 2017), а також від розмірів пасіки (Brodtschneider et al., 2016).

У структурі виробничих сил українського бджільництва приватні любительські пасіки і пасіки у фермерських господарствах займають 44 %, приватні великі пасіки – 33 %, промислові пасіки на балансі колективних агропідприємств – 10 %, пасіки на балансі лігоспів – 5 %, ще 8 % припадає на інші види пасік, наприклад, на територіях природно-заповідного фонду або етнографічних музеїв (Повозніков, Адамчук, 2017).

Окремі різновиди пасік наших респондентів представлені на рисунку 11 у Додатках.

За результатами опитування з'ясовано, що майже 79 % українських респондентів утримують малі пасіки від 1 до 50 вуликів. Близько 18 % пасік класифіковано як середні, з кількістю колоній від 51 до 150. Решта 3 % припадає на великі промислові пасіки, де нараховується більше 150 вуликів. Усереднена кількість бджолиних колоній на пасіку в Україні – 38,9. У деяких європейських країнах цей показник менший, зокрема у Чеській Республіці – 17,9, у Словаччині – 24,6, у Польщі – 36,2 (Brodtschneider et al., 2018).

Аналізуючи вплив розміру пасіки на зимові втрати колоній *A. mellifera*, щорічно спостерігаємо обернену залежність показника загальних втрат від кількості колоній. Статистично підтвержені найбільші втрати на невеликих любительських пасіках: від 13 % до 25 % у різні роки, тоді як втрати на промислових пасіках щорічно найменші (рис. 7). Різниця показника між середніми і великими пасіками суттєво варіюється в окремі роки моніторингу.

Окремі показники втрат колоній *A. mellifera* підтверджують загальну тенденцію (Таблиця 1), а їхня структура не виявила залежності від розміру пасіки: смертність залишається головною причиною зимових втрат. Великі пасіки, на відміну від малих і середніх, майже не потерпають від несприятливих природних явищ.

Наші спостереження підтверджуються літературними даними (Seitz et al., 2015; Brodtschneider et al., 2016; Brodtschneider et al., 2019; Tang et al., 2020). В окремих країнах, наприклад – Шотландії та Ірландії, частка втрачених колоній на малих пасіках складає 36 % і 39 % відповідно, тоді як утрати на великих рідко перевищували 10 % (van der Zee et al., 2014). Науковці пов'язують такі результати з ефективнішим професійним управлінням на промислових пасіках. Зокрема, у

США доведена більша ефективність противороозних заходів на великих пасіках, хоча аматори витрачають більше коштів і зусиль на боротьбу з кліщем *V. destructor* (Haber et al., 2019).

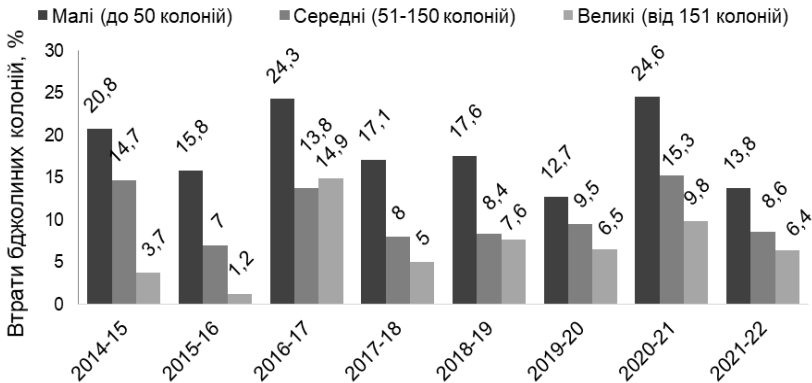


Рис. 7. Утрати бджолиних колоній на пасіках різного розміру. Примітка: * – різниця достовірна при порівнянні з великими пасіками ($p \leq 0,05$); ^v – різниця достовірна при порівнянні з середніми пасіками ($p \leq 0,05$); # – різниця достовірна при порівнянні з малими пасіками ($p \leq 0,05$).

Щорічно від 2 % до 5 % загальних утрат бджолиних колоній в Україні приходится на фатальні проблеми з матками (рис.3). Цей показник відповідає середньостатистичному в масштабах міжнародного моніторингу COLOSS (Brodtschneider et al., 2016, 2018; Gray et al., 2020, 2022). Причини фатальних проблем з бджолиними матками різні: наслідки поганого догляду, негативний вплив неонікотиноїдів, пакетний спосіб транспортування, генетичні вади, вік матки (Oberreiter, Brodtschneider, 2020). Функціонування бджолиної колонії без матки обмежене: знижується активність збору нектару і пилку, припиняється виробництво воску і будівництво стільників, вирощування розплуду (Мищенко та ін., 2020).

Таблиця 1. Основні показники втрат бджолиних колоній на пасіках різного розміру після зимівлі 2021–2022 рр., %

№	Показник	Малі пасіки (≤ 50 колоній)	Середні пасіки (51–150 колоній)	Великі пасіки (≥ 151 колонії)
1.	Відносна кількість пасік відповідного розміру	61,7	29,1	9,2
2.	Загальні втрати [95 % СІ]	24,6 [#] [22,3–27,1]	15,3* [12,7–18,4]	9,8* [7,1–13,4]
3.	Смертність [95 % СІ]	14,8 [#] [13–16,7]	8,1* [6,5–10,1]	6,5* [4,3–9,8]
4.	Проблеми з матками [95 % СІ]	7,2 [5,8–8,8]	5,4 [3,6–7,9]	2,3* [#] [1,5–3,3]
5.	Природні явища [95 % СІ]	2,7 [2,1–3,4]	1,8 [1,2–2,6]	0,9* [0,5–1,8]

Примітка: * – різниця достовірна при порівнянні з малими пасіками ($p \leq 0,05$); # – різниця достовірна при порівнянні з середніми пасіками ($p \leq 0,05$).

З метою підвищення успішності зимівлі у бджільницькій практиці поширене явище заміни старої матки на молоду особину (Горніч, 2017). Наразі тривають суперечки щодо оптимального віку матки, проте набуває популярності щорічне оновлення бджолиної матки як в Україні (Мищенко та ін., 2020), так і за кордоном (Oberreiter, Brodschneider, 2020). Наше опитування мало на меті з'ясувати ефективність такої операції. Переважна більшість респондентів із зони мішаних лісів (69 %) підтвердили доцільність процедури. З ними погодилося від 29 %

до 36 % бджолярів із решти України. Однак найпопулярнішою (43,9–50,3 % опитаних) виявилася відповідь «різниця в зимівлі колоній із старою і заміненою матками відсутня» (рис. 8). Незначна частка (до 10 %) опитаних бджолярів вказала на гіршу якість зимівлі у колоніях з новою маткою.

Результати закордонних досліджень, на відміну від отриманих нами, свідчать про більшу успішність зимівлі колоній з оновленими матками (Genersch et al., 2010; Giacobino et al., 2016; Oberreiter, Brodschneider, 2020).

У межах варіативної складової анкети ми дослідили популярність окремих заходів у практиці бджільництва, які застосовують наші респонденти (Таблиця 2). У такий спосіб встановлено, що лише 59 % бджолярів в Україні практикують утеплення вуликів у холодну пору року. Досить розповсюджені за кордоном пластикові вулики (Erickson, Salwei, 2020) не знайшли популярності в українських пасічників. Це підтверджує аналітичне дослідження В. І. Остапенка (2022), яке свідчить про найбільшу популярність в Україні вуликів вітчизняних конструкцій. Нерозповсюджене серед опитаних і сертифіковане органічне бджільництво. Згідно зі статистичними даними, частка органічних пасік в Україні не перевищує 0,1 %, хоча й наявні потенційні можливості для здобуття позиції лідера з виробництва органічної апіпродукції (Лісогурська та ін., 2022). Найрідше учасники моніторингу застосовують такі технології як підсадження матки з ліній, толерантних до *V. destructor*, розплідні чарунки стільника розміром 5,1 мм або менше, безвощинна технологія утримання бджіл і пластикова вощина в розплідному гнізді. Водночас 68 % опитаних пасічників купують фабричну вощину.

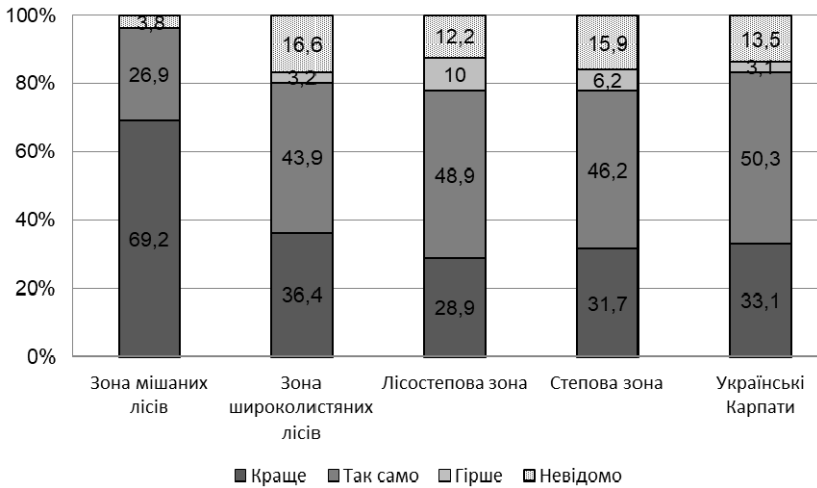


Рис. 8. Оцінка успішності зимівлі колоній з оновленими матками у різних фізико-географічних зонах України (Федоряк та ін., 2019).

За результатами статистичної обробки даних не встановлена достовірна різниця між показниками втрат бджолиних колоній респондентів, які застосовували або не застосовували згадані заходи у практиці бджільництва.

Серед численних заходів у бджільницькій практиці надзвичайно важлива роль пасічника у підтримці здоров'я бджолиної колонії. Здатність вчасно діагностувати симптоми розповсюджених захворювань бджіл, а також прийняти ефективне рішення щодо вибору способів профілактики і лікування впливають не лише на актуальний санітарний стан колонії, але й на подальшу успішність зимівлі. Цьому сприяють роки практики, професійна освіта, членство у бджільницькій асоціації, бджільництво як сімейний бізнес протягом поколінь тощо (Jacques et al., 2017; Sperandio et al., 2019).

Таблиця 2. Використання респондентами сучасних заходів у практиці бджільництва.

	Відносна частка бджолярів, що застосовує захід	Утрати колоній при використанні заходу (95 % CI)	Утрати колоній без використання заходу (95 % CI)
Утеплення вуликів взимку	59,1	10,04 [8,65; 11,63]	8,62 [6,41; 11,49]
Вулики з синтетичних матеріалів	8,0	9,2 [5,8; 14,29]	9,76 [8,49; 11,19]
Сертифіковане органічне бджільництво	5,2	6,23 [3,95; 9,69]	9,99 [8,71; 11,44]
Утримання маток з Варроа-толерантних ліній	2,4	12,83 [6,56; 23,58]	9,52 [8,3; 10,9]
Розплідні чарунки малого розміру	3,1	14,68 [10,39; 20,34]	9,45 [8,21; 10,85]
Безвощинне утримання бджіл	3,0	6,61 [3,96; 10,85]	9,83 [8,58; 11,24]
Придбання фабричної вощини	67,9	9,73 [8,44; 11,2]	9,32 [6,32; 13,53]
Пластикова вощина в розплідному гнізді	3,2	8,84 [4,3; 17,3]	9,74 [8,51; 11,14]

Противароозні заходи та їх вплив на успішність зимівлі бджіл в Україні

Окремий блок обов'язкових запитань протоколу опитування стосується моніторингу ураженості пасік ектопаразитом *V. destructor*, який визнано головним чинником біотичної природи, котрий обумовлює зимові втрати бджолиних колоній (le Conte et al., 2010; Traynor et al., 2020; Hristov et al., 2021). Кліщ розповсюджений у багатьох азійських і європейських країнах на півночі Африки, на американських континентах (Федоряк та ін., 2018). Паразит завдає прямої шкоди імаго і розплоду *A. mellifera*, харчуючись тканинами жирового тіла та гемолімфою. Закліщованість веде до зниження індивідуального і колективного імунітету бджіл. Зокрема, встановлене інгібування експресії генів, які кодують антибактеріальні імунопептиди гіменоптаєцин і дефензин, у бджіл, уражених *V. destructor* (Koleoglu et al., 2017). Водночас численні дослідження розглядають кліща варроа як вектор розповсюдження патогенів вірусної та бактеріальної природи (Dainat et al., 2012a; Gregorc, Sampson, 2019; Traynor et al., 2020; Hristov et al., 2021).

Варооз – захворювання, спричинене кліщем *V. destructor*, – поширився Україною у 70-ті роки ХХ ст. Нині спостерігається високий ступінь інвазованості пасік у всіх фізико-географічних зонах (Маслій, 2009; Галатюк, Тушак, 2016; Назаренко, Євстаф'єва, 2019). Разом з тим, за результатами опитування після зимівлі 2015–2016 рр. від 4 % до майже 39 % бджолярів стверджували, що їхні пасіки розташовані на території, вільній від вароозу (Федоряк та ін., 2017). Достовірно більша частка таких респондентів утримує бджіл у зоні мішаних лісів.

Водночас понад 97 % бджолярів з цієї зони щорічно практикують лікування бджіл акарицидними препаратами і тільки 86 % попередньо регулярно моніторить ступінь вароозної інвазії. У решті фізико-географічних зон огляд колоній на предмет ураження кліщем *V. destructor* проводить від 58 % до 72 % респондентів, а противароозну обробку – від 66 % до 87 % пасічників.

Отримані результати дозволили зробити висновок про недостатню обізнаність бджолярів України стосовно прийомів і ефективних засобів профілактики вароозу. Тому у наступні моніторингові роки нами проведено просвітницьку роботу, яка охопила велику аудиторію респондентів. Ужиті заходи дали позитивний результат. Вже на п'ятий рік участі України у міжнародному моніторингу COLOSS частка респондентів, які практикують лікування бджіл без попередньої оцінки ступеня закліщованості вуликів значно знизилася і склала 16,4 % (Федоряк та ін., 2021b). Після зимівлі 2021–2022 рр. встановлено, що моніторинг ступеня закліщованості вуликів у різних фізико-географічних зонах проводять від 67 % до 88 % респондентів. Лікують бджіл від вароозу 96–100% опитаних бджолярів (рис. 9).

Явище безпідставного систематичного використання противароозних хімічних препаратів загострює проблему набуття *V. destructor* резистентності до діючих речовин у їх складі (Федоряк та ін., 2020). З цієї причини анкета містить перелік найчастіше вживаних противароозних заходів і хімічних акарицидів, а також опцію вибору місяців, коли бджоляр їх застосовує. Отримані дані проаналізовано на предмет можливого їхнього впливу на стан бджолиних колоній ().

За результатами опитування, найпопулярніший серед українських бджолярів метод боротьби з кліщем *V. destructor* – видалення запечатаного трутневого розплоду. Його одноразово або й кілька разів на рік застосовує майже 34 % респондентів. Процедура застосовується опитаними пасічниками переважно з кінця весни до середини літа, пік припадає на червень (рис. 10).

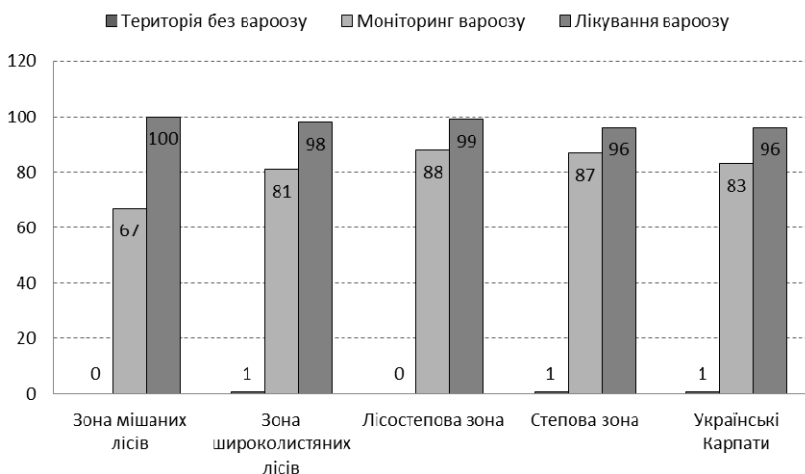


Рис. 9. Ситуація щодо вароозу в Україні після зимівлі 2021–2022 рр. за оцінками бджолярів.

Дієвість такого біотехнічного методу контролю закліщованості колоній досить висока, оскільки *V. destructor* уражає трутневий розплід у 8–10 разів частіше, ніж бджолиний (van der Steen, Vejsnaes, 2021). Водночас його розглядають як один із компонентів комплексної багатоступеневої схеми захисту колоній і рідко застосовують окремо від хімічної обробки вуликів (Wantuch, Tarpu, 2009; Schödl et al. 2022). Статистичний аналіз отриманих нами результатів не виявив достовірної відмінності втрат бджолиних колоній за умови використання методу видалення запечатаного трутневого розплоду і без його застосування (Таблиця 3).

Таблиця 3 (початок). Поширені в Україні препарати і методи боротьби з кліщем *Varroa destructor* і втрати бджолиних колоній за умови їх застосування або не застосування.

Препарати та методи	Частка бджолярів, яка застосовує метод чи препарат (%)	Утрати колоній при використанні [95 % СІ]	Утрати колоній без використання [95 % СІ]
Видалення трутневого розплоду	33,68	11,54 [9,51; 13,95]	11,05 [9,53; 12,78]
Інші хімічні препарати	16,40	8,25 [6,26; 10,79]	11,97 [10,52; 13,58]
Флуметрин (н-д, Байварол)	15,07	7,18 [5,4; 9,48]*	12,05 [10,62; 13,64]
Амітраз (у пластинах, н-д, Арівар)	11,67	7,72 [5,33; 11,04]	11,7 [10,34; 13,22]
Амітраз (обкурювання та аерозолі) (Біпін)	9,90	6,12 [4,14; 8,95]*	11,92 [10,55; 13,44]
Щавлева кислота – крапельно	9,45	11,53 [7,46; 17,4]	11,14 [9,85; 12,58]
Тау-флувалінат (н-д, Apistan)	8,71	8,20 [5,25; 12,6]	11,57 [10,24; 13,04]

Таблиця 3 (закінчення).

Тимол (н-д, Ariguard, Api Life Var)	8,57	12,33 [8,19; 18,15]	11,07 [9,78; 12,5]
Щавлева кислота – випаровування	8,42	8,80 [5,97; 12,8]	11,45 [10,12; 12,93]
Інші методи	6,65	5,97 [3,42; 10,21]*	11,76 [10,44; 13,23]
Мурашина кислота – короткостроково	5,17	10,24 [6,17; 16,53]	11,24 [9,95; 12,67]
Мурашина кислота – довгостроково	4,14	9,07 [4,91; 16,17]	11,28 [10; 12,7]
Гіпертермія	4,58	6,65 [3,14; 13,53]	11,44 [10,16; 12,87]
Молочна кислота	3,69	5,53 [2,9; 10,28]	11,49 [10,2; 12,92]
Кумафос (в пластинах, Checkmite+)	3,25	12,74 [7,54; 20,72]	11,11 [9,84; 12,53]
Інші біотехнічні методи	3,10	9,14 [4,22; 18,66]	11,26 [10; 12,67]
Препарати на основі щавлевої кислоти	2,51	8,83 [3,61; 20,02]	11,26 [9,99; 12,66]
Кумафос (н-д, Perizin)	1,77	10,91 [27,02; 35,07]	11,18 [9,94; 12,56]

Примітка: * – достовірна відмінність від втрат на пасіках, де не застосовували конкретний препарат / метод ($p \leq 0,05$).

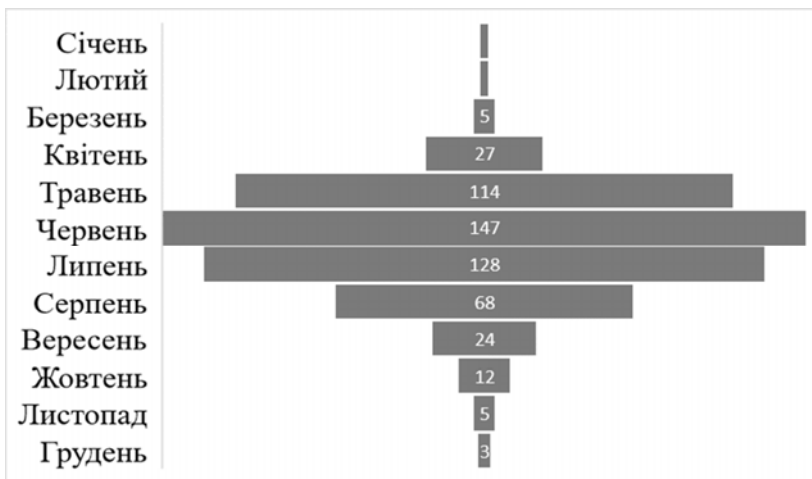


Рис. 10. Частота застосування методу видалення трутневого розплоду протягом року, абсолютні значення.

Закордонні бджільницькі практики часто передбачають суміщення видалення трутневого розплоду і обробки колоній органічними кислотами: шавелевою, мурашиною, оцтовою або молочною (Gregorc, Sampson 2019; van der Steen, Vejsnæs, 2021, Schödl et al., 2022). Зокрема, країни Скандинавії, Прибалтики і Центрально-Південної Європи віддають перевагу довготривалій обробці мурашиною кислотою, рідше – шавлевій і сумішам органічних кислот (Brodtschneider et al., 2022). У США застосування органічних кислот популярне серед бджолярів-аматорів, тоді як власники промислових пасік надають перевагу синтетичним хімічним акарицидам (Haber et al., 2019).

Українські бджолярі також широко використовують органічні кислоти, надаючи перевагу шавлевій крапельно (9,5 %) і випаровуванням (8,4 %). Ще 9,3 % респондентів застосовують мурашину кислоту та 3,7 % – молочну. Зауважимо, що 8,6 % при боротьбі з вароозом застосовують акарицидні препарати на основі тимолу – терпенового фенолу з

ефірної олії чебрецю. При цьому жоден з наведених методів не статистично достовірно не впливає на рівень зимових втрат бджолиних колоній (Таблиця 3).

Близько 5 % опитаних бджолярів вдаються до гіпертермії – 10–12-хвилинного утримання бджіл у термокамері за 46–48 °C (Приймак, 2003). Метод екологічний і досить ефективний, однак за порушення техніки виконання може травмувати бджіл: викликати опіки крил, гіпертермію, задуху. Ще 3 % респондентів вказали, що застосовують інші біотехнічні заходи, наприклад, застосування рамок-пасток, формування безрозплідних відводків, перетоплювання стільників тощо.

Сумарно 50 % бджолярів відзначили, що хоча би раз на рік застосовують противароозну обробку бджіл синтетичними ветеринарними препаратами. Із них на основі амітазу (у пластинах і обкурюванням) – 21,6 %, флуметрину – 15 %, тау-флувалінату – 8,7 %, кумафосу (крапельно і у пластинах) – 5%. При використанні флуметрин-вмісних акрицидів і препаратів на основі амітазу (у вигляді аерозолі або крапельно) показано достовірне зниження втрат бджолиних колоній (Таблиця 3). Статистично значуще зменшення зимових втрат удвічі встановлене й для варіанту відповіді «інші методи», обраної 6,7 % опитаних пасічників.

Багаторічні результати опитування практикуючих бджолярів показали, що спектр заходів, а особливо – хімічних препаратів, які вони застосовують, значно ширший, порівняно з іншими країнами-учасницями моніторингу COLOSS. Це спонукало нас провести додаткове дослідження сучасного українського ринку противароозних препаратів. Враховували результати анкетування, інформацію, наявну на спеціалізованих бджільницьких сайтах, а також асортимент інтернет-магазинів і ветеринарних аптек м. Чернівці.

Установлено, що у вільному продажі в Україні представлено понад 136 найменувань ветеринарних препаратів

різного хімічного складу у формі суспензій для розведення, готових розчинів, фумігаційних засобів (пластин, таблеток, шнурів), аерозолів (Федоряк та ін., 2021). У складеному переліку наявні як однокомпонентні, так і комбіновані препарати. Наприклад, рідина для фумігації Varachet-forte містить амітраз і тау-флувалінат, деревні смужки Ветфор® – флувалінат, амітраз, а також домішки ялицевої ефірної олії та диметил сульфоксиду, а деревні смужки Флуамі – флуметрин, амітраз, тимол і суміш ефірних олій коріандру, лаванди, розмарину, чебрецю. Тільки 40 % акарицидів (53 найменування) українського виробництва, решта – імпортовані з 20 країн. Виявлені препарати з аналогічним складом, але різними брендовими назвами, а також вароациди різного складу, але зі співзвучними або й ідентичними назвами. Не всі наявні на ринку засоби супроводжуються оригінальними упаковками, інструкцією зі застосування, інформацією щодо концентрації діючої речовини тощо. Така ситуація безпрецедентна серед європейських країн, де національні переліки дозволених до застосування противароозних препаратів рідко перевищують 5–12 найменувань.

Загрозливе становище, яке виникло в Україні на ринку противароозних, поглиблюється недостатньою обізнаністю окремих бджолярів. Результати моніторингу і додаткових співбесід показали, що не всі респонденти звертають увагу на хімічний склад вароациду, орієнтуючись лише за брендовою назвою і відгуками у бджільницьких спільнотах. Поодинокі відповіді свідчать про невиправдано часті (до 20 разів на рік) обробки пасік від кліща *V. destructor*. Тому, існує нагальна необхідність посилення державного контролю за ввезенням, поширенням і застосуванням синтетичних ветеринарних препаратів у галузі бджільництва.

Отже, за результатами восьмирічної участі у міжнародному моніторингу зимових втрат бджолиних колоній COLOSS

Україну віднесено до зони низького ризику. Щорічно національний рівень загальних втрат не перевищує середній у масштабах міжнародного моніторингу. Водночас, регіональний відносний ризик в окремих адміністративних областях може суттєво перевищувати середнє значення. Відмічено відмінності у структурі втрат колоній *A. mellifera* у різних фізико-географічних зонах України. Головна причина зимових втрат бджолиних колоній в Україні – смертність. Загибель колоній супроводжується різними симптомами, які виявляють зональну залежність. Показано вплив розміру пасіки на загальний рівень втрат.

Анкетування українських бджолярів щодо застосування противароозних заходів виявило недостатню обізнаність у питанні моніторингу ступеня закліщованості колоній. Як наслідок, обробка від кліща *V. destructor* в окремих випадках здійснюється без підстав. Респонденти вдаються до різних засобів лікування бджіл від вароозу: біотехнічних, хімічних із застосуванням органічних кислот і синтетичних речовин, народних методів. Встановлено безконтрольну торгівлю на території України акарицидами вітчизняного та закордонного виробництва. Не всі доступні бджолярам препарати сертифіковані та супроводжуються необхідною інформацією.

Список літератури

1. Галатюк, О. Є., & Тушак, С. Ф. (2016). Епізоотологічний моніторинг заразних хвороб медоносних бджіл у північно-західному регіоні України. *Наук. Вісн. НУБІП України. Сер.: Ветер. мед., я-ть і безп. прод. тварин-ва*, 237: 372–379.
2. Горніч, М. Л. (2017). *Підсадка і заміна бджолиної матки*. Київ. КП Редакція журналу «Дім, сад, город».

3. Дмитренко, А. (2016). Лісове бджільництво Правобережного Полісся України. *Матер. до укр. етнол.* 15: 69–82.
4. Коваленко, В. Л., & Романенко, Л. І. (2015). Ветеринарні препарати для профілактики та лікування інфекційних хвороб бджіл. *Бджільництво України. 1*: 41–46.
5. Лісогурська, Д., Адамчук, Л., Фурман, С., Лісогурська, О., & Чала, І. (2022). Органічне бджільництво: стан та перспективи в Україні. *Органічне виробництво і продовольча безпека*, 366–368.
6. Маслій, І. Г. (2009). Стан ветеринарно-санітарного благополуччя. *Пасіка. 5*: 11.
7. Міщенко, О., Литвиненко, О., Афара, К., & Криворучко, Д. (2020). Вплив структури гнізда і віку бджололиної матки на заготівлю бджолами білкового корму. *Вісн. аграр. науки*, 98(10): 27–32.
8. Назаренко, О. С., & Євстаф'єва, В. О. (2019). Поширення вароозу медоносних бджіл на території Полтавської області. *Вісн. ПДАА*, 2: 254–260.
9. *Національний атлас України*. (2007). К.: ДНВП «Картографія».
10. Остапенко, В. І. (2022). Конструктивні особливості вуликів у сучасному бджільництві України. *Вісн. Сум. нац. аграр. ун-ту. Сер. «Тваринництво»*, 1: 47–51.
11. Повозніков, М. Г., & Адамчук, Л. О. (2017). Актуальні проблеми розвитку галузі бджільництва. *Актуальні пробл. розв. галуз. тварин-ва та риб-ва*, 29–31.
12. Приймак, Г. М. (2003). *Бджільництво: запитання та відповіді*. Київ: УААН
13. Федоряк, М. М., Симочко, В. В., & Жук, А. В. (2018). *Фітосанітарна і ветеринарна безпека: теорія і практика*, Чернівці: Чернівець. нац. ун-т.

14. Федоряк, М.М., Тимочко, Л. І., Кульманов, О. М., Волков, Р. А., & Руденко, С. С. (2017). Моніторинг втрат колоній медоносних бджіл (*Apis mellifera* L.) в Україні після зимівлі 2015–2016 рр. *Ukr J Ecol*, 7(4): 604–613.
15. Федоряк, М. М., Тимочко Л.І., Кульманов О.М., ... & Легета, У., Холівчук, А. (2019). Результати щорічного моніторингу втрат бджолиних колоній в Україні: зимівля 2017–2018 рр. *Біологічні системи*, 11(1): 60–70.
16. Федоряк, М. М., Тимочко, Л. І., Шкробанець, О. О., ... & Легета, У. В., Зароченцева, О. Д. (2020). Результати стандартизованого опитування бджолярів щодо втрат колоній *Apis mellifera* L. в Україні після зимівлі 2018–2019 рр. *Вісник ХНУ імені В. Н. Каразіна серія «Екологія»*, 23: 124–138
17. Федоряк, М. М., Филипчук, Т. В., Жук, А. В., Тимчук, К. Ю., & Холівчук, А. М. (2021). Противороозні ветеринарні препарати на ринку України в контексті аналізу факторів ризику для медоносних бджіл. *Вісник ХНУ імені В.Н. Каразіна серія «Екологія»*, 23: 102–117.
18. Brodschneider, R., Brus, J., & Danihlík, J. (2019). Comparison of apiculture and winter mortality of honey bee colonies (*Apis mellifera*) in Austria and Czechia. *Agric Ecosyst Environ*, 274: 24–32.
19. Brodschneider, R., Gray, A., Adjlane, N., ... Charrière, J. D., & Danihlík, J. (2018). Multi-country loss rates of honey bee colonies during winter 2016/2017 from the COLOSS survey. *J Apic Res*, 57(3): 1460911.
20. Brodschneider R., Gray A., van der Zee R., ... Charrière, J. D., & Woehl, S. (2016). Preliminary analysis of loss rates of honey bee colonies during winter 2015/16 from the COLOSS survey. *J Apic Res*, 55(5): 1260240.
21. Brodschneider R., Schlagbauer J., Arakelyan I., ... & Brusbardis, V., Gray, A. (2022). Spatial clusters of *Varroa*

- destructor* control strategies in Europe. *J Pest Sci*, s10340-022-01523-2
22. Brown, P., Newstrom-Lloyd, L. E., Foster, B. J., Badger, P. H., & McLean, J. A. (2018). Winter 2016 honey bee colony losses in New Zealand. *J Apic Res*, 57(2): 1430980.
 23. Bruckner, S., Steinhauer, N., Rennich, K., ... Ellis, J. & D., Rangel, J. (2018). *United States honey bee colony losses 2017–2018* Preliminary results from the Bee Informed Partnership. *Bee Informed*.
 24. Castilhos, D., Bergamo, G. C., Gramacho, K. P., & Gonçalves, L. S. (2019). Bee colony losses in Brazil: a 5-year online survey. *Apidologie*, 50(3): 263–272.
 25. Currie, R. W., Pernal, S. F., & Guzmán-Novoa, E. (2010). Honey bee colony losses in Canada. *J Apic Res*, 49(1): 104–106.
 26. Dainat, B., Evans, J. D., Chen, Y. P., Gauthier, L., & Neumanna, P. (2012a). Dead or alive: Deformed wing virus and *Varroa destructor* reduce the life span of winter honeybees. *Appl Environ Microbiol*, 78(4): 981–987.
 27. Dainat, B., van Engelsdorp, D., & Neumann, P. (2012b). Colony collapse disorder in Europe. *Environ Microbiol Rep*, 4(1): 123–125.
 28. Decourtye, A., Mader, E., & Desneux, N. (2010). Landscape enhancement of floral resources for honey bees in agroecosystems. *Apidologie*, 41: 264–277.
 29. Erickson, M. M., & Salwei, M. L. (2020). *Comparison of plastic Apimaye hive with wooden Langstroth hive for improved winterizing efficiency and mite control*. University of Minnesota Digital Conservancy.
 30. Fedoriak, M. M., Angelstam, P. K., Kulmanov, O. M., Tymochko, L. I., Rudenko, S. S., & Volkov, R. A. (2019). Ukraine is moving forward from “Undiscovered honey land” to active participation in international monitoring of honey bee colony losses. *Bee World*, 96(2): 1554279

31. Genersch, E., von der Ohe, W., Kaatz, H., ... & Büchler, R., Rosenkranz, P. (2010). The German bee monitoring project: A long term study to understand periodically high winter losses of honey bee colonies. *Apidologie*, 41(3): 332–352
32. Giacobino, A., Molineri, A., Cagnolo, N. B., ... Salto, C., & Signorini, M. (2016). Queen replacement: the key to prevent winter colony losses in Argentina. *J Apic Res*, 55(4): 335–341.
33. Gray, A., Adjlane, N., Arab, A., ... Williams, A., & Brodschneider, R. (2022). Honey bee colony loss rates in 37 countries using the COLOSS survey for winter 2019–2020: the combined effects of operation size, migration and queen replacement. *J Apic Res*,: 2113329.
34. Gray, A., Adjlane, N., Arab, A., ... Zammit-Mangion, M., & Brodschneider, R. (2020). Honey bee colony winter loss rates for 35 countries participating in the COLOSS survey for winter 2018–2019, and the effects of a new queen on the risk of colony winter loss. *J Apic Res*, 59(5): 1797272.
35. Gregorc, A., & Sampson, B. (2019). Diagnosis of varroa mite (*Varroa destructor*) and sustainable control in honey bee (*Apis mellifera*) colonies-A review. *Diversity (Basel)*, 11(12): D11120243.
36. Haber, A. I., Steinhauer, N. A., & Vanengelsdorp, D. (2019). Use of chemical and nonchemical methods for the control of *Varroa destructor* (Acari: Varroidae) and associated winter colony losses in U.S. beekeeping operations. *J Econ Entomol*, 112(4): 1509–1525.
37. Hristov, P., Shumkova, R., Palova, N., & Neov, B. (2021). Honey bee colony losses: Why are honey bees disappearing? *Sociobiology*, 68(1): 5851.
38. Jacques, A., Laurent, M., Ribière-Chabert, M., ... & Bougeard, S., Chauzat, M. P. (2017). A pan-European epidemiological study reveals honey bee colony survival depends on beekeeper education and disease control. *PLoS One*, 12(3): 0172591.

39. Kimura, K., Yoshiyama, M., Saiou, K., Nirasawa, K., & Ishizaka, M. (2014). Examination of mass honey bee death at the entrance to hives in a paddy rice production district in Japan: The influence of insecticides sprayed on nearby rice fields. *J Apic Res*, 53(5): 599–606.
40. Koleoglu, G., Goodwin, P. H., Reyes-Quintana, M., & Guzman-Novoa, E. (2017). Effect of *Varroa destructor*, couding and Varroa homogenate on gene expression in brood and adult honey bees. *PLoS One*, 12: e0169669.
41. Krupke, C. H., Hunt, G. J., Eitzer, B. D., Andino, G., & Given, K. (2012). Multiple routes of pesticide exposure for honey bees living near agricultural fields. *PLoS One*, 7(1): 0029268.
42. le Conte, Y., Ellis, M., & Ritter, W. (2010). Varroa mites and honey bee health: Can Varroa explain part of the colony losses? *Apidologie*, 41: 353–363.
43. Lund, J. (2020). *How to Autopsy a Honey Bee Colony*. Maine.
44. Oberreiter, H., & Brodschneider, R. (2020). Austrian COLOSS survey of honey bee colony winter losses 2018/19 and analysis of hive management practices. *Diversity*, 12(3): 99.
45. Oldroyd, B. P. (2007). What’s killing American honey bees? *PLoS Biol*, 5(6): 0050168.
46. Oruç, H. H., Çayci, M., & Sariyev, R. (2020). sudden and prevalent deaths of foraging honey bees in early spring during sowing of clothianidin coated maize seeds between 2013 and 2018 in Turkey. *J Apic Sci*, 64(1): 67–76.
47. Popovska, Stojanov, D., Dimitrov, L., ... Andonov S., & Brodschneider R. (2021). Direct economic impact assessment of winter honeybee colony losses in three european countries. *Agriculture (Switzerland)*, 11(5): 11050398.
48. Quarles, W. (2011). Pesticides and honey bee death and decline. *IPM Practitioner*, 33(1): 1–20.
49. Ratnieks, F. L. W., & Carreck, N. L. (2010). Clarity on honey bee collapse? *Science*, 327(5962): 152–153.

50. Schödl, I., Odemer, R., Becher, M. A., ... Grimm V., & Groeneveld J. (2022). Simulation of Varroa mite control in honey bee colonies without synthetic acaricides: Demonstration of good beekeeping practice for Germany in the BEEHAVE model. *Ecol Evol*, 12(11): e9456.
51. Seitz, N., Traynor, K. S., Steinhauer, N., ... Pettis, J. S., & van Engelsdorp, D. (2015). A national survey of managed honey bee 2014–2015 annual colony losses in the USA. *J Apic Res*, 54(4): 292–304.
52. Sperandio, G., Simonetto, A., Carnesecchi, E., ... Tosi, S., & Gilioli, G. (2019). Beekeeping and honey bee colony health: A review and conceptualization of beekeeping management practices implemented in Europe. *Sci Total Environ*, 696: 133795.
53. St. Clair, A. L., Beach, N. J., & Dolezal, A. G. (2022). Honey bee hive covers reduce food consumption and colony mortality during overwintering. *PLoS One*, 17(4): e0266219.
54. Tang, J., Ma, C., Shi, W., Chen, X., Liu, Z., Wang, H., & Chen, C. (2020). A national survey of managed honey bee colony winter losses (*Apis mellifera*) in China (2013-2017). *Diversity*, 12(9): 318.
55. Topolska, G., Gajda, A., & Imińska, U. (2018). Temporal and spatial patterns of honeybee colony winter losses in Poland from autumn 2006 to spring 2012; survey based on self-selected samples. *J Apic Sci*, 62(1): 121–134.
56. Traynor, K. S., Mondet, F., de Miranda, J. R., ... Chantawannakul, P., & McAfee, A. (2020). *Varroa destructor*: A complex parasite, crippling honey bees worldwide. *Trends Parasitol*. 36: 592–606.
57. van der Steen, J., & Vejsnæs, F. (2021). Varroa control: A brief overview of available methods. *Bee World*, 98(2): 50–56.
58. van der Zee, R., Brodschneider, R., Brusbardis, V., ... Coffey, M. F., & Gray, A (2014). Results of international standardised

- beekeeper surveys of colony losses for winter 2012-2013: Analysis of winter loss rates and mixed effects modelling of risk factors for winter loss. *J Apic Res*, 53(1): 19–34.
59. van der Zee R., Pisa L., Andonov, S., Brodschneider R., ... Chlebo, R., & Wilkins, S. (2012). Managed honey bee colony losses in Canada, China, Europe, Israel and Turkey, for the winters of 2008-9 and 2009-10. *J Apic Res*, 51(1): 100–114.
 60. vanEngelsdorp D., Caron D., Hayes J., ... Rennich, K., & Bee Informed Partnership. (2012). A national survey of managed honey bee 2010-11 winter colony losses in the USA: Results from the Bee Informed Partnership. *J Apic Res*, 51(1): 115–124.
 61. Wantuch, H. A., & Tarpy, D. R. (2009). Removal of drone brood from *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) colonies to control *Varroa destructor* (Acari: Varroidae) and retain adult drones. *J Econ Entomol*, 102(6): 2033–2040.

РОЗДІЛ 6.

ПІДВИДИ ТА РАСИ БДЖОЛИ МЕДОНОСНОЇ НА ТЕРИТОРІЇ УКРАЇНИ

В.Ф. Череватов, О.В. Череватов, Р.А. Волков

Бджоли роду *Apis* (родина Apidae) виникли близько 70-100 млн. років тому від хижих ос, які перейшли на живлення квітковим нектаром. Пізніше у зв'язку із похолоданням клімату з'явилися види, які почали будувати гнізда в захищених місцях (дупла дерев, щілини скель тощо). До таких видів належать, зокрема, *Apis mellifera* L. (західна медоносна бджола) та *A. cerana* Fab. (воскова або східна медоносна бджола) (Michener, 2007).

Предки *A. mellifera* із південної Азії розселилася по території Близького Сходу, Африки та Європи. При цьому вид зазнав інтенсивної адаптивної радіації, яка призвела до виникнення щонайменше 30 підвидів, що належать до п'яти основних еволюційних ліній (гілок) – А, С, М, О, Y та Z (Ruttner, 1988; Franck et al., 2001; Whitfield et al. 2006; Alburaki et al. 2013; Meixner et al. 2013; Wallberg et al. 2014; Pentek-Zakar et al., 2015). Після останнього льодовикового періоду на території України сформувались ареали трьох підвидів *A. mellifera*. Так, північну частину країни займає підвид *A. mellifera mellifera* L., західну – карпатський екотип підвиду *A. mellifera carnica* Pollmann, а центральну, східну та південну – підвид *A. mellifera macedonica* Ruttner (Ruttner, 1988). Унаслідок адаптації до локальних умов довкілля ці підвиди набули специфічних рис організації, біології, поведінки із своїми недоліками та

перевагами з точки зору їх практичного використання. Вважається, ці три підвиди представлені в Україні трьома расами (або породами) – Темною європейською, Карпатською та Українською степовою, відповідно. Крім того, у ХХ ст. в Україну для здійснення селекційної роботи завозились такі підвиди, як *A. mellifera caucasica* Pollmann і *A. mellifera ligustica* Spinola. Процес несанкціонованої інтродукції неаборигенних підвидів медоносної бджоли продовжується і сьогодні.

Різноманіття *A. mellifera*, яке на сьогодні спостерігається в Україні, недостатньо відображено в сучасній науковій літературі. Виходячи із цього, метою нашої роботи було узагальнення характеристик підвидів і рас/порід бджоли медоносної на основі як літературних та інтернет-джерел, так і власного досвіду авторів, усних повідомлень селекціонерів, професійних пасічників і маткарів, які мають величезний досвід практичної роботи з бджолами.

Аборигенні підвиди

Apis mellifera mellifera L. (Темна європейська раса / порода, syn.: поліська, темна лісова, або середньоросійська бджола) – типовий підвид, який належить до еволюційної гілки М (Fan Nan et al, 2012). Вважається, що він походить від північно-африканської чорної, так званої тельської бджоли (*Apis mellifera intermissa*). Згідно гіпотези Рутнера (Ruttner, 1988) в результаті експансії через піренейський півострів природнім ареалом цього підвиду стала практично вся північ Європи. Отже, цей підвид є аборигенним для Франції, Швейцарії, північних та західних схилів Австрійських Альп, Англії, Данії, Голландії, Бельгії, Німеччини, Скандинавських країн, Польщі, Прибалтійських країн, Білорусі, Півночі України та півночі Росії. На жаль, не в усіх країнах збереглись популяції цих бджіл із відносно чистим генофондом

(Pyasov et al, 2011). Згідно з молекулярно-генетичними дослідженнями найбільш близьким до *A. m. mellifera* є підвид *A. m. iberiensis*, який зустрічається на території Іспанії та Португалії (Chávez-Galarza et al, 2013).

Бджоли *A. m. mellifera* найбільші за розміром у порівнянні з бджолами будь-яких інших порід. Маса молодої бджоли при виході з лялечки становить близько 100 – 110 мг. Забарвлення тіла темно-сіре, без будь-якої жовтизни. Від бджіл інших підвидів і рас, що зустрічаються в Україні, відрізняється найкоротшим хоботком – 5,9–6,35 мм, найнижчим тарзальним індексом (широколапості) і найвищим кубітальним. Відстань між виступами на передньому краї третього тергіта – 5 мм, довжина правого переднього крила – 9,35–9,50 мм, ширина – 3,26 мм. Бджоли надзвичайно злобливі, мало схильні до бджолиних крадіжок, свої гнізда від бджіл–зłodійок захищають погано, сильно збуджуються при розбиранні гнізд (збуджено бігають на стільниках, вийнятих з вуликів для огляду, і повисають гронами на нижніх брусках рамок цих стільників, іноді «висипають» з вулика, що сильно ускладнює пошук матки) (Поліщук & Гайдар, 2008).

Бджоли цієї породи будують стільники винятково високої якості, не з'єднують їх один з одним восковими перемичками, запечатують мед білою («сухою») печаткою, у гніздо приносять мало прополісу. Недостатньо заповзятливі в знаходженні джерел корму і дуже повільно переключаються з гірших джерел на кращі. Установлено, що при виставці на точку для «осушення» стільників після відкачування меду, першими з'являються кавказькі бджоли, дуже швидко забирають усі залишки меду і тут же зникають. Темні європейські бджоли з'являються лише тоді, коли кавказькі закінчують збирати мед, і дуже довго кружляють на цьому місці після того, як бджоляр прибере сухі стільники. Така «прихильність» до виявлених джерел корму може бути як корисною (суцільний масив сильних

одночасно зацвітаючих і відцвітаючих медоносів), так і вкрай небажаною (порівняно слабкі, не сконцентровані в просторі і в часі джерела нектару). Монофлорні джерела використовують ефективніше поліфлорних. При настанні медозбору мед складають спочатку в магазинну частину гнізда, а тільки потім – у розплодну, тому обмежують вирощування розплоду тільки при настанні головного медозбору. Підтримуючий медозбір у першу половину сезону не обмежує, а стимулює вирощування розплоду. При відсутності матки бджоли цієї породи набагато довше інших порід не стають трутовками. У зимовий період концентрація CO₂ в клубі бджіл підтримується на дуже високому рівні – близько 4%, що сильно знижує їх активність і забезпечує стан глибокого спокою. Саме з цієї причини Темні європейські бджоли набагато менше, ніж бджоли інших рас (порід), реагують на різкі зміни температури повітря в зимівнику, не порушуючи при цьому щільну структуру клубу (навіть при підвищенні температури повітря в зимівнику до 4–5°C сидять абсолютно тихо, тоді як кавказькі бджоли вже при цьому «вирують»).

Весняний розвиток бджолиних сімей *A. m. mellifera* починається дещо пізніше, ніж у південних рас, протікає досить інтенсивно і закінчується приблизно десь у середині червня. Плодючість маток висока – в пору інтенсивного весняного розвитку досягає 2 тис. і більше яєць (по деяких джерелах зверх 3 тис.) на добу. Це найвищий показник серед аборигенних рас бджоли медоносної в Україні. Темні європейські бджоли схильні до роїння – в роївовий стан протягом сезону переходить до 50% і більше бджолиних сімей. Перебуваючи в роївовому стані, набагато сильніше від інших порід знижують темпи використання підтримуючого медозбору, будівництва стільників і вирощування розплоду. За допомогою відомих прийомів перевести бджіл з роївового стану в робочий практично неможливо. Таке «перемикання» досягається лише в результаті

виходу рою—перваку і зриву всіх маточників, крім одного, або настання сильного медозбору (до 2,5 – 3 кг в день).

Ці бджоли перевершують по медопродуктивності бджіл інших рас в умовах сильного стійкого медозбору з липи, гречки та деяких інших медоносів (наприклад, вересу). Набагато гірше інших порід використовують медозбір з фацелії і бобових культур. В умовах поліфлорного, а також будь-якого слабкого і недостатньо стійкого медозбору вони помітно поступаються за продуктивністю Сірій гірській кавказькій та іншим расам. За кількістю заготівлі перги і воскопродуктивністю ці бджоли перевершують усі інші раси бджіл України.

Сім'ї цієї раси бджіл, будучи завезеними в південні райони з сухим, жарким кліматом, не можуть довго жити там у цих умовах, досить швидко слабшають і зазвичай ще до кінця сезону припиняють своє існування. Переваги та недоліки темної європейської раси бджіл наведені в табл. 1.

Схрещування цієї раси з іншими високопродуктивними, південними породами дозволяє отримувати сильні, витривалі і високопродуктивні сім'ї I-го покоління (Ruttner, 1988; Ильясев, 2006; Савушкина, 2006).

Apis mellifera macedonica Ruttner (Українська степова раса / порода) – підвид бджоли медоносної, який належить до еволюційної гілки C (Fan Han et al, 2012), предки якої потрапили у Європу із близького Сходу через Балканський півострів. Ізольовані протягом близько 6 тис. років, популяції бджоли медоносної на території Європи після останнього льодовикового періоду набули морфологічних генетичних та біологічних відмінностей в різних природніх умовах існування. Ці відмінності були настільки суттєвими, що утворилась ціла група не тільки екотипів, але і підвидів (*A. mellifera carnica* Pollmann, *A. mellifera cecropia* Kiesenwetter, *A. mellifera ligustica* Spinola, *A. mellifera macedonica* Ruttner тощо). *A. m. macedonica* зустрічається на території республіки Македонія, півночі Греції

та Болгарії, півдні Румунії, півдні та в центрі України, південному заході Росії. Місце проживання – лісостепові, степові фізико–географічні райони (Череватов та ін. 2014, 2015).

Таблиця 1. Позитивні та негативні якості Темної європейської раси / породи бджіл

№	Переваги	Недоліки
1.	добре пристосовані до умов лісових просторів	підвищена агресивність
2.	висока здатність до безобльотного періоду під час зимівлі (до 6 міс.)	повільний весняний розвиток
3.	висока плодючість маток	низька медопродуктивність на поліфлорному взятку
4.	мало схильні до бджолиних крадіжок	пошукова здатність нових медоносних угідь невисока
5.	висока медопродуктивність на монофлорному взятку	висока рійливість, вивести із якої практично неможливо
6.	зрілий мед запечатують "сухою" білосніжною печаткою	

Забарвлення особин сіре, як у темної лісової породи. Зустрічаються особини, у яких перші три кільця черевця мають блідо–жовте забарвлення, тіло густо вкрите волосками (Pauly, 2015). Пасічники центральної та східної України, родини яких із покоління в покоління, займались пасічникуванням, стверджують, що жовтизна була характерною ознакою для бджіл їх місцевості. Довжина хоботка 6,3–6,6 мм. Вага одnodенної бджоли – 105 мг., неплідної матки – 180 мг., плідної – 200 мг. Добова яйценосність маток до 2000 тисяч штук;

прекрасно нарощує силу до основного медозбору з білої акації, гречки, липи та інших медоносів, і в кінці літа при підготовці до зимівлі. Розвиток сімей навесні дещо повільний, у прохолодну погоду не літають.

Українські степові бджоли схильні до роїння, але набагато менше, ніж Темні європейські: на відміну від останніх вони легко виходять із ройового стану за допомогою загальноприйнятих протироевих прийомів. Відрізняються від них і іншими проявами рійливого інстинкту. Наприклад, якщо у *A. m. mellifera* рій-первак виходить в день запечатування першого ройового маточника або на другий день після цього, то у бджіл Української степової породи тільки на третій день.

Українські степові бджоли набагато легше, ніж Темні європейські, переключаються з ройового стану в робочий (для цього іноді буває достатньо зірвати всі ройові маточники і розширити гніздо, поставивши додатковий корпус або магазинну надставку), але гірше, ніж Темні європейські, борються з восковою міллю (Багрій, 2006).

У спекотну погоду Українські степові бджоли викучуються під льотком вулика «шапкою», тоді як Сірі гірські кавказькі в цьому випадку розосереджуються по дну і стінках у середині вулика і посилюють вентиляцію гнізда.

Поведінка бджіл при відкриванні гнізда помірно агресивна, при огляді гнізда спокійна, але поступається в миролюбності Сірим гірським кавказьким бджолам. Кількість прополісу, принесеного у гніздо помірна. Українські степові бджоли добре використовують середній по силі медозбір, але не активні при слабкому медозборі, мед печатають білою (сухою) печаткою, добре освоюють надставки і додаткові корпуси. У погану погоду за нектаром не вилітають. У середину лісових масивів не заходять. Добре нарощують силу до основного

медозбору з соняшнику, гречки тощо, що особливо добре для України, а також якщо є великі площі олійних, круп'яних, технічних культур і садів, які потребують запилення. За деякими даними здатні збирати нектар на відстані до 5 км від пасіки.

Наприкінці літа та на початку осені Українські степові бджоли зосереджують мед в центральні частині гнізда (яка раніше була зайнята розплодом), переносячи його туди із маломедних і крайніх рамок. У результаті зимостійкість досить висока, майже така ж, як у Темних європейських бджіл. Стійкість до захворювань (нозематоз, гнилець) у чистопородних Українських степових бджіл висока, витрати корму взимку низькі. Добре захищають гніздо, не схильні до злодійства. Здатність до заготівлі пилку низька. Добре переносять транспортування, що дозволяє активно використовувати бджіл цієї раси на кочівлях, збільшуючи медозбір.

Медова продуктивність бджіл Української степової породи становить 30 – 40 кг. Багато пасічники повідомляють про медозбори в 80 кг і навіть до 120 кг (Поліщук & Гайдар, 2008; Метлицька та ін., 2012). Переваги та недоліки бджіл Української степової наведені в табл. 2.

Apis mellifera carnica Pollmann, карпатський екотип (Карпатська раса / порода) – представник підвиду, який належить до еволюційної гілки С (Fan Nan et al, 2012). Під час останнього льодовикового періоду цей підвид зберігся в Альпах. Післяльодовикові умови сприяли утворенню великої кількості екотипів і рас. Одним із найбільш східних став карпатський екотип (Cherevatov, 2019), селекцією якого останні кілька десятиліть займаються в Закарпатській області України.

Виділяють чотири типи карпатських бджіл: Вучківський, Говерла, Рахівський та Синевир (Гайдар, 2006; Пилипенко, 2019).

Таблиця 2. Позитивні та негативні якості Української степової раси / породи бджіл.

№	Переваги	Недоліки
1.	добре пристосовані до умов степових просторів і видобутку взятку з різнотрав'я	бджоли рійливі, за сезон сильна сім'я може відпустити 2–3 роя, маточників закладає до 30 штук
2.	бджоли енергійні і витривалі, здатні долати великі відстані при медозборах	пошукова здатність нових медоносних угідь невисока
3.	завдяки працьовитості "українки" можуть використовувати короткий період головного медозбору, щоб заготовити 50–80 кг меду	погано приймають маток, що підсаджуються
4.	порода помірно миролюбна, особини спокійні при розбиранні гнізда, добре захищають гніздо від злодійок	"українки" схильні до неохайності, що сприяє розмноженню воскової молі, до якої у породи виробилися байдужість і безпорадність
5.	активно будують правильні стільники, зрілий мед запечатують "сухою" білосніжною печаткою	у пошуках нектару не заходять у лісові масиви
6.	важливим для степової раси є здатність в умовах українського клімату переносити зимівлю на волі	
7.	перед зимівлею зосереджує мед в центральній частині гнізда раніше зайняті розплодом	
8.	в чистоті раса стійка проти хвороб бджіл: нозематозу і гнильців	

Бджоли типу *Вучківський* характеризуються певними величинами породовизначальних ознак (Керек & Рубан, 2020). Робочі особини сріблясто-сірі, дуже миролюбні, печатка меду біла (суха) суцільна, добре зимують, характеризуються підвищеною стійкістю до проносних захворювань, малорійливі, збирають нектар із низьким вмістом цукрів; інтенсивний розвиток сімей починається рано весною. Для маток характерна висока яйценосність (1800–2400 яєць за сутки), що забезпечує нарощування сили бджолиних сімей до медозбору з ранніх медоносів (садові, кульбаба, вербові, біла акація, ріпак озимий тощо). При сприятливих умовах під час збирання нектару із сильних медоносів продуктивність сімей типу *Вучківський* досягає 80–100 кг меду за сезон, а в окремі роки до 130 кг.

Робочі бджоли типу *Говерла* виділяються дещо більшими розмірами тіла. Так, вони мають достовірно більший хоботок ($M=6,85$ мм), а це деякою мірою вказує на високу їх ефективність як запилювачів рослин з глибоким заляганням нектару. Робочі бджоли і трутні мають однакове темне забарвлення тергітів черевця, тоді як в маток воно більш різноманітне – від темного до світло-коричневого. Товарний вихід меду по пасіках на сім'ю даного типу коливається від 63 до 86 кг.

Робочі особини і трутні типу *Рахівський* мають однотипне забарвлення тіла та за породовизначаючими ознаками відповідають найвищим вимогам стандарту до Карпатської породи бджіл (Мерцин, 2006). За цими ознаками вони знаходяться на рівні з раніше відселекціонованими типами *Вучківський* та *Говерла*. Зазначимо, що у робочих бджіл створеного типу колір опушення тергітів черевця дещо відмінний від бджіл, наприклад, типу *Вучківський*: якщо в останніх він світло-сірий, то в перших – тьмяно-сірий. У другій половині активного періоду, за відсутності у природі медозбору, бджолині матки скорочують відкладання яєць, чим досягається

економне витрачання кормів, а тимчасове незначне їх послаблення компенсується бурхливим надраннім весняним розвитком, тому нерідко весною при першому огляді сімей у гніздах буває бджіл більше, порівняно з тим, як вони йшли в зиму.

На сьогодні завершено створення ще одного типу карпатських бджіл – *Синевир* (Папш та ін., 2015), бджоли якого мають характерні для чистопородних карпатських бджіл величини породовизначальних ознак, а саме: кубітальний індекс 2,65; дискоїдальне зміщення позитивне у 98,5% випадків; випукла форма крайньої межі воскового дзеркальця п'ятого стерніта у 100% випадків, довжина хоботка 6,57 мм (Lim 6,44–6,67). Бджоли сірі, або сріблясто-сірі; миролюбні, або під час закінчення медозбору чи зміни погоди помірно миролюбні; печатка меду біла (суха) суцільна; мають підвищену зимостійкість. Яйценосність маток висока (1850–2500 яєць на добу). За сприятливих умов за збирання нектару з сильних медоносів продуктивність сімей становить 60–80 кг меду за сезон, а окремими роками – 100 кілограмів і більше (Сахацький та ін., 2012; Новини НААН України, 2020).

У цілому карпатських бджіл можна охарактеризувати такими ознаками: зона природного проживання – Карпати; колір тіла бджіл сірий. За екстер'єрним ознаками бджоли Карпатської породи близькі до Українських степових. Довжина хоботка робочої бджоли 6,3–7,0 мм, ширина третього тергіта 4,8 мм, маса одноденних робочих бджіл 110 мг, маса неплодної матки 185 мг, плідної – 205 мг. Плодючість матки 1200–2000 яєць на добу в період найбільш інтенсивного весняного розвитку сімей.

Головна особливість Карпатської раси – здатність у більш ранньому віці (в порівнянні з іншими расами) приступати до льотно-збиральної роботи. Крім того, карпатські бджоли збирають нектар з низьким вмістом цукрів. Карпатська раса

бджіл придатна для запилення рослин у теплиці. Бджоли відрізняються винятковою миролюбністю, при огляді гнізда залишаються спокійними, малорійливі, зимостійкі.

Медова продуктивність бджолиних сімей 30–40 кг, деякі бджоларі повідомляють про продуктивність до 80 кг. Карпатська порода бджіл має другий за довжиною хоботок (6,3–7,0 мм), поступаючись лише Сирійській кавказькій бджолі, що дозволяє їй добре запилювати бобові культури. Печатку меду роблять білу, гніздо прополісують помірно, добре освоюють верхні корпуси та надставки, добре переносять транспортування, з цієї причини Карпатська порода бджіл придатна для кочового бджільництва.

Відмінною рисою Карпатської породи бджіл є миролюбність, що дозволяє оглядати сім'ї без димаря, при цьому бджоли сидять на стільниках спокійно і продовжують працювати. З цієї причини Карпатська раса бджіл зручніша, для розведення на присадибних ділянках. Карпатські бджоли дуже заповзятливі в знаходженні джерела взятку і добре використовують навіть слабкий медозбір на відміну від Темних європейських не приходячи в ройовий стан, але при відсутності медозбору рійливість висока, в сприятливі роки в ройовий стан приходить близько 2% сімей на пасіці. Одне з безперечних переваг Карпатської бджоли – це можливість приступати до збирання на початку весни в ранньому віці молодих особин (Требик, 2024).

Добре перемикається з одного джерела взятку на інший, у погану погоду за взятком не вилітає. Воскопродуктивність цієї породи знаходиться на третьому місці після Темної європейської та Італійської рас бджіл; стільники відбудовує добре навіть при невеликому підтримуючому весняному медозборі. Добре захищає гніздо, але при цьому сама схильна до крадіжок. Не відрізняється великою здатністю до заготівлі

пилку. Негативна властивість Карпатської раси – байдуже ставлення бджіл до воскової молі, тому при утриманні цієї породи необхідно звертати більш серйозну увагу на боротьбу з цим шкідником стільників.

Отже, Карпатська порода бджіл добре підходить для використання в теплицях, павільйонах, на місцевості зі слабким медозбором, де немає стійкого цвітіння сильних медоносів, на місцевості з щільним заселенням (садові кооперативи, міське бджільництво і т. д.), а також для кочового бджільництва. Переваги та недоліки цієї породи наведені в табл. 3.

Карпатська раса бджіл змогла прижитися в різних кліматичних зонах: від Сибіру до Південних широт, і це все завдяки своїм господарським корисним характеристикам, за що отримала велике визнання серед бджолярів. В Україні репродукцією бджіл Карпатської породи в основному займаються на Закарпатті.

Завезені в Україну підвиди та раси медоносної бджоли

Apis mellifera remipes Gerstaecker (Жовта кавказська раса / порода) – підвид еволюційної гілки О (Fan Han et al, 2012). Зустрічається в низинних районах Грузії, Вірменії, Азербайджану, Ірану, Краснодарського та Ставропольського країв Росії та районів, прилеглих до Кавказського горного масиву, басейну Каспійського моря (Ruttner, 1988). Ця порода активно завозилась на територію України в радянські часи.

Бджоли Жовтої кавказської породи мають сіре забарвлення з чіткими, червонуватими кільцями. Хоботок трохи коротший, ніж у Сірих кавказьких бджіл (6,5–6,9мм), однак також працюють на червоній конюшині. Вага одnodенної бджоли становить 90 мг., неплідної матки 180 мг., плідної 200 мг. Плодючість матки сягає 1100–1700 яець на добу. Матки часто сіють розплід у нижній частині стільника.

Таблиця 3. Позитивні та негативні якості Карпатської раси / породи бджіл

№	Переваги	Недоліки
1.	Мед в сотах має гарний товарний вигляд за рахунок «сухої» білої печатки меду	При тривалій зимівлі на Півночі в найбільш холодні роки сім'ї можуть загинути
2.	Бджоли миролюбні під час огляду сидять спокійно на рамках	Підвищена озлобленість при утриманні у північних регіонах
3.	Карпатська раса бджіл не сильно поступається Темним лісовим бджолам по зимостійкості	Малочисельні відводки, які злітають при відсутності позитивної тенденції нарощування кількості бджіл
4.	Бджоли з настанням весни починають інтенсивно розвиватися, у них висока працездатність по заготівлі перги і меду, для відшукування нових джерел кормів докладають багато зусиль	
5.	Бджоли здатні часто проводити «тиху» зміну своїх маток. У родині досить довгий час живуть по дві матки, що дозволяє пасічнику рідше оглядати бджолині гнізда, а таке «співжиття» допомагає родині не залишитися без бджолиної матки, що у Карпатській породі трапляється досить рідко	
6.	Бджолині сім'ї запрополюють свої житла, особливо добре вони це роблять у важких умовах Півночі	

Жовті кавказькі бджоли добре пристосувались до умов м'якого, теплого клімату і нетривалого безоблітного зимового періоду. У природних умовах здійснюють часто зимові обльоти при 6–8°C, тому в більш північних районах зимують погано. Споживання меду взимку низьке. Відрізняються підвищеною чутливістю до падевого токсикозу, нозематозу і європейського гнильцю. Жовті кавказькі бджоли ранньою весною активно нарощують силу.

Жовті кавказькі бджоли – надзвичайно схильні до роїння, при цьому вони закладають багато роївових маточників. Можуть відпустити до 10 роїв і закладають до 100 маточників. Незважаючи на це часто спостерігається тиха зміна маток. За даними деяких бджолярів у рої може бути кілька маток, після заходу рою у вулик бджоли залишають тільки кращу матку, вбиваючи всіх інших. Навіть невеликі рої мають велику життєву силу.

Тиха зміна і співжиття маток, особливо в хорошій за умовами медозбору рік, досягають у сімей бджіл цієї породи 40% від їх загальної чисельності. Робочі бджоли за відсутності матки швидко виводять трутівку. У цих випадках ускладнюється робота з підсаджування маток (іноді вбивають до 4–5-ти маток поспіль). Сім'ї виганяють трутнів відразу ж після закінчення головного медозбору, тоді як Сірі гірські кавказькі бджоли роблять це восени.

Жовті кавказькі бджоли миролюбні, при огляді гнізда не «перетікають», матка роботу не припиняє. Інтенсивно приносять прополіс у гніздо, мають темну ("мокру") печатку меду, характерну і для Сірої гірської кавказької раси бджіл. Схильні до крадіжок і здатні нападати на інші родини. Гніздо захищають слабо.

Жовті кавказькі бджоли у сприятливих умовах збирають багато меду, добре заготовляють пилок і прополіс. Мало виділяють воску. Жовті кавказькі бджоли швидко переключаються з одного

взятку на інший, добре працюють в погану погоду. Легко переносять підвищену температуру повітря, задовільно переносять транспортування.

За деякими біологічним і господарсько корисним ознаками вони вигідно відрізняються від інших порід. Ця раса являє цінність для селекції і виведення нових ліній. У чистоті вона зустрічається на незначній території (Flexi, 2024)

Apis mellifera caucasica Pollmann (Сіра гірська кавказська, або кавказська медоносна раса / порода) Підвид еволюційної гілки О (Fan Nan et al, 2012). Широко районувалась в радянські часи, по всі території України, окрім Львівської, Івано–Франківської, Чернівецької та Закарпатської областей.

Ця порода більше за всіх інших диференційована на безліч екотипів (популяцій) (мегрельську, абхазьку, гурійську, імеретинську, кахетинську, вірменську, кабахтапінську, земо–сванетську і т. п.). Західні екотипи, що тяжіють до Чорного моря, відрізняються від східних більшою довжиною хоботків і дещо меншими розмірами тіла.

За поширеністю на території земної кулі та популярністю порода займає друге місце у світі після Італійської. За своїми ознаками має чимало спільного з країнською расою (Baum et al., 2005, Ruttner, 1988).

За миролюбство і довжину хоботків (6,7–7,25 мм) Сірі гірські кавказькі бджоли займають перше місце у світі. У чистопородних бджіл забарвлення тіла чисто–сіре зі сріблястим відтінком. За розмірами тіла ці бджоли найдрібніші серед інших порід бджіл: маса тіла молодой бджоли при виході з лялечки становить 80–90 мг. Від Темних європейських бджіл відрізняються більш високим тарзальної індексом і більш низьким кубітальним.

При огляді гнізд Сірі гірські кавказькі бджоли продовжують роботу, а матки – відкладання яєць. Інтенсивно носять прополіс у свої гнізда, скріплюють восковими

перемичками сусідні стільники. Печатка меду темна («мокра»). Перевершують інші породи бджіл по схильності до бджолиних крадіжок (але менш воровиті, ніж Італійська порода), проте енергійно захищають свої гнізда від бджіл–зłodійок (Поліщук & Гайдар, 2008).

Відрізняються винятковою заповзятливістю у знаходженні нових джерел корму і швидкості перемикування з гірших джерел на кращі. Повертаючись до вулика, не роблять зигзагів перед ним і не скупчуються на прилітній дошці, а «відразу» влітають у льоток. За тривалістю життя перевершують Італійських і Країнських бджіл. Вилітають на медозбір і при більш низькій температурі, ніж бджоли інших порід. При настанні медозбору мед складають спочатку в розплідне гніздо, а потім в додатковий корпус і магазинні надставки, що призводить до суттєвого обмеження вирощування розплоду. До того ж ця властивість дозволяє їм добре забезпечити гніздо кормом для зимового періоду (Марко, 2016).

Окремі свідчення вказують на здатність цього підвиду, при сильному медозборі, вилітати за взятком місячної ночі.

A. m. caucasica – мабуть єдиний підвид, який має два піки нарощування чисельності робочих бджіл: весняний і пізнолітній. Перший, як і у всіх інших бджіл, необхідний для забезпечення сім'ї кормами на зиму; друга хвиля нарощування особин слугує для забезпечення потужного клубу в зиму.

Бджоли набагато сильніше, ніж інші, обмежують вирощування розплоду при настанні медозбору, тому в тих районах, де спостерігається лише один порівняно ранній і нетривалий головний медозбір, вони перевершують по медпродуктивності всі інші породи. У тих місцевостях, де буває два головних медозбори, наступаючих один за одним (або де перевозять бджіл на другий медозбір в інший район), вони істотно поступаються за медпродуктивністю іншим породам.

При перевезенні пасіки в нову місцевість з багатьма видами квітучих медоносів Сірі гірські кавказькі бджоли знаходять кращий з них і практично повністю переключаються на його використання протягом одного дня, тоді як у Темних європейських бджіл цей процес займає три дні.

Від інших порід відрізняються також сильно вираженою схильністю до тихої зміни і співжиття маток (особливо у мегрельських бджіл).

Узимку бджоли підтримують порівняно низький рівень концентрації CO_2 в клубі (всього лише 1–2%), тому залишаються більш активними в цей період, ніж, наприклад, Темні європейські бджоли, і сильніше збуджуються, якщо температура в зимівнику підвищується до 4°C і більше. Клуб під час зимівлі рихлий. На батьківщині зимують добре (бо роблять очисні обльоти під час відлиг), але в центральних, північних і східних районах країни – по-різному залежно від умов. На кормах з домішкою падевого меду зимують у багато разів гірше від Темних європейських бджіл (іноді гинуть цілі пасіки). Від інших порід відрізняються підвищеною чутливістю до падевому токсикозу, нозематозу і європейського гнильця. Помітно обмежують вирощування розплоду при настанні весняних і раньолітніх похолодань. Вони в 2–3 рази сильніше уражуються нозематозом, ніж Темні європейські бджоли, багато витрачають корму взимку, набагато сильніше опроношують свої гнізда і т. д. Весняний розвиток бджолиних сімей починається раніше і протікає швидше, ніж у *A. m. mellifera* бджіл. Наступ навіть порівняно слабкого медозбору обмежує вирощування розплоду. Плодючість маток невисока (1100–1500 яєць на добу).

Сірі гірські кавказькі бджоли не схильні до роїння (в роїловий стан приходить лише 3–5% бджолиних сімей і відбудовують не більше, ніж по 20 роїлових маточників). Сім'ї легко переключаються з роїлового стану в робочий: при наявності медозбору в 300–500 г у день достатньо зірвати всі

ройові маточники і розширити гніздо. У зв'язку з винятковим миролюбністю і слабкою рійливістю догляд за сім'ями Сірих гірських кавказьких бджіл вимагає значно менших витрат часу, ніж при роботі зі зловливими і сильно рійливими бджолами. Ці бджоли – кнайрачі запилювачі червоної конюшини і інших бобових культур. Добре використовують медозбір з фацелії.

Найкращою якістю Сірих гірських кавказьких бджіл є їх здатність набагато ефективніше від бджіл будь-яких інших рас використовувати відносно слабкий, недостатньо стійкий медозбір, який визначається різночасно квітучими і розосередженими в просторі (у вигляді окремих куртин або рослин) джерелами нектару (які не становлять собою суцільного масиву). В умовах такого медозбору, та ще в посушливу погоду, бджоли цієї породи по медпродуктивності перевершують всі інші породи (Gosterit et al, 2016).

Apis mellifera ligustica Spinola (Італійська медоносна раса / порода) – підвид еволюційної гілки С (Fan Nan et al, 2012). Батьківщина цієї бджоли – Італія. Нараховують три екотипи: сіру італійську, золотисту і трехполосу. На територію України завозили «золотисту» ще до другої світової війни. Після війни залишки популяції фіксували лише у Вінницькій області.

Найцінніші в господарських цілях італійські трехполосі бджоли. Вони посідають перше місце в світі за поширеністю на території земної кулі і популярністю.

В італійської золотистої бджоли скутеллум і кінцівки жовті також жовті перші п'ять черевних кілець, за винятком шостого.

У «трисмугової італійки», як це впливає з її назви, на перших трьох тергитах є яскраво-жовті смуги (скутеллум темний), колір опушення жовтуватий. За розмірами тіла вона перевершує бджіл усіх порід світу, крім Темної європейської. Маса тіла молоді робочої особини при виході з лялечки коливається від 110 до 120 мг. Довжина хоботків у цих бджіл

становить 6,4–6,7 мм. Кубітальний індекс – 40–45%. Печатка меду біла («суха»). Прополісу в гніздо приносять мало, за виключенням окремих спеціалізованих лінії. Якість стільників висока (відсутні перемички). Строк життя бджіл у весняно–літній період менше 34 днів.

Бджоли добре борються з восковою міллю, утримують гнізда в чистоті, миролюбні, спокійно продовжують працювати на стільниках, вийнятих з гнізда для огляду, але більш збудливі, ніж кавказькі. Злодійкуватість низька, свої гнізда захищають добре. Надзвичайно заповзятливі при знаходженні джерел корму, швидко (протягом одного дня) перемикаються з гірших джерел медозбору на кращі.

При настанні головного медозбору мед починають складати в магазинну частину гнізда. Підтримуючий медозбір не обмежує, а стимулює вирощування розплоду. Перга розподіляється у передній частині рамок. Тиха зміна і співжиття маток спостерігаються порівняно рідко. Як і всі південні раси, в зимовий період реагують на різкі коливання температури повітря, в зимівлю йдуть сильними. Ці бджоли недостатньо витривалі і життєздатні, вони сильно виснажуються в холодні весни. Слабкі сім'ї силою в одну–дві вулички можуть злетіти з гнізда, залишивши стільники з кормом і розплодом.

Зимостійкість Італійських бджіл низька, але може бути істотно підвищена за допомогою селекції, хорошим прикладом чого служать бджоли цієї породи, що розводяться в Фінляндії і в Канаді (Ruttner, 1988). Зазначимо, що при роботі з малозимостійкими расами бджіл у суворих кліматичних зонах украй важливо створювати для них найкращі умови зимівлі (великі запаси високоякісних білкових і вуглеводних кормів, просторі гнізда, оптимальні умови температури та вологості повітря в зимівнику, використання тільки гігроскопічних матеріалів утеплювачів, що попереджають конденсацію вологи у гніздах і т. д.).

Італійські бджоли чутливі до падевого токсикозу і нозематозу. За стійкістю до європейського гнильцю вони перевершують кавказьких і помітно поступаються Темним європейським бджолам, а по стійкості до акарапидозу різко перевершують усі інші породи бджіл (маленькі розміри і наявність волосків навколо дихальців перешкоджають проникненню кліща в трахейну систему бджоли). На початку нинішнього століття, коли в Англії лютувала епідемія акарапидоза, Італійські бджоли вижили, а місцеві Темні європейські бджоли загинули практично всі (Ruttner, 1988).

Матки Італійської породи – найплодовитіші у світі, їх плодючість у період найбільш інтенсивного росту бджолиних сімей досягає 3,5 тис. яєць на добу (іноді і більше). Це дозволяє вирощувати потужні родини силою до 6–8 кг. Навесні сім'ї розвиваються спочатку повільно, потім на дуже високому рівні. Рійливість Італійських бджіл помірна, в ройовий стан протягом сезону приходять близько 30% бджолиних сімей, які порівняно легко переключаються з ройового стану в робочий за допомогою найбільш ефективних противороевих прийомів (Kurkul, 2022).

Унаслідок зазначених вище особливостей розвитку сімей Італійських бджіл в місцевостях з раннім головним медозбором вони не тільки не збирають товарний мед, але й не забезпечують себе достатніми запасами корму, поступаючись першим місцем за медпродуктивністю сім'ям країнських бджіл. Італійські бджоли не знають собі рівних у медпродуктивності в тих місцевостях, для яких характерний порівняно пізній (середньо–пізнолітній), тривалий стійкий медозбір, оскільки нарошують до його початку високу силу сімей (та й в період головного медозбору вирощують більше бджіл, ніж інші породи).

Світові рекорди по медопродуктивності належать бджолам Італійської породи. Так, в Австралії, де на великих пасіках розводять тільки Італійських бджіл, в середньому на сім'ю було отримано по 450 кг товарного меду.

Apis mellifera carnica Pollmann, європейські екотипи (Країнська медоносна бджола) – останнім часом, з комерційною метою, активно завозяться бджолярами в Україну.

Країнські бджоли сформувалися в південно–східних Альпах, а назва їх пов'язана з районом Країна (територія сучасної Словенії). У даний час цей підвид найбільше поширений у країнах Західної Європи (Cogoian et al., 2014). Ці бджоли мають сіре забарвлення тіла зі сріблястим відтінком. За масою тіла (105 мг) вони поступаються Темним європейським, але перевершують Сірих гірських кавказьких бджіл. Довжина їх хоботка коливається від 6,4 до 6,8 мм, а ширина третього тергіта 4,8 мм. Маса неплідної матки становить 185 мг, плідної – 205 мг, а трутня – 230 мг.

Бджоли миролюбні, спокійно поводяться на стільниках при огляді гнізда. Для них характерна світла ("суха") печатка стільників. Вони добре орієнтуються у просторі, тому ідеально підходять для розведення в павільйонах, на платформах, а також на пасіках, де вулики щільно розміщені на невеликих ділянках. Ці бджоли не схильні до крадіжок, але при цьому свої гнізда від нападу чужих бджіл захищають добре. У них можуть спостерігатися як тиха зміна, так і співжиття маток. Під час медозбору Країнські бджоли складають нектар як в магазинну, так і в розплодну частина гнізда, обмежуючи при цьому яйцекладку матки і, відповідно, вирощування розплоду. Для утримання бджолиних сімей Країнської породи краще вулики з вертикальним розширенням гнізда.

Бджоли цієї породи заповзятливі в знаходженні джерел медозбору і здатні швидко перемикатися з гіршого джерела на краще. Вони значно перевершують за зимостійкістю Сірих гірських кавказьких бджіл, кілька поступаючись за цим показником Темним європейським. На зиму йдуть невеликими сім'ями, корми в ході зимівлі витрачають економно. За стійкістю до падевий токсикозу перевершують інші породи, при цьому

нозематозом і європейським гнильцем уражаються частіше від Темних європейських бджіл. Весняний розвиток сімей починається рано, проходить інтенсивно, в результаті чого вони швидко нарощують силу. Тому Країнські бджоли ефективніше за інших використовують ранній медозбір, зокрема з озимого ріпаку та плодово-ягідних культур, сприяючи запиленню останніх. При цьому вони здатні в повній мірі використовувати і більш пізні медозбори (Bozic et al., 2016).

Продуктивність маток Країнської породи становить 1400–2000 яєць на добу. У минулому, у зв'язку інтенсивної торгівлею бджолами цієї породи, роїння віталося, як основний спосіб розведення. Проте подальші тенденції і переваги на користь нерійливих бджіл поряд з появою більш сучасних способів розведення привели до появи великої кількості ліній з низькою рійливістю. Бджоли мають підвищену схильність до роїння, але можуть швидко переходити з ройового стану в робочий при настанні медозбору або застосуванні найпростіших протиroyових прийомів.

На відміну від інших порід, слабо прополісують гнізда. Дуже добре використовують медозбір з конюшини лучної, поступаючись за цим показником лише Сірим гірським кавказьким бджолам. Ці бджоли ідеально підходять для розведення в центральних і південних районах України з не сильними тривалими медозборами. В останні роки відселекціонованих Країнських бджіл і маток усе більше купують і розводять у ряді регіонів України.

Подяки. Автори висловлюють щире подяку завідувачу відділу селекції і розведення карпатських бджіл ННЦ «Інститут бджільництва імені П.І. Прокоповича» С.С. Кереку за надану інформацію про Карпатську породу медоносної бджоли, а також всім колегам, хто поділився результатами власних спостережень, які були використані при написанні цього розділу.

Список літератури

1. Багрій, І. Г. (2006) Про родичів українських бджіл. *Науковий вісник Національного аграрного університету*, 94: 90-93.
2. Гайдар, В. А. (2006). Карпатська порода бджіл та її типи. *Науковий вісник Національного аграрного університету*, 94: 30-35.
3. Ильясов, Р. А., & Поскряков, А. В. (2006). Филогенетика подвидов *Apis mellifera*. *Пчеловодство*, 7: 18-19.
4. Керек, С. С., & Рубан, С. Ю. (2020). Комбінаційна здатність карпатських бджіл типу «Вучківський». *Тваринництво України*, 2: 18-23.
5. Марко, Д. (2016). <https://pasika.pp.ua/about-apiary/glossary-beekeeper/item/402-caucasus-mountain-breed-bees.html>
6. Мерцин, І. І. (2006). Селекція бджіл Рахівського типу в Закарпатській області. *Науковий вісник Національного аграрного університету*, 94: 69-78.
7. Метлицька, О., Поліщук, В., & Головецький, І. (2012). Внутрішньопородний тип "Хмельницький" української породи бджіл в генетичному аспекті. *Тваринництво України*, 3: 15-18
8. Новини НААН України (2020) http://naas.gov.ua/news/?ELEMENT_ID=5967
9. Папп, В. В., Керек, С. С., & Кейль, Е. І. (2015). Карпатські бджоли типу «Синевір». *Бджільництво України*. 1: 92-98.
10. Пилипенко, В. (2019). *Історія досліджень карпатських бджіл*. Львів: ТЗОВ Редакція «Український пасічник».
11. Поліщук, В. П., & Гайдар В. А. (2008). *Пасіка*. К.: Perfect style.
12. Савушкина, Л. Н. (2006). Породи бджіл районовані в Росії. *Науковий вісник Національного аграрного університету*, 94: 113-117.

13. Сахацький, М. І., Гайдар, В. А., & Папп, В. В. (2012). Удосканалення карпатських бджіл типу «Синевір». *Науковий вісник Національного університету біоресурсів і природокористування України*, 176: 120-127.
14. Требик, А. (2024). <http://poradu24.com/gospodarstvo/karpatska-poroda-bdzhil-xarakteristika-opis-zmistu-vidguki.html>
15. Череватов, В. Ф., Феркаляк, В. Ю., & Волков, Р. А. (2014). Неконтрольована гібридизація бджоли медоносної (*Apis mellifera* L.) на території Івано-Франківської області. *Вісник Українського товариства генетиків і селекціонерів*, 12(2): 234-240.
16. Череватов, В. Ф., Язловицька, Л. С., Савчук, Г. Г., Феркаляк, В. Ю., & Хлус, В. К. (2015). Оцінка породної приналежності та клітинного складу гемолімфи бджіл, районуваних у Чернівецькій області. *Бджільництво України*, 1: 125-129.
17. Alburaki, M., Bertrand, B., Legout, H., ... Sheppard, W. S., & Garnery, L. (2013). A fifth major genetic group among honeybees revealed in Syria, *BMC Genet*, 14: 117-128.
18. Baum, K. A., Rubink, W. L., Pinto, M. A., & Coulson, R. N. (2005). Spatial and temporal distribution and nest site characteristics of feral honey bee (Hymenoptera: Apidae) colonies in a coastal prairie landscape. *Entomol Soc Am*, 34(3): 610-618.
19. Bozic J., Kordiš, D., Križaj, I., ... Nakrst, M., & Dovč, P. (2016). Novel aspects in characterisation of carniolan honey bee (*Apis mellifera carnica*, Pollmann 1879). *Acta Argic Slov*, 5: 18-27.
20. Chávez-Galarza, J., Henriques, D., Johnston, J. S., ... & Pinto, M. A. (2013). Signatures of selection in the Iberian honey bee (*Apis mellifera iberiensis*) revealed by a genome scan analysis of single nucleotide polymorphisms. *Mol Ecol*, 22(23): 5890-5907.

21. Cherevatov O. V., Panchuk I. I., Kerek S. S., & Volkov R. A. (2019). Molecular diversity of the CoI-CoII spacer region in the mitochondrial genome and the origin of the Carpathian bee. *Cytol Genet*, 53(4): 276-281.
22. Coroian C. O., Muñoz I., Schlüns E. A., ... Furdui, E. M., & Moritz, R. F. (2014). Climate rather than geography separates two European honeybee subspecies. *Mol Ecol*, 23(9): 2353-2361.
23. Fan Han, Wallberg, A. & Webster, M. T. (2012). From where did the Western honeybee (*Apis mellifera*) originate? *Ecol Evol*, 2(8): 1949–1957
24. Flexi (2024). <https://flexi.com.ua/?p=5930>
25. Franck, P., Garnery, L., & Loiseau B. P. (2001). Genetic diversity of the Honey bee in Africa: microsatellite and mitochondrial data. *Heredity*, 86: 420–430.
26. Gosterit, A., Cikili, Y. & Kekecoglu, M. (2016). Determination of annual colony development of the Yığılca local honeybee in Turkey and comparison with *Apis mellifera caucasica* and *A. m. anatoliaca* hybrids. *Pak J Zool*, 48(1): 195-199.
27. Ilyasov, R.A., Kutuev, I. A., Petukhov, A. V., Poskryakov, A. V., & Nikolenko, A. G. (2011). Phylogenetic relationships of dark european honeybees *Apis mellifera mellifera* L. from the Russian Ural and West European populations. *J Apic Sci*, 55(1): 67-76.
28. Kurkul (2022). <https://kurkul.com/porody/116-italiyska>
29. Meixner, M., Pinto, M., & Bouga, M. (2013). Standard methods for characterising subspecies and ecotypes of *Apis mellifera*. *J Apic Res*, 52(4): 1-28.
30. Michener, C. D. (2007). *The bees of the world*. Baltimore, London: John Hopkins University Press.
31. Oleksa, A., Wilde, J., Tofilski, A., & Chybicki, I. J. (2013). Partial reproductive isolation between European subspecies of honey bees. *Apidologie*, 44: 611–619.

32. Pauly (2015). The species of the genus *Apis* Linnaeus. <http://www.atlashymenoptera.net/page.aspx?ID=238>
33. Pentek-Zakar, E., Oleksa, A., Borowik, T., & Kusza S. (2015). Population structure of honey bees in the Carpathian Basin (Hungary) confirms introgression from surrounding subspecies. *Ecol Evol*, 5(23): 5456–5467
34. Ruttner, F. (1988). *Biogeography and taxonomy of honey bees*. Heidelberg, Berlin, New York: Springer Verlag.
35. Wallberg, A., Han, F., Wellhagen, G., ... Haddad, N., & Webster, M. T. (2014). A worldwide survey of genome sequence variation provides insight into the evolutionary history of the honeybee *Apis mellifera*. *Nat Genet*, 46: 1081–1088.
36. Whitfield, C. W., Behura, S. K., Berlocher, S. H., ... Sheppard, W. S., & Tsutsui, N. D. (2006). Thrice out of Africa: ancient and recent expansions of the honey bee, *Apis mellifera*. *Science*, 314: 642–645.

РОЗДІЛ 7.

СТВОРЕННЯ НОВОГО ВНУТРІШНЬОПОРОДНОГО ТИПУ КАРПАТСЬКИХ БДЖІЛ СИНЕВИР

В.В. Папп, В.Ф. Череватов

Карпатські бджоли в сучасних умовах впливу різноманітних факторів перебувають під загрозою гібридизації бджолами невідомого походження, навіть при розведенні в гірській місцевості. Неконтрольоване генетичне забруднення місцевих популяцій карпатських бджіл призводить до втрати притаманних їм цінних господарськи корисних властивостей та біологічних особливостей, зокрема миролюбності, вміння адаптуватись до складних природно-кліматичних умов існування в умовах високогір'я Карпат, проявляючи при цьому високу продуктивність (Пилипенко та Гайдар, 2008; Гайдар та ін., 2010; Череватов та ін., 2014). Традиційні заходи покращення породності помісних бджіл на гірських пасіках спрямовані, перш за все, на максимальне поширення та репродукцію перевіреного чистопородного матеріалу. В умовах високої урбанізації українських Карпат, актуальними стають дослідження, пов'язані із створенням нових внутрішньопородних (внутрішньорасових) типів карпатських бджіл, розробка та удосконалення методів створення та їх чистопородного розведення.

У зв'язку з утратою раніше відселекціонованого Колочавського типу карпатських бджіл, співробітникам відділу селекції і репродукції карпатських бджіл ННЦ «Інститут бджільництва імені П. І. Прокоповича» (м. Мукачево, Закарпатська обл.) визначено мету: за морфометричними та господарсько-корисними ознаками створити новий

внутрішньопородний тип карпатських медоносних бджіл. Відповідно, були висунуті такі завдання: виявити автохтонних карпатських бджіл на високогірних пасіках колишнього ареалу Колочавського типу шляхом експедиційного обстеження важкодоступних місцевостей Карпат. Визначені чистопородні бджолині сім'ї карпатської породи використати як вихідний матеріал для створення їх нового внутрішньопородного типу, удосконалюючи методику організації відтворювального та селекційного процесів, використовуючи сучасне програмне забезпечення «*Beemorph*» і «*Beemetry*», проводячи визначення параметрів генетичного профілю та генетичної мінливості.

Матеріали та методи

Згідно із загальною схемою досліджень (рис. 1) для камеральної обробки із дослідних сімей відбирали 30-50 робочих особин і трутнів. У них визначали низку морфологічних ознак, зокрема ознаки екстер'єру, форму воскового дзеркальця, довжину хоботка та інші. На початкових етапах досліджень вимірювання параметрів екстер'єру проводили за традиційною методикою. Пізніше застосовували спеціальне програмне забезпечення «*Beemorph*» і поліпшене програмне забезпечення «*Beemorph*»&«*Beemetry*» (Папп та ін., 2013), зокрема для біометричного обчислення результатів. Це дало можливість дослідити жилкування крил карпатських бджіл та з високою точністю обраховувати кубітальний і прекубітальні індекси, дискоїдальне зміщення, індекс вантажопідйомності, радіальний індекс, ділянку шести полів і відстежити їх статистичні закономірності.

Дослідження інших ознак фенотипу проводили за загальноприйнятими методиками (Büchler et al, 2013). Медову продуктивність та яйценосність маток визначали за допомогою мірної сітки (5 x 5 см). Такий квадрат нараховує 100 комірок, а

також відомо, що в цих запечатаних комірках міститься 50г меду. Масу валового меду отримували додаванням товарного меду (той що був відкачаний) до того, що залишився у бджолиної сім'ї (його маса виміряна за допомогою мірної сітки).

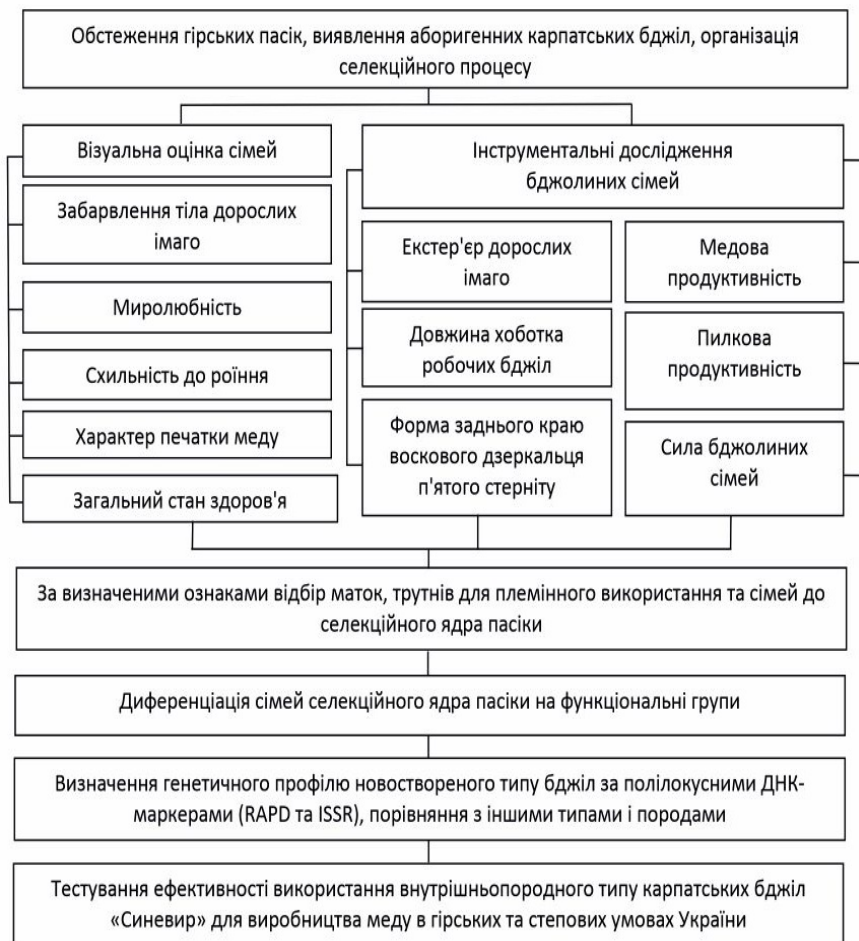


Рис. 1. Узагальнена схема досліджень

Під час селекції внутрішньопородного типу використовували методику поглибленої консолідації ознак фенотипу (Папп, 2012), яка забезпечила високу ефективність потрібних видозмін дослідної групи бджолиних сімей. При цьому щороку проводили направлене природне парування неплідних маток, яких отримували від материнських бджолиних сімей із переліком певних ознак, обліт неплідних бджолиних маток проводили на умовно ізольованому гірському точку в с. Вільшани Хустського району. На високогірному точку розташовували визначену групу батьківських бджолиних сімей, які характеризувались позитивним селекційним диференціалом за сумою досліджених ознак. Планово застосовували штучне осіменіння неплідних маток.

Для визначення відмінностей між відомими (Вучківський, Рахівський, Говерла) та новоствореним (Синевир) типами карпатських бджіл використовували генетичні методи, для цього відбирали по 20 бджіл кожного типу.

Статистичний аналіз отриманих даних проводили за критерієм Стьюдента. Статистично достовірна різниця приймалась при $p \leq 0,05$.

Результати досліджень

У 2006-2007 роках проведено п'ять пошукових експедицій у гірські місцевості Карпат. Обстежено 18 пасік, у яких налічувалося 323 бджолині сім'ї. Морфометричний аналіз показав, що на 8 пасіках (що складає 44,0 % бджолиних сімей від загальної кількості) бджолині сім'ї виявилися з ознаками генетичного забруднення. На інших 10 пасіках робочі особини бджолиних сімей, характеризувались типовим для карпатської бджоли сірим (Б1) забарвленням тергітів. Після комплексного обстеження цих пасік для селекційно-племінної роботи

відібрано 10 бджолиних сімей (3,1 % від загальної кількості обстежених сімей). Екстер'єрні ознаки робочих особин цих сімей наведені в табл. 1.

Таблиця 1. Екстер'єрні ознаки робочих бджіл (n=679) вихідних бджолосімей.

Ознаки	Стандарт	Показник екстер'єру		
		M±m	Lim	Cv±m _{Cv} , %
Кубітальний індекс, од	2,3–3,0	2,5±0,03	2,22–2,88	6,1±0,74
Довжина хоботка, мм	6,3–7,0	6,6±0,01	6,28–6,72	0,75±0,09
Дискоїдальне зміщення, %				
+	≥80	95,4	–	–
0	-	3,3		
–	-	1,3		

Із 2007 по 2014 рр. проводили масовий відбір кращих бджолиних сімей в селекційну групу, за показниками кубітального індексу (C_i) та дискоїдального зміщення (D_s), як у робочих бджіл, так і у трутнів (табл.2) (Папп, 2021).

Під час селекційного відбору (упродовж 7 років) кубітальний індекс робочих особин у дослідних сім'ях зріс на 0,37–0,45 (збільшено до 2,87–2,95 од.), це відбулось за 6–8 генерацій (p<0,001). За 6 поколінь у нащадків позитивне дискоїдальне зміщення досягло 100 % випадків. Ці дві ознаки у трутнів на початку селекції не відповідали стандарту. Упродовж 5-8 генерацій, в результаті відбору показники C_i зросли на 0,20–0,25 од., (p<0,001) (збільшено до 2,87–2,95 од.), відповідно D_s підвищено на 5,0-8,3 % і досягає 90,1–93,4 %.

Таблиця 2 (початок). Динаміка зміни параметрів ознак екстер'єру робочих бджіл і трутнів функціональних груп при створенні нового типу карпатських бджіл «Синеvir».

Рік	Групи	Імаго	Кількість сімей / бджіл	Кубітальний індекс			Дискоїдальнезміщення, %		
				M±m	Lim	Cv±m _{Cs} , %	+	0	-
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
2007	Сел.	Б.д.	34/677	2,57±0,026	2,24-2,84	6,0±0,16	95,6	2,4	2,0
		Тр.	6/120	1,97±0,099	1,81-2,28	10,0±0,65	85,1	10,9	4,0
2008	Кор.	Б.д.	34/677	2,57±0,026	2,24-2,84	6,0±0,16	95,6	2,4	2,0
		Тр.	34/664	1,98±0,034	1,62-2,48	10,2±0,28	66,1	11,3	22,6
	Сел.	Б.д.	13/260	2,60±0,028**	2,45-2,73	3,7±0,16	100	-	-
		Тр.	13/255	1,93±0,059	1,63-2,22	10,6±0,47	88,2	5,1	6,7
2009	Кор.	Б.д.	63/1228	2,66±0,024***	2,13-3,19	6,5±0,13	96,0	2,6	1,4
		Тр.	63/1214	2,05±0,022*	1,58-2,47	8,5±0,17	75,0	10,9	14,1
	Сел.	Б.д.	25/483	2,74±0,041**	2,42-3,18	7,3±0,23	99,2	0,8	-
Тр.		25/474	2,10±0,039*	1,58-2,47	9,2±0,30	82,0	7,8	10,2	
2010	Кор.	Б.д.	135/2699	2,66±0,014	2,32-3,11	6,2±0,08	98,6	1,1	0,3
		Тр.	35/680	2,05±0,029	1,68-2,44	8,3±0,23	73,4	10,6	16,0
	Сел.	Б.д.	30/589	2,68±0,025	2,48-3,07	5,2±0,15	99,0	0,8	0,2
Тр.		20/351	2,04±0,043**	1,76-2,44	8,6±0,02	81,8	8,8	9,4	

Таблиця 2 (закінчення).

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
2011	Кор.	Бд.	88/1760	2,65±0,022	2,30–3,23	7,8±0,13	98,5	1,3	0,2
		Тр.	70/1043	2,07±0,029	1,59–2,88	11,7±0,26	78,3	9,6	12,1
	Сел.	Бд.	21/420	2,69±0,047	2,3–3,14	7,8±0,27	99,1	0,7	0,2
		Тр.	24/402	2,23±0,043	1,76–2,88	9,7±0,34	91,5	5,6	2,9
2012	Кор.	Бд.	86/1272	2,91±0,028***	2,39–3,76	8,9±0,18	100	–	–
		Тр.	54/801	2,15±0,029*	1,84–2,79	10,0±0,25	88,1	–	11,9
	Сел.	Бд.	33/488	2,95±0,029***	2,39–3,59	7,6±0,24	100	–	–
		Тр.	27/398	2,20±0,051 ^{ooo}	1,90–2,58	8,8±0,31	93,4	–	6,6
2013	Кор.	Бд.	99/1481	2,81±0,019 ^{ooo}	2,34–3,49	6,7±0,12	99,8	–	0,2
		Тр.	32/341	2,16±0,029	1,71–2,63	7,8±0,29	82,0	–	18,0
	Сел.	Бд.	41/611	2,90±0,026	2,39–3,29	8,6±0,25	100	–	–
		Тр.	28/415	2,20±0,038	1,88–2,63	9,7±0,34	91,8	–	8,2
2014	Кор.	Бд.	39/582	2,81±0,036	2,39–3,76	8,3±0,18	100	–	–
		Тр.	22/328	2,13±0,07	1,84–2,79	11,6±0,25	88,9	–	11,1
	Сел.	Бд.	36/531	2,87±0,027 ^{ooo}	2,39–3,59	8,6±0,26	100	–	–
		Тр.	27/402	2,18±0,042 ^{ooo}	1,9–2,58	10,3±0,21	90,1	–	9,9

Примітки: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$ – порівняно з попереднім роком,^{ooo} $p < 0,001$ – порівняно з 2007 роком. .

Як видно з табл. 3, питому частку робочих бджіл з типовим сірим забарвленням (Б1) за час досліджень збільшено на 43,0% ($p < 0,001$), з сірим срібно-сивим відтінком (тип Б2) зменшено на 3,1% ($p < 0,01$), з сірим з поодинокими випадками іржаво-коричневої смужки на першому видимому тергіті (Б3) зменшено на 31,1% ($p < 0,001$). Нетипове (тип Б4) бджоли сірі, одиночні бджоли з помаранчевою смужкою на першому видимому тергіті не зустрічалося вже в F_3 поколінні.

Кількість бджолиних маток з чорним забарвленням черевця (М1) збільшено на 38,8 % ($p < 0,001$). Зменшилась на 1,0 % ($p < 0,05$) кількість випадків бджолиних маток з вишневим (М2) та на 20,1 % ($p < 0,001$) – з темно коричневим із 1–2 ледь помітними світло-коричневого кольору міжтергітними смужками (М3). Також зменшено на 17,7 % ($p < 0,001$) – кількість випадків забарвлення бджолиних маток з нетиповим тигровим забарвленням і добре помітними міжтергітними смужками жовто-коричневого кольору (М4).

Дослідженням встановлено, що між питомою часткою маток з чорним чи вишневим забарвленням черевця (М1, М2) і часткою робочих бджіл з типовим для чистопородних карпатських бджіл забарвленням (Б1, Б2) існує прямий зв'язок, якій від F_1 до F_6 збільшився від $r = 0,33 \pm 0,003$ до $r = 0,60 \pm 0,001$. Це свідчить, що для чистопородних карпатських бджіл характерне забарвлення маток типу М1 та М2, а робочих бджіл – Б1 та Б2.

У таблиці 4 наведено результати порівняння ефективності направлених видозмін досліджуваних ознак екстер'єр у за традиційною і удосконаленою методиками.

Дослідженням експериментально доведено, що щорічне природне парування неплідних маток, отриманих від визначених кращих за комплексом ознак материнських сімей, необхідно здійснювати лише в умовах задовільно ізольованого гірського точка.

Як свідчать дослідження, розроблена методика поглибленої консолідації ознак фенотипу, яка базується на використанні високогірного відносно ізольованого точка, в тестовий селекційний 2009 рік забезпечила досягнення вищого ефекту селекції за досліджуваними ознаками порівнюючи з традиційними методиками (Табл. 4). За кубітальним індексом досягнуто більших направлених видозмін ознаки на +0,05 (+200% направленої зміни), за позитивним дискоїдальним зміщенням на +1,08 (+211% направленої зміни), негативним дискоїдальним зміщенням на + 0,49 (275% направленої зміни). Суттєве збільшення селекційного ефекту досягнуто при використанні новітньої методики і при корекції забарвлення робочих бджіл. Так, поява типового сірого забарвлення робочих бджіл (Б1) збільшилася на +7,4 (145%), сірого з сивим відтінком забарвлення зменшилася на -0,6 (-40%), сірого з одиночними випадками іржаво-коричневої смужки на першому видимому тергіті (Б3) збільшилося на +10,6 (+208%) та нетипове (тип Б4) бджоли сірі, одиночні бджоли з помаранчевою смужкою на першому видимому тергіті (Б4) зменшилось на -3,1 (-54%). Визначальним є факт досягнення повної відсутності нетипового забарвлення робочих бджіл саме в період апробації новітньої селекційної методики.

Відомо (Рутнер, 2006), що ефект від масової селекції у країнах західної Європи в рік складає 0,2 %, а ефект селекції у нас по кубітальному індексу в 2009 р. складає 3,85 %. Здавалось би, що цей ефект досягнуто за рахунок використання удосконаленої методики відбору. Однак за усним повідомленням матковода Ю. Савицького (який працює із іншим підвидом – *Apis mellifera macedonica* Ruttner) ефект селекції (традиційна методика масового відбору) у нього достатньо високий і складає близько 2%. Отже, високий відсоток, пов'язаний з іншими причинами. Можливо, це пов'язано з тим, що селекцію починають із матеріалом

вилученим із природніх популяцій, які зберігають високе різноманіття статевих алелів. Саме тому ми спостерігаємо високий ефект селекції (ефект буде спостерігатись до тих пір, доки ми не зменшимо в результаті селекції, кількість статевих алелів до критичного). Без сумніву, явище високого ефекту селекції в Україні потребує всебічного подальшого вивчення із урахуванням особливостей фенотипу та генотипу.

Для збереження максимальної кількості генетичних алелей дослідної групи бджолиних сімей на відносно ізольованому гірському точку батьківські сім'ї повинні представляти всі генеалогічні групи в максимально рівній пропорції. Аналогічний принцип використано і при виділенні материнських бджолиних сімей. Такий підхід забезпечить запобігання ризиків появи інбридингу за розведення мало чисельної популяції бджіл упродовж багатьох генерацій.

При щорічній комплексній оцінці дослідної групи бджолиних сімей важливо виділяти такі з них, які за комплексом ознак підлягають бракуванню (Табл. 5). Натомість дослідну групу бджолиних сімей поповнюють представники прямих нащадків від виділених материнських бджолиних сімей, представників різних генеалогічних груп. Поглиблена оцінка новостворених бджолиних сімей за комплексом ознак є невід'ємною складовою безперервності селекційного процесу.

Інтенсивність відбору бджолиних сімей як материнських та батьківських при формуванні селекційного ядра пасіки інтенсивність їх бракування, створення нових відводків відображені в таблиці 5. Зокрема, в 2007 р. з десяти вихідних бджолиних сімей шість було відібрано до материнської групи (60,0 %), а чотири (40 %) до батьківських сімей. У 2014 дослідному році через сім поколінь з 235 сімей лише тридцять шість (15,3 %) відібрано до групи материнських бджолиних сімей і двадцять сім (11,5 %) – до батьківських бджолиних сімей. З 2007 по 2014 рік сформовано 795 відводків, матки в

яких є прямими нащадками від відібраних бджолиних сімей за сумою досліджених ознак та водночас вибракувано 516 бджолиних сімей, що за сумою досліджених ознак потребували заміни.

Досягнути потрібного селекційного ефекту вдалось завдяки спрямованому селекційному диференціалу за досліджуваними ознаками, зокрема кубітального індексу у робочих бджіл і трутнів методами добору забезпечено, відповідно, на рівні 1,58 % і 1,79 %, позитивне дискоїдальне зміщення - 1,13% і 12,6 %, валова і товарна медова продуктивності сімей – 31,1 % і 37,9 %, яйцекладка маток – 14,5 %.

Дослідженням зафіксована різниця карпатських бджіл внутрішньопородного типу Синевир від інших типів за ознаками передніх правих крил (табл. 6). Зокрема, їм притаманний вищий на 0,029 од. кубітальний індекс, ніж у робочих бджіл Вучківського типу, на 0,133 од. – ніж у типу Говерла та на 0,097 од. – ніж у робочих бджіл Рахівського типу.

Аналіз отриманих даних засвідчив, що в карпатських бджіл типу Синевир прекубітальний індекс нижчий на 0,053 од. ніж у карпатських бджіл Рахівського типу, на 0,031 од. – ніж у бджіл типу Говерла, однак вищий на 0,019 од. ніж у карпатських бджіл Вучківського типу. Індекс вантажопідйомності виявився достовірно вищим. ніж у бджіл Рахівського типу та типу Говерла. За рівнем позитивного дискоїдального зміщенням карпатські бджоли Синевир достовірно переважали бджіл Рахівського типу та типу Говерла. За областю шести полів між бджолами типів Синевир і Говерла виявлено достовірні ($p < 0,001$) відмінності, тоді як за радіальним індексом відмінності були відсутні між усіма типами карпатських бджіл.

Таблиця 3. Зміна забарвлення робочих бджіл і маток внутрішньопородного типу карпатських бджіл «Синевир».

Тип	Кількість маток в бджолиних сім'ях, %										± до F ₁
	2006р.	F ₁ 2007р	F ₁ -F ₂ 2008р	F ₂ -F ₃ 2009р	F ₃ -F ₄ 2010р	F ₃ -F ₅ 2011р	F ₃ -F ₆ 2012р	F ₄ -F ₇ 2013р	F ₁ -F ₇ 2014р		
Б1	100	52,9±1,92	69,4±1,77	93,3±0,71	96,2±0,37	96,2±0,46	96,3±0,53	95,2±0,28	95,9±0,53		+43,0***
Б2	–	5,9±0,96	4,9±0,83	4,5±0,59	2,2±0,28	1,0±0,24	2,3±0,42	3,5±0,21	2,8±0,18		-3,1**
Б3	–	32,4±1,80	22,6±1,61	2,2±0,42	1,6±0,24	2,8±0,39	1,4±0,32	1,7±0,36	1,3±0,09		31,1***
Б4	–	8,8±1,09	3,1±0,66	–	–	–	–	–	–		-8,8***
М1	33,3	41,2±1,89	37,3±1,86	41,5±1,41	63,9±0,92	74,1±1,04	77,1±1,18	78,9±0,51	80,0±0,43		+38,8***
М2	–	2,9±0,65	2,2±1,78	–	–	1,1±0,24	1,1±0,30	2,7±0,11	1,9±0,24		-1,0*
М3	50,0	38,2±1,87	45,1±1,91	48,1±1,41	33,9±0,91	23,8±1,01	20,5±1,13	18,4±0,46	18,1±0,39		20,1***
М4	16,7	17,7±1,47	15,4±1,39	10,4±0,87	2,2±0,28	1,0±0,24	0,9±0,26	–	–		17,7***

Примітки: *p<0,05; ** p<0,01; *** p<0,001 – порівняно з F₁.

Таблиця 4. Ефективність змін ознак екстер'єру бджолиних сімей типу «Синемир».

Ознака	Селекційна методика								± до ефекту селекції за традиційною методикою
	традиційна				удосконалена				
	2007	2008	ефект селекції	2008	2009	ефект селекції	2008	2009	
Кубітальний індекс, од.	2,51±0,003	2,56±0,018	+0,05*	2,56±0,018	2,66±0,014	+0,1**	2,56±0,018	2,66±0,014	+0,05/200
	+	95,4±0,80	+0,97	96,4±0,45	98,45±0,24	+2,05**	96,4±0,45	98,45±0,24	+1,08/211
	0	3,24±0,68	-0,68	2,56±0,39	1,26±0,22	-1,3*	-0,68	1,26±0,22	+0,62/191
Дискоїдальне зміщення, %	-	1,33±0,43	-0,28	1,05±0,24	0,28±0,10	-0,77*	1,05±0,24	0,28±0,10	+0,49/275
	Б1	52,9±1,91	+16,5**	69,4±1,12	93,3±0,47	+23,9**	69,4±1,12	93,3±0,47	+7,4/145
Забарвлення бджіл, %	Б2	5,9±0,91	-1	4,9±0,52	4,5±0,40	-0,4	4,9±0,52	4,5±0,40	-0,6/-40
	Б3	32,4±1,79	-9,8**	22,6±1,01	2,2±0,26	-20,4**	22,6±1,01	2,2±0,26	+10,6/208
	Б4	8,8±1,09	-5,7**	3,1±0,42	3,1±0,42	-	-3,1	3,1±0,42	-2,6/-54

Примітка: * p<0,01; ** p<0,001.

Таблиця 5. Інтенсивність добору сімей до селекційного ядра пасіки та їх вибракування за створення нового внутрішньо-породного типу карпатських бджіл «Синеvir».

Рік	Кількість сімей		Відібрано сімей до селекційного ядра				Сформовано відводків з матками***			Видло, шт.	C ₂ , %**
	материнських		батьківських		ІПП, шт.	ІШО, шт.	ШО, шт.				
									шт.		
	шт.	C ₁ , %*	шт.	C ₁ , %*	шт.	шт.					
2007	10	6	60,0±15,49	4	40,0±15,81	25	3	4	40,0±15,49		
2008	34	13	38,2±8,31	13	38,2±8,31	71	6	19	55,9±8,51		
2009	92	25	27,2±4,64	25	27,2±4,64	90	10	57	62,0±5,06		
2010	135	30	22,2±3,58	20	14,8±3,06	118	–	67	49,6±4,30		
2011	186	21	11,3±2,32	24	12,9±2,45	88	5	92	49,5±3,66		
2012	187	33	17,6±2,78	27	14,4±2,57	127	–	95	50,8±3,65		
2013	219	41	18,7±2,63	28	12,8±2,26	126	–	110	50,2±3,38		
2014	235	36	15,3±2,35	27	11,5±2,08	126	–	72	30,6±3,00		
Разом	1098	205	–	168	–	771	24	516	–		
Серед.	–	–	26,3±1,33	–	22,7±1,26	–	–	–	48,6±1,51		

Примітка: *коєфіцієнт відбору; **коєфіцієнт бракування; *** ІПП – мати природного парування; ІШО – мати, отримані за штучного осіменіння.

Таблиця 6. Порівняльна характеристика внутрішньопородних типів карпатських бджіл за ознаками екстер'єру

Ознаки	Внутрішньопородний тип карпатських бджіл			
	«Вучківський»	«Говерла»	«Рахівський»	«Синеvir»
Кубітальний індекс	2,781±0,0285	2,677±0,0251***	2,713±0,0447*	2,810±0,0114
Прекубітальний індекс	2,646±0,0079*	2,696±0,0075*	2,718±0,0086***	2,665±0,0032
Індекс вантажопідйомності	1,133±0,0055	1,089±0,0051***	1,078±0,0079***	1,128±0,0022
Радіальний індекс	1,508±0,005	1,463±0,0055	1,482±0,0094	1,518±0,0023
Область шести полів	5,330±0,0169	5,423±0,0144***	5,324±0,0188	5,335±0,0045
Позитивне дискіодальне зміщення	0,173±0,0034	0,135±0,0041***	0,148±0,0066**	0,169±0,0015

Примітки: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$ – порівняно з типом «Синеvir».

З використанням породного стандарту 10_04, (Сerмаk & Kaspar, 2001, 2008), який створено чеськими науковцями під час поглибленого вивчення порід бджіл, проведено визначення породної приналежності бджолиних сімей досліджуваних типів карпатських бджіл.

Належність карпатських бджіл до підвиду *Apis mellifica carnica*, Polm. зазначали у своїх працях багато дослідників (Goetze, 1964; Ruttner et al., 1978; Губин, 1975). Пізніше така точка зору біла підтверджена з використанням молекулярних методів (Cherevatov et al., 2019).

За дослідженими морфологічними ознаками відселекціоновані карпатські бджоли різних типів належать до породи карніка. Такі висновки можна провести, проаналізувавши дані таблиці 7. Домінуюча породна приналежність карпатських бджіл вітчизняних типів до породи карніка суттєва і знаходиться в діапазоні 83,5–92,0 %. Присутність інших порід несуттєва 1,2–8,2 %, хоча і відрізняється в різних бджолиних сімей досліджених типів. Цей факт може бути додатковим підтвердженням певної породної відмінності окремих типів за морфологічними ознаками.

Карпатські бджоли, що населяють територію українських Карпат за міжнародною систематикою належать до країнської породної групи *Apis mellifera carnica*. Водночас, значна географічна віддаленість природних ареалів карпатських і країнських бджіл дає підстави припустити про унікальність і водночас відмінність карпатського екотипу медоносних бджіл, який до цього часу зберігся у природному середовищі українських Карпат від їх близької родички з альпійської екосистеми.

Таблиця 7. Породна належність досліджених бджолиних сімей різних типів карпатських бджіл.

Порода, екотип	Показники		
	M±m	Lim	Cv±m _{Cv} , %
Тип «Вучківський», n=51, станом на 10.09.2011 р.			
<i>CARNICA</i>	92,37±0,726**	63,29–97,52***	5,61±0,56***
<i>MELLIFERA</i>	4,98±0,384	1–14,98	55,02±5,45
<i>LIGUSTICA</i>	1,44±0,571	0,02–28,55	282,75±27,99
<i>CAUCASIA</i>	1,21±0,154	0,21–5,51	91,20±9,03
Тип «Говерла», n=69, станом на 10.09.2011 р.			
<i>CARNICA</i>	84,93±1,222**	42,81–95,04	11,95±1,02
<i>MELLIFERA</i>	6,81±0,522*	1,11–24,37	63,70±5,42
<i>LIGUSTICA</i>	5,78±1,173*	0,03–45,32	168,61±14,35
<i>CAUCASIA</i>	2,5±0,335*	0,07–15,27	111,23±9,47
Тип «Рахівський», n=30, станом на 10.09.2011 р.			
<i>CARNICA</i>	83,5±1,478***	60,6–92,44	9,53±1,23
<i>MELLIFERA</i>	8,21±0,605***	3,85–14,16	39,64±2,61
<i>LIGUSTICA</i>	6,49±1,472	0,18–31,11	122,20±15,78
<i>CAUCASIA</i>	1,83±0,254	0,15–5,54	74,72±9,65
Тип «Синевир», n=99, станом на 20.10.2012 р.			
<i>CARNICA</i>	89,48±0,6874	57,09–98,05	7,64±4,41
<i>MELLIFERA</i>	4,9±0,6339	0,03–33,24	128,66±16,61
<i>LIGUSTICA</i>	4,09±0,2124	0,73–9,73	51,57±6,66
<i>CAUCASIA</i>	1,52±0,1782	0,12–13,39	116,75±15,07

Примітки: *p<0,05; ** p<0,01; *** p<0,001 – порівняно з типом «Синевир».

Дискримінантний аналіз широко застосовують у європейські практики для порівняння різноманітних популяцій бджоли медоносної (Bouga, 2011; Koca & Kandemir, 2013; Kekecoglu & Soysal, 2010; Nawrocka et al, 2018). Порівняльний дискримінантний аналіз відомих типів карпатських бджіл отримано у співпраці з чеськими колегами з інституту бджільництва в м. Доле. Виявлена достовірна різниця між різними типами карпатських бджіл через відмінність у морфологічних ознаках (рис. 2). Отриманий матеріал став додатковим підтвердженням теорії відмінності між типами карпатських бджіл, які були виділені в різний час з географічно віддалених екологічних ніш, утворених басейнами річок. Природні екологічні популяції бджолиних сімей, відділені одна від одної потужними гірськими хребтами та пересічним рельєфом, розвивались самі в собі, зберігали свою породну автентичність. Та все ж, під дією факторів середовища, набували певних вимушених морфологічних видозмін, спрямованих на краще протистояння та адаптацію до особливостей певної екосистеми.

Отриманий дискримінантний аналіз підтвердив високу ефективність програми селекції бджіл у напівзакритій мікропопуляції, оскільки за її допомогою весь цей час на окремих відносно ізольованих гірських точках бджолині сім'ї окремих типів зберегли свою не тільки породну, а й типову автентичність. Водночас, дискримінантний аналіз виявив контрастну різницю новоствореного типу карпатських бджіл Синевир від раніше створених, що засвідчило їх унікальність і цінність для збереження автохтонних карпатських бджіл українських Карпат для майбутнього.

Певна подібність карпатських бджіл Рахівського типу та типу Говерла підтверджена накладанням інтерпольованих полів їх морфологічних ознак. Цей факт став підтвердженням їх спільного походження, оскільки вихідний матеріал відбирався у верхів'ї річки Тиси близько 40 років тому.

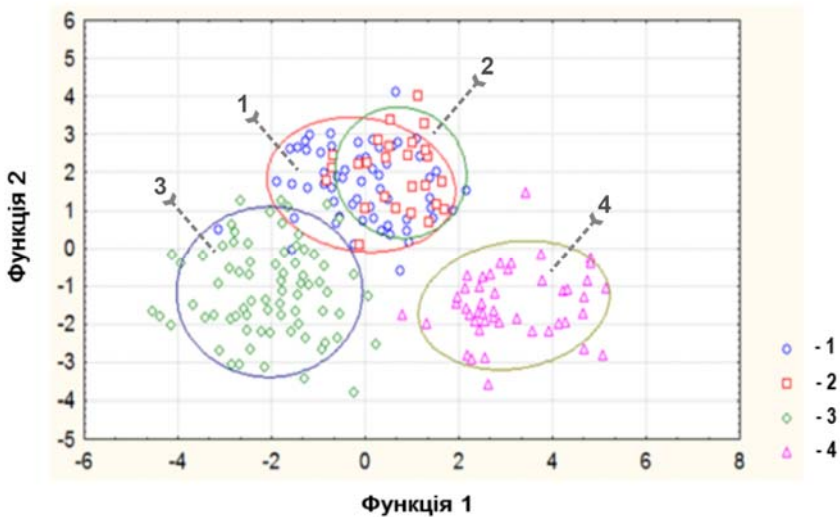


Рис. 2. Дискримінантний аналіз чотирьох типів карпатських бджіл. 1 – Говерла; 2 – Рахівський; 3 – Синеvir; 4 – Вучківський.

Проведено дослідження генетичного профілю різних типів карпатських бджіл із застосуванням ПЛР-праймера ОРА-1. Найвищими основними значеннями популяційних показників генетичної різноманітності характеризуються карпатські бджоли типу Говерла (0,362, $p < 0,01$) і Рахівський (0,354, $p < 0,001$). Визначення генетичних дистанцій між генеалогічними структурами всередині породи може бути використано в якості методичного підходу для прогнозування гетерозисного ефекту у нащадків від поєднання чистопородних ліній і типів карпатських бджіл.

Дослідженням визначені максимальні значення генетичних дистанцій, за алгоритмом М. Нея (табл. 8) (Папп та ін., 2017). Найбільшу дистанцію – 0,435 – виявлено між представниками типів Синеvir і Рахівський. Децю менше значення цього

показника спостерігається між бджолами Вучківського типу та типу Синевир – 0,426, Вучківського та Рахівського – 0,423. Найменшу генетичну дистанцію знайдено між бджолиними сім'ями типу Говерла і Вучківського типу. Отримані дані підтверджують достатньо високу генетичну подібність між ними і недоцільність схрещування представників цих типів для отримання нащадків з вищими господарськими корисними ознаками.

Генетичні взаємовідносини між представниками внутрішньопородних типів карпатських бджіл у графічному виконанні (рис. 3) можна проаналізувати при використанні методу незваженої парно-групової кластеризації при використанні даних генетичних дистанцій між ними.

На дендрограмі, побудованої за даними ДНК-тестування методом незваженої парно-групової кластеризації UPGMA, представники карпатських бджіл типу Синевир і Рахівського типу (рис. 3) зазначені окремими гілками. Це підтверджує їх генетичну своєрідність. При цьому, бджоли Вучківського типу і типу Говерла знаходяться в одному підкластері. Таке їх розташування відповідає отриманим генетичним дистанціям (табл. 8) між дослідженими внутрішньопородними типами. Водночас, історичні факти створення заводського типу Говерла засвідчують входження до його складу ліній бджолиних маток як Вучківського типу, так і втраченої групи бджолиних сімей Колочавського типу.

За етологічними характеристиками бджолині сім'ї нового внутрішньопородного типу карпатських бджіл Синевир мають характерну для чистопородних карпатських бджіл суху печатку меду; в зиму печатка меду може бути переважно суха, або частково змішана. Вони проявляють чудову зимостійкість; їм характерна підвищена стійкість до нозематозу та низька схильність до ройових станів. Водночас, карпатські бджоли Синевир схильні до проведення тихої заміни маток. Вони здатні

збирати нектар з низьким вмістом цукрів; відмінно використовувати як слабкі так і сильні медодаї. Їм характерний швидкий весняний розвиток, тому здатні нарощувати велику силу бджолиних сімей, зберігаючи при цьому робочий стан.

Таблиця 8. Генетичні дистанції між чистопородними типами карпатських бджіл за алгоритмом М. Нея (RAPD, ISSR-типування).

Породний тип	1	2	3	4
1 - Синевир	0			
2 - Рахівський	0,435	0		
3 -Вучківський	0,426	0,423	0	
4 - Говерла	0,407	0,395	0,335	0

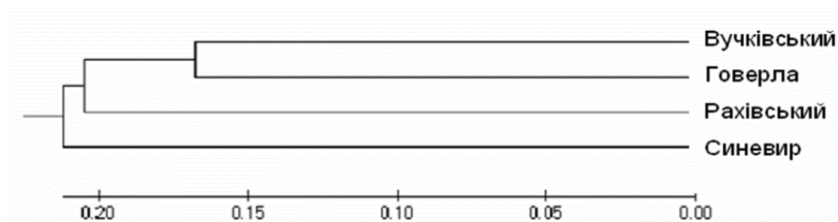


Рис. 3. Дендрограма генетичної спорідненості внутріпородних типів карпатських бджіл.

У другій половині активного сезону за відсутності у природі медозбору бджолині матки типу Синевир скорочують відкладання яєць, чим досягається економне витрачання кормів. При якісній підготовці до зими та відповідній організації зимівлі після першого обльоту бджолині сім'ї зовсім не мають розплоду, або його дуже мало і тільки відкритий. При цьому спостерігається дуже економне витрачання кормів зимою і

невелика кількість зимового підмору. Ця особливість поведінки бджіл дає змогу зберегти життєву енергію для інтенсивного весняного розвитку до того часу, коли у природі вже з'являється ранній квітковий пилок і нектар. Надходження ранньою весною свіжих білкових і вуглеводних кормів є запорукою повноцінного харчування розплоду та бджіл, що сприяє поступальному динамічному розвитку бджолиних сімей без їх весняного ослаблення.

Яйценосність маток внутрішньопородного типу карпатських бджіл Синевир висока (1850-2500 на добу). Мають відмінну здатність нарощувати велику силу бджолиних сімей до медозбору з ранніх медодаїв (садові, кульбаба, вербові, біла акація, ріпак озимий тощо), що особливо важливо для повноцінного промислового використання ранніх медодаїв. Завдяки своїм відмінним етологічним особливостям карпатські бджоли типу Синевир здатні виробляти близько 60–80 кг товарного меду за активний сезон, а в сприятливі роки до 120 кілограмів і більше.

Висока ефективність використання бджолиних сімей новоствореного внутрішньопородного типу Синевир, за незалежного виробничого випробування, за медовою продуктивністю виявлена як на пасіках Карпат, так і в Лісостеповій зоні України. На 1 бджолину сім'ю на 3-х дослідних пасіках в ареалі Карпат одержано в середньому по 17,9 кг товарного меду за сезон, а на 3-х пасіках в зоні Степу – 63,3 кг, що на 28,8–34,7 % більше, ніж за використання місцевих бджіл невідомого походження.

Висновки

Дослідженням встановлено, що направлені позитивні зміни ознак фенотипу загальної дослідної групи бджолиних сімей достовірно відбуваються через 3–8 поколінь відбору материнських та батьківських сімей до селекційного ядра пасіки за умови використання відносно ізольованого гірського точка для панміктичних парувальних молодих маток та закладеного позитивного селекційного диференціалу по досліджуваним ознакам.

Завдяки використанню розробленої та апробованої селекційної методики поглибленої консолідації ознак фенотипу досягнуто вищого ефекту селекції за досліджуваними ознаками порівнюючи з традиційними методиками, зокрема за кубітальним індексом в тестовий селекційний 2009 рік досягнуто більших направлених видозмін ознаки на +0,05 (+200% направленої зміни); за позитивним дискоїдальним зміщенням на +1,08 (+211% направленої зміни); негативним дискоїдальним зміщенням на + 0,49 (275% направленої зміни); за типовим сірим забарвленням робочих бджіл (Б1) на +7,4 (145%); за сірим з сивим відтінком забарвлення зменшення на - 0,6 (-40%); за сірим з одиночними випадками іржаво-коричневої смужки на першому видимому тергіті (Б3) досягнуто збільшення випадків на +10,6 (+208%); за нетиповим забарвленням робочих бджіл переважна кількість яких сіра, але одиночні бджоли з помаранчевою смужкою на першому видимому тергіті (Б4) зменшилось на -3,1 (-54%) чим забезпечена повна його відсутність на бджолиних сім'ях дослідної групи.

Дослідженням виявлена достовірна різниця за дослідженими ознаками екстер'єру робочих бджіл внутрішньопородного типу Синевир з робочими бджолами

інших раніше відселекціонованих типів Вучківського, Говерли, Рахівського.

Досліджено генетичні дистанції між внутрішньопородними типами карпатських бджіл, зокрема Синевир і Рахівський склав 0,435, Синевир і Вучківський – 0,426, Вучківський і Рахівський – 0,423, Говерла і Вучківський – 0,335. Виявлено високу генетичну подібність $Lim=83,5-92,4\%$ чистопородних карпатських бджіл відомих внутрішньопородних типів до бджіл породи *Apis mellifera carnica*.

Список літератури

1. Гайдар, В. А., Керек, С. С., & Мерцин, І. І. (2010). Значення виділення, вивчення, удосконалення та збереження чистопородних бджіл гірського масиву Закарпаття в його економіці і не тільки. *Бджільництво*, 24: 86–92.
2. Губин, В. А. (1975). *Карпатская пчела, ее характерные особенности и перспективы использования*. Автореф. дис. на соискание науч. степени канд. с.-х. наук. Москва.
3. Папп, В. В. (2021). *Експериментальне обґрунтування створення нового внутрішньопородного типу карпатських бджіл*. Автореф. дис. на здобуття наукового ступеня канд. с.-г. наук. Київ.
4. Папп, В. В., Керек, С. С., & Гайдар, В. А. (2012). Методика поглибленої консолідації ознак фенотипу, як засіб ефективної селекції бджіл. *Сільський господар*, 11–12: 43 – 46.
5. Папп, В. В., Метлицька, О. І., & Палькіна, М. Д. (2017). Генетичні особливості популяцій карпатських бджіл (*Apis mellifera carnica* var. *Ukrainica carpatica*) чотирьох провідних типів. Розведення і генетика тварин: *Міжвідомчий тематичний науковий збірник*, Київ:

Институт розведення і генетики тварин імені М. В. Зубця НААН. 53: 228–235.

6. Папп, В. В., Керек, С. С., Кейль, Е.И., & Гайдар, В.А. (2013). Поглиблена морфологічна та породна характеристика існуючих типів карпатських бджіл, їх диференціація за допомогою програмного забезпечення «Веетmorph». *Сільський господар*, 12: 25 – 31.
7. Пилипенко, В. П., & Гайдар, В. А. (2008). Зберегти породи бджіл України. *Український пасічник*. 5: 17–21.
8. Руттнер, Ф. (2006). *Техника разведения и селекционный отбор пчел*. М.: АСТ «Астель».
9. Череватов, В. Ф., Феркаляк, В. Ю., & Волков, Р. А. (2014). Неконтрольована гібридизація бджоли медоносної (*Apis mellifera* L.) на території Івано-Франківської області. *Вісник українського товариства генетиків і селекціонерів*, 12(2): 234-240.
10. Bouga, M., Alaux, C., Bienkowska, M., ... Cauia, E., & Wilde, J. (2011). A review of methods for discrimination of honey bee populations as applied to European beekeeping. *J Apic Res*, 50(1): 51-84.
11. Büchler, R., Andonov, S., Bienefeld, K., ... Costa, C., & Du, M., Wilde, J. (2013). Standard methods for rearing and selection of *Apis mellifera* queens. *J Apic Res*, 52(1): 1-30.
12. Čermak, K., & Kaspar, F. (2008). *Honey bee races classification method by body characters*. Bee Research Institute Ltd. <https://vigorbee.cz/files/salus2000morf.pdf>
13. Cherevatov, O. V., Panchuk, I. I., Kerek, S. S., & Volkov, R. A. (2019). Molecular diversity of the CoI-CoII spacer region in the mitochondrial genome and the origin of the Carpathian bee. *Cytol Genet*, 53(4): 276-281.
14. Goetze, G. (1964). *Die Honigbiene in natürlicher und künstlicher Zuchtauslese*. Parey. Hamburg.

15. Kekecoglu, M. & Soysal, M. I. (2010). Genetic diversity of bee ecotypes in Turkey and evidence for geographical differences. *Rom Biotechnol Lett*, 15(5): 5646-5653.
16. Koca, A. Ö. & Kandemir, İ. (2013). Comparison of two morphometric methods for discriminating honey bee (*Apis mellifera* L.) populations in Turkey. *Turk J Zool*, 37(2): 205-210.
17. Nawrocka, A., Kandemir, I., Fuchs, S., & Tofilski, A. (2018). Computer software for identification of honey bee subspecies and evolutionary lineages. *Apidologie*, 49: 172-184.
18. Ruttner, F., Tassencourt, L., & Louveaux, J. (1978). Biometrical-statistical analysis of the geographic variability of *Apis mellifera* L. *Apidologie*, 9: 363–381.

РОЗДІЛ 8.

ЕФЕКТИВНІСТЬ ВИКОРИСТАННЯ МІЖТИПОВИХ ГІБРИДІВ КАРПАТСЬКИХ БДЖІЛ

С.С. Керек, В.Ф. Череватов

Галузь бджільництва має вагомий вплив на економічний розвиток України. Особливо, якщо зважити на постійно зростаючий попит на мед та продукцію бджільництва і, особливо, в країнах Євроспільноти, що дає ще й можливість експорту своєї продукції. При споживанні, в першу чергу меду, а також інших продуктів, таких як маточне молочко чи перга, населення отримує до свого раціону цінні біологічно активні речовини (Bogdanov, 2016; Giampieri et al., 2022). Всі ці складові - основа, як здоров'я людей, так і продовольчої безпеки країни (El-Seedi, et al., 2022; Martinello & Mutinelli, 2021; Camacho-Bernal et al., 2021). Але значення медоносних бджіл для сільського господарства залишається важливим не тільки з позицій отримання специфічних продуктів, але і можливостей бути запилювачем ентомофільних культур, що суттєво впливає на врожайність останніх (Garibaldi et al., 2017; Khalifa et al., 2021; St Clair et al., 2020; Bartomeus et al., 2014). За твердженням вищенаведених авторів, ефект від запилення сільськогосподарських культур значно більший, ніж від одержання прямої продукції бджільництва, і він, у майбутньому, буде тільки зростати.

У подальшій інтенсифікації виробництва продуктів бджільництва особлива роль належить селекційно-племінній роботі. Від неї залежить створення нових породних типів, ліній, їх удосконалення, а також раціональне використання генофонду бджіл у регіональних системах розведення й гібридизації. Адже

тільки при допомозі селекції можна суттєво посилити генетичний потенціал виробництва продуктів бджільництва.

Дослідження свідчать, що в кожній природно-кліматичній зоні важливо використовувати адаптовані до місцевих умов форми медоносних бджіл, між якими може відбуватись обмін генетичною інформацією (Мерцин, 2006; Büchler, et al., 2014; Полищук, та ін. 2012). За таких умов можна цілеспрямовано досягнути бажаного ефекту гетерозису – властивості гібридів першого покоління перевищувати за життєздатністю, плодючістю та іншими ознаками покоління своїх батьків, що є важливим методом підвищення продуктивності пасік (Nelson, 1975; Sowa, Sowa, 1976; Аветисян та Черевко, 2001; Острроверхова, 2012).

У бджільництві, як і у тваринництві в цілому, нові селекційні досягнення потрібно всебічно оцінювати, при цьому важливо досліджувати їхні комбінаційні можливості. Це допоможе об'єктивно з'ясувати їх значення в регіональних системах розведення та гібридизації медоносних бджіл. Використання з цією метою внутрішньопородних гібридів дає можливість, поряд із підвищенням продуктивності, зберегти в чистоті породи бджіл (Бородачев та Савушкина, 2012). Особливо, зважаючи на те, що сьогодні у світі велика увага приділяється збереженню генетичної ідентичності місцевих популяцій медоносної бджоли. Крім того, не існує небезпеки прояву негативного впливу розщеплення та втрати частини господарсько-корисних ознак у нащадків наступних поколінь, що часто спостерігається при використанні міжпородних схрещувань (Ruttner, 1988; Szoloi et al., 2005). Створення ряду породних типів карпатських бджіл спонукає дослідників до вивчення можливості використання їх гібридів у виробничих умовах для отримання додаткової товарної продукції з пасік.

Виходячи із вищенаведеного, мета нашої роботи – дослідження ефекту внутріпородного (внутрірасового) схрещування Карпатського екотипу медоносних бджіл підвиду *Apis mellifera carnica* Pollmann у гірських та степових умовах України. Для досягнення мети висувались такі завдання: дослідити господарсько-корисні характеристики бджолиних сімей вихідних форм (Вучківський і Колочавський заводські типи) та їх гібридів в умовах Закарпатської області (передгірська зона) та Автономної Республіки Крим (степова зона) а також вивчити екстер'єрні ознаки бджіл батьківських форм та їх гібридів.

Матеріали та методи

Експериментальний матеріал і умови утримання бджіл. В дослідженнях використовували Вучківський та Колочавський внутрішньопородні типи Карпатського екотипу *Apis mellifera carnica* (Cherevatov et al. 2019). Вивчення господарсько корисних характеристик і морфометрії міжтипових гібридів та їх вихідних форм проводили в різних кліматичних умовах (рис. 1). Маток різного походження отримували на пасіках відділу селекції та репродукції карпатських бджіл ННЦ «Інститут бджільництва ім. П.І. Прокоповича». У подальшому ці матки використовували під час проведення експериментів на території Закарпаття та в умовах степової зони АР Крим (господарство В.В. Діговцова – приватна пасіка).

Бджіл утримували у стандартних багатокорпусних вуликах Рутівської системи (рамки розміром 435x230 мм), які розміщували на причепах. Експериментальні дослідження господарсько корисних характеристик бджіл карпатського екотипу різного походження проводили протягом чотирьох календарних років.

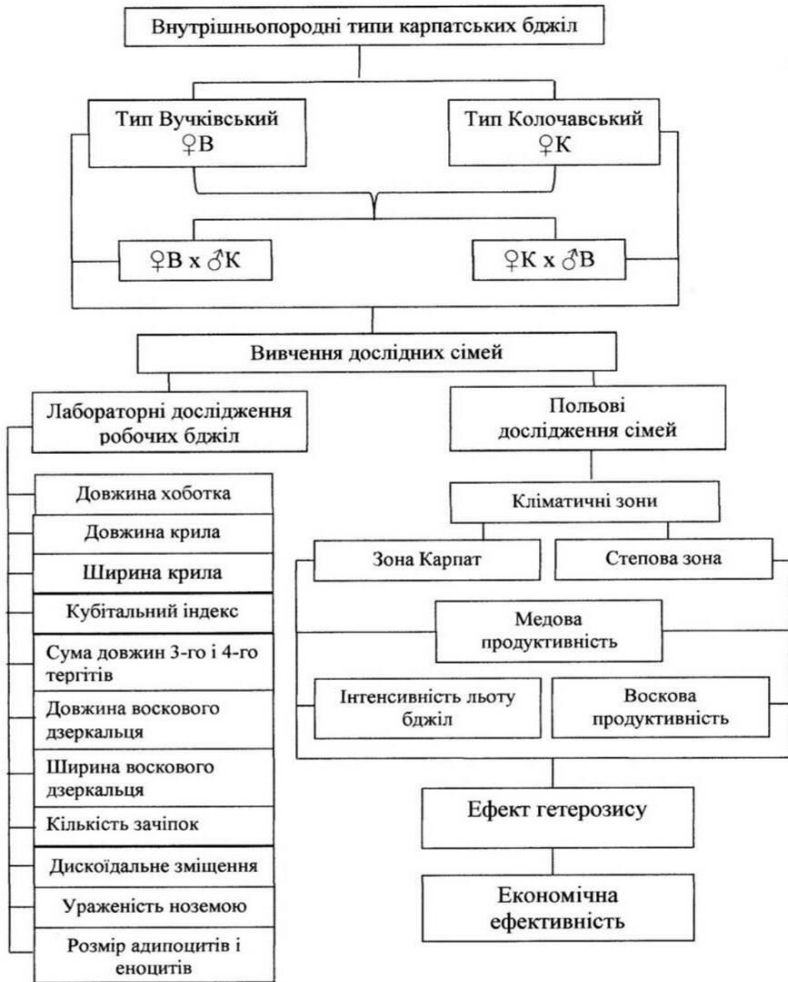


Рис. 1. Узагальнена схема досліджень.

Схема експерименту. Для організації експерименту було виведено неплідних бджолиних маток Вучківського і Колочавського заводських типів та проведено їх паруння із трутнями протилежних заводських типів у природних умовах на умовно ізольованих точках. Отже, в умовах Закарпаття та АР

Крим було сформовано 4 групи сімей різного походження за методом аналогів:

I група – бджолині сім'ї із матками Колочавського типу (♀Кол.);

II група – бджолині сім'ї із матками Вучківського типу (♀ Вуч.);

III група – бджолині сім'ї із матками Колочавського типу, які спаровані із трутнями Вучківського типу (♀Кол. x ♂Вуч.);

IV група – бджолині сім'ї із матками Вучківського типу, які спаровані із трутнями Колочавського типу (♀Вуч. x ♂Кол.).

Морфометричні ознаки бджіл вивчали за стандартними методиками (Алпатов, 1948; Goetze, 1964). Сила бджолоїної сім'ї визначається кількістю рамок-щільників, які обсиджують бджоли з обох боків у момент проведення обліку, або кількістю міжрамкових просторів (стандарт – 12 мм), повністю заповнених бджолами (Билаш та Кривцов, 1991).

Медову продуктивність оцінювали за валовим виходом меду від бджолоїної сім'ї за сезон (Броварський та ін., 2017). Оцінку кількості меду, яка залишається у гнізді, проводять за допомогою рамки – квадрата 5x5 см, прикладаючи її до щільника із запечатаним кормом. Такий квадрат на щільнику, містить 50 грамів меду. Мед, який відкачували, зважували за допомогою терезів. Так отримували кількість товарного меду. Масу валового меду отримували додаванням товарного меду до того, що залишився у бджолоїної сім'ї.

Гістологічне вивчення воскових залоз проводили на відпрепарованих стернітах за загальноприйнятими методиками з фіксацією у 2% розчині чотириокису осмію нейтралізованого фосфатним буфером. Виготовляли ультратонки зрізи (товщина 2 мкм) і забарвлювали їх метиленовим синім (Уикли, 1975).

Воскову продуктивність оцінюють за кількістю, відбудованих рамок з вощиною та будівельних рамок, сім'єю

бджіл протягом сезону. Також враховують забрус та віск отриманий під час чистки гнізда (Малков, 1985).

Визначення інтенсивності льоту робочих бджіл вивчали, підраховуючи кількість бджолиних особин, які вилетіли із вулика протягом 5 хвилин. Такі підрахунки проводили о 9, 11, 13, 15 та 17 годинах. Підрахунок проводили впродовж чотирьох днів.

Показник ефекту гетерозису (HFI) у гібридів першого покоління підраховували за формулою:

$$HFI = \frac{MAB - (MA + MB)}{2},$$

де MAB - значення ознаки у першого покоління;

MA - значення ознаки у першого заводського типу бджіл;

MB - значення ознаки у другій заводського типу бджіл.

Статистичний аналіз отриманих даних проводили за критерієм Стьюдента. Статистично достовірна різниця приймалась при $p \leq 0,05$ (Боднарчук та ін., 1996).

Результати досліджень та їх обговорення

Медова продуктивність сімей різного походження.

Великий вплив на досліджувану ознаку мають клімат і кормова база. Однак, є й індивідуальні можливості сімей використовувати рівні медозбірні умови і це є важливим критерієм при селекції високопродуктивних бджолосімей. Визначення їх медової продуктивності є найважливішою оцінкою результату селекційної роботи.

Проаналізувавши результати проведених досліджень валової медопродуктивності в умовах Закарпатської області (табл. 1), було встановлено, що продуктивність бджолосімей міжтипових гібридів достовірно не відрізняється від продуктивності вихідних форм. Однак слід відзначити тенденцію до підвищення медової продуктивності у гібридних форм.

Більш показові результати вивчення медової продуктивності карпатських бджіл різного походження отримані в умовах степової зони АР Крим на базі пасічного господарства Діговцова В.В. Порівняльна характеристика вказаної ознаки бджолосімей дослідних груп показана у таблиці 2. Отже, у вказаних умовах загальна продуктивність бджолосімей всіх груп була вищою майже у 3,5 рази у порівнянні з умовами гірської зони України. Аналіз отриманих результатів показав, що найбільший вихід меду був у тих бджолосім'ях, матки яких були вучківського походження, але спаровані із колочавськими трутнями.

Бджолині сім'ї цієї групи зібрали достовірно більше меду, ніж бджолосім'ї типу Вучківський на 21,1%, а бджолосімей з групи типу Колочавський перевершили на 31,1% і також були кращими за цим показником від групи з бджолами, що походять від маток типу Колочавський, спарованих з трутнями типу Вучківський лише на 3,6%.

Гібридні бджоли групи ♀К x ♂В були продуктивнішими за бджолосім'ї материнської форми (♀К) на 28,6%, а батьківської форми (♀В) – на 18,3%.

Бідніша кормова база та, в певній мірі, мінливі погодні умови Закарпатської області не дають бджолам у цій місцевості повноцінно проявити свій потенціал за досліджуваною господарсько-корисною ознакою. Це підтвердив порівняльний аналіз результатів дослідів, проведених у різних кліматичних умовах.

Отже, ефект гетерозису що до медової продуктивності, у бджолиних сімей проявляється у сприятливих медозбірних умовах.

Таблиця 1. Медова продуктивність (кг) бджолиних сімей міжтипових гібридів та їх вихідних форм в умовах гірської зони Закарпаття.

Походження	n	lim	M ± m	% до ♀ К	% до ♀ В	% до ♀ Кх♂В	% до ♀ Вх♂К	Сv, %
♀ Кол.	8	8,2-20,8	14,8±0,98	100	109,6	90,8	99,3	25,6
♀ Вуч.	7	7,8-16,7	13,5±0,84	91,2	100	82,8	90,6	19,8
♀ Кол. х ♂ Вуч.	8	10,4-21,3	16,3±1,26	110,1	120,7	100	109,4	23,3
♀ Вуч. х ♂ Кол.	10	9,2-19,3	14,9±0,95	100,7	110,4	91,4	100	21,2

Таблиця 2. Медова продуктивність (кг) бджолиних сімей міжтипових гібридів та їх вихідних форм в умовах степової зони АР Крим.

Походження	n	lim	M ± m	% до ♀ К	% до ♀ В	% до ♀ Кх♂В	% до ♀ Вх♂К	Сv, %
♀ Кол.	7	24 – 64	41,4 ± 5,4*	100	87,3	71,4	68,9	31,9
♀ Вуч.	6	37 – 62	47,4 ± 3,8**	114,5	100	81,7	78,9	18,1
♀ Кол. х ♂ Вуч.	5	52 – 73	58,0 ± 4,7*	140,1	122,4	100	96,5	16,1
♀ Вуч. х ♂ Кол.	11	38 – 81	60,1 ± 4,8**	145,2	126,8	103,6	100	25,1

Примітка: *, ** - відмінності достовірні в парах вихідної форми та відповідного гібриду ($p \leq 0,05$).

Отримані результати щодо медової продуктивності у гібридів добре узгоджуються із дослідженнями азіатською медоносною бджолою *Apis cerana*. Так, при схрещуванні двох підвидів, медопродуктивність гібридів зростала більше ніж на 20 % (Tran et al., 2014). Це спостерігався в період квітування медоносів. За відсутності стійких взятків цей ефект підвищення продуктивності у гібридів фактично не спостерігається (Oldroyd & Goodman, 1988).

Воскова продуктивність. Однією з надзвичайно важливих господарсько корисних характеристик бджолої сім'ї є восковиділення. Віск виділяють воскові залози, які розташовані на стернітах останніх 4-х сегментів черевця бджоли. Активно діюча воскова залоза (12-18 день життя імаго) представлена веретеноподібними клітинами, які підстеляються жировим тілом, до складу якого входять адипоцити (функція – накопичення поживних речовин) та еноцити (функції остаточно не з'ясовані, однак вважається, що вони накопичують шкідливі продукти метаболізму). Імаго робочих особин у віці з 4 по 11 день свого життя працює годувальницею личинок. Під час виконання своїх обов'язків годувальниці інтенсивно живляться, що призводить до накопичення поживних речовин в адипоцитах і, зрозуміло, кращого функціонування клітин воскових залоз. Відповідно до вищенаведеного, було визначено розміри адипоцитів жирового тіла, яке підстеляє воскові залози. Також досліджена воскопродуктивність між міжтипovими гібридами та їх вихідними формами.

У результаті наших досліджень з'ясовано, що розміри адипоцитів коливаються в широких межах від 43,33 до 65,97 мкм (табл. 3). При накопиченні поживних речовин збільшуються розміри клітин і відповідно їх площа.

Площа адипоцитів міжтипovих гібридів достовірно збільшується на 57,5 тис. мкм², що на 27,24 % більше у порівнянні з негібридними бджолами.

Таблиця 3. Розміри адипоцитів жирового тіла під клітинами воскової залози медоносних бджіл, ($M \pm m$, $n=20$).

Група сімей	Розмір адипоцитів					
	довжина, мкм		ширина, мкм		площа, тис.мкм ²	
	$M \pm m$	lim	$M \pm m$	lim	$M \pm m$	lim
♀ Вуч.	54,25 ^B ± 2,10	47,70– 59,62	48,66 ^B ± 0,57	43,33– 53,62	211,12 ^B ± 37,38	144,74– 301,89
♀ Вуч. х ♂ Кол.	63,47 ^C ± 2,06	52,12– 65,97	59,26 ^C ± 0,34	56,78– 61,33	268,64 ^C ± 28,91	166,06– 386,08

Примітка: у верхньому реєстрі різні букви (в, с) вказують на достовірну різницю ($p \leq 0,05$).

Отже, у гібридних бджолосімей складаються всі передумови для активного функціонування воскових залоз і, відповідно, воскопродуктивність повинна значно зростати.

Воскопродуктивність досліджували в умовах степової зони АР Крим. Різноманіття квіткових рослин створює конвеєр квітучих медоносів і постійний, як мінімум, підтримуючий взяток, що сприяє активній діяльності бджолої сім'ї. Саме підтримуючий взяток сприяє восковиділенню. Його вивчали підраховуючи кількість стільників, які бджоли відбудували на штучні вошині протягом пасічного сезону (табл. 4.) Гібридні форми, як і очікувалось, відбудували більше стільників. Так, матки Вучківського заводського типу схрещені із трутнями Колочавського заводського типу переважають за воскопродуктивністю свою вихідну форму по материнській лінії на 21%, а по батьківській – на 29%. Однак зауважимо, що хороша здорова помісна сім'я в умовах України при стабільному взятку за сезон відбудовує використовуючи вошину близько 13 стільників (Доскоч та ін., 2017). Також привертає увагу той факт, що воскопродуктивність вихідних форм

бджолиних сімей фактично не відрізняється; те саме спостерігається і у гібридних форм. В окремих випадках спостерігається високе значення коефіцієнта варіації. Що і призводить до думки, що ці, без сумніву, цікаві досліди необхідно продовжити і поглибити.

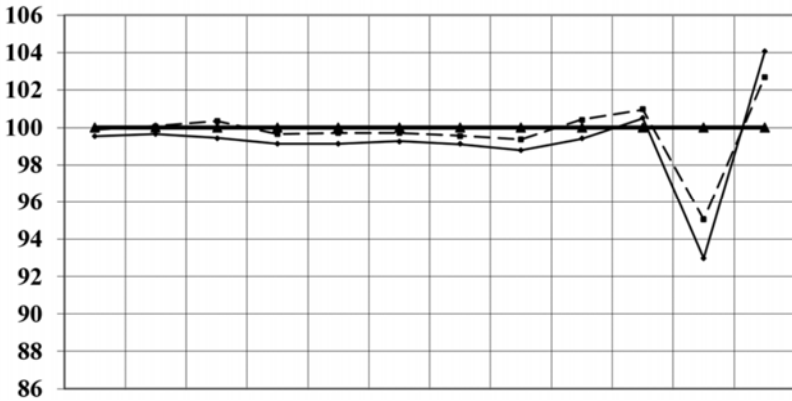
Таблиця 4. Воскова продуктивність сімей різного походження у степовій зоні АР Крим, шт. стільників.

Групи	n	lim	M ± m	Cv, %
♀Кол.	7	5 – 15	9,7 ± 1,369 ^в	34,5
♀Вуч.	6	9 – 14	10,8 ± 0,821	16,9
♀Кол. х ♂Вуч.	5	12 – 16	13,2 ± 0,890 ^с	13,6
♀Вуч х ♂Кол.	11	9 – 18	13,6 ± 1,014 ^с	23,7

Характеристика морфометричних ознак екстер'єру досліджуваних карпатських бджіл різного походження. Для визначення типової належності робочих бджіл і контролю їх якості вивчалися показники їх екстер'єрних ознак.

З літературних джерел відомо (Морозова, 1972; Тимченко, 1984), що для міжлінійних гібридів карпатських бджіл спостерігали збільшення значень деяких ознак екстер'єру по відношенню до обох батьків. Аналіз результатів досліджуваних екстер'єрних ознак робочих бджіл батьківських форм та їх гібридів у нашому досліді вказав на різний характер успадкування окремих ознак у гібридів різних варіантів поєднань, але не було виявлено зростання розмірів тіла у гібридних бджіл стосовно обох батьківських форм (рис. 3).

А



Б

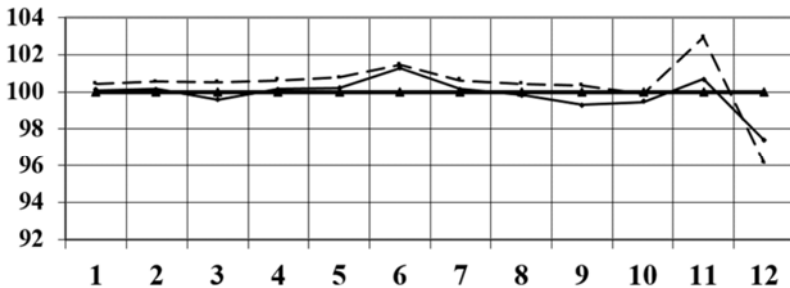


Рис. 3 Криві екстер'єрного профілю міждітипових гібридів карпатських бджіл, ♀Кол. x ♂Вуч. (тонка лінія) та ♀Вуч. x ♂Кол. (пунктирна лінія). (А) Різниця у % по відношенню до бджіл Вучківського типу (жирна лінія); (Б) різниця у % по відношенню до бджіл Колочавського типу (жирна лінія). Екстер'єрні ознаки: 1 – довжина хоботка, 2 – довжина крила, 3 – ширина крила, 4 – довжина 3-го тергіта, 5 – сума довжин 3-го і 4-го тергітів, 6 – довжина воскового дзеркальця, 7 – ширина воскового дзеркальця, 8 – довжина лапки, 9 – ширина лапки, 10 – тарзальний індекс, 11 – кубітльний індекс, 12 – кількість зачіпок.

Якщо вести мову про екстер'єрні ознаки, які характеризують розміри тіла бджіл, то за цими показникам робочі особини групи ♀В х ♂К достовірно переважали бджіл групи ♀К х ♂В. Але по відношенню до батьківських форм, досліджувані ознаки у гібридних бджіл обох груп займали проміжне положення, як видно на їх екстер'єрних профілях.

Визначення інтенсивності льотної діяльності карпатських бджіл різних типів та їх гібридів. З метою встановлення фактора, який призвів до росту медової продуктивності гібридного покоління бджіл без особливих змін у розмірі їх тіла, було проведено дослідження із визначення інтенсивності льоту бджіл Вучківського та Колочавського типів, а також їх гібридів (табл. 5).

Таблиця 5. Показники інтенсивності льоту та сили дослідних бджолосімей, гірська зона Закарпаття.

Походження	Показник					
	Кількість вильотів за 5 хв.			Середня сила сімей за 3 міс., вул.		
	lim	M ± m	Cv,%	lim	M ± m	Cv,%
♀Кол.	197 – 591	367,1 ± 11,56 ^a	24,4	6,9 – 7,8	7,4 ± 0,32	6,4
♀Вуч.	168 – 579	372,0 ± 11,84 ^a	24,6	7,0 – 7,8	7,4 ± 0,29	5,4
♀Вуч. х ♂Кол.	285 – 857	454,1 ± 13,82 ^b	23,6	7,6 – 8,8	8,2 ± 0,43	7,2
♀Кол. х ♂Вуч.	261 – 804	442,6 ± 12,94 ^b	22,6	7,6 – 8,7	8,1 ± 0,39	6,9

Примітка: у верхньому регістрі різні букви (а, б) вказують на достовірну різницю ($p \leq 0,05$)

Усі підрахунки вильоту бджіл із вуликів проводились у сприятливу для їх льоту погоду у червні, коли цвіло лучне різнотрав'я. Як видно із таблиці, інтенсивність льоту бджіл у сім'ях міжтипових гібридів була достовірно вища, ніж у їх батьківських форм. Результати обліків сили дослідних сімей протягом перших трьох місяців пасічницького сезону показали відсутність між ними достовірної різниці.

Отже, підвищена медова продуктивність сімей міжтипових гібридів залежить від їх здатності більш інтенсивно вилітати за взятком.

Висновки

Проведені досліді вказують на доцільність і перспективність отримання внутрішньопородних гібридів карпатських бджіл. Внаслідок схрещування різних типів, виникає явище гетерозису, яке проявляється у потомстві, при сприятливих медозбірних умовах, як підвищена медова продуктивність.

Список літератури

1. Аветисян, Г. А., & Черво, Ю. А. (2001). *Пчеловодство*. М.: ИРПО, Академия.
2. Алпатов, В. В. (1948). *Породы медоносной пчелы*. М.: Изд-во Моск. об-ва испыт. природы.
3. Билаш, Г. Д., & Кривцов, Н. И. (1991). *Селекция пчел*, М.: Агропромиздат.
4. Боднарчук, Л. І., Багрій, І. Г., & Бугера, С. І. (1996). *Племінна робота у бджільництві з основами біометрії*. Київ: Українська академія аграрних наук, Інститут бджільництва ім. П.І. Прокоповича.
5. Бородачев, А. В., & Савушкина, Л. Н. (2012). Сохранение и рациональное использование генофонда пород медоносной пчелы. *Пчеловодство*, 4: 3–5.

6. Броварський, В. Д., Бріндза, Я., Отченашко, В. В., Повозніков, М. Г., & Адамчук, Л. О. (2017). *Методика дослідної справи у бджільництві*. Київ: Видавничий дім «Вініченко».
7. Доскоч, І. М., Керек, С. С. & Григорків Л. М. (2017). *Основи племінної роботи у бджільництві*. Броди-Просвіта. 63.
8. Малков, В. В. (1985). *Племенная работа на пасеке*. М.: Россельхозиздат.
9. Мерцин, І. І. (2006). Селекція бджіл Рахівського типу в Закарпатській області. *Науковий вісник Національного аграрного університету*, 94: 69-77.
10. Морозов, А.В. (1972). *Получение и испытание межлинейных гибридов карпатских пчел*. Автореф. дис. канд. с-х наук. Москва.
11. Островецьова, Н. В. (2012). Оценка гибридных популяций медоносной пчелы. *Пчеловодство*, 3: 14–17.
12. Полищук, В. П., Гайдар, В. А., & Корбут, О.В. (2012). *Пасека*. К.: Перфект Стайл.
13. Тимченко, Н. М. (1984). *Повышение продуктивности пчеловодства нечерноземной зоны путем использования межлинейных гибридов карпатских пчел*. Автореф. дис. канд. с-х наук. Москва.
14. Уикли, Б. С. (1975). *Электронная микроскопия для начинающих*. М.: Мир.
15. Bartomeus, I., Potts, S. G, Steffan-Dewenter, I., ... Krewenka, K. M., & Bommarco, R. (2014). Contribution of insect pollinators to crop yield and quality varies with agricultural intensification. *PeerJ*, 2: e328.
16. Bogdanov, S. (2016). Pollen: nutrition, functional properties, health. *The Pollen Book*. ed. S. Bogdanov (Switzerland: Bee Product Science), 1–34.
17. Büchler, R., Costa, C., Hatjina, F., ... Conte, Y. L., & Wilde, J. (2014). The influence of genetic origin and its interaction with

- environmental effects on the survival of *Apis mellifera* L. colonies in Europe. *J Apic Res*, 53(2): 205–214.
18. Camacho-Bernal, G. I., Cruz-Cansino, N. dS., Ramírez-Moreno, E., ... Castañeda-Ovando, & A., Suárez-Jacobo, Á. (2021). Addition of bee products in diverse food sources: Functional and physicochemical properties. *Appl Sci*, 11(17): 8156.
 19. Cherevatov, O. V., Panchuk, I. I., Kerek, S. S., & Volkov, R. A. (2019). Molecular diversity of the CoI-CoII spacer region in the mitochondrial genome and the origin of the Carpathian bee. *Cytol Genet*, 53(4): 276-281.
 20. El-Seedi, H. R., Eid, N., El-Wahed, A. A., ... Algethami, A. F., & Khalifa, S. A. (2022) Honey bee products: preclinical and clinical studies of their anti-inflammatory and immunomodulatory properties. *Front Nutr*, 8: 761267.
 21. Garibaldi, L. A., Requier, F., Rollin, O., & Andersson, G. K. (2017). Towards an integrated species and habitat management of crop pollination. *Curr Opin Insect Sci*, 21: 105-114.
 22. Giampieri, F., Quiles, J. L., Cianciosi, D., ... Alvarez-Suarez, J. M., & Battino, M. (2022). BEE products: an emblematic example of underutilized sources of bioactive compounds. *J Agric Food Chem*, 70(23): 6833–6848.
 23. Goetze, G. (1964). *Die Honigbiene in natürlicher und künstlicher Zuchtauslese* Parey. Hamburg.
 24. Khalifa, S. M., Elshafiey, E. H., Shetaia, A. A., ... Musharraf, S. G., & El-Seedi, H. R. (2021). Overview of bee pollination and its economic value for crop production. *Insects*, 12(8): 688.
 25. Martinello, M., & Mutinelli, F. (2021). Antioxidant activity in bee products: a review. *Antioxidants*, 10(1): 71.
 26. Nelson, D. (1975). An evaluation: a cross between New Zealand and California honey bee stocks. *Am Bee J*, 6, 228 – 229.
 27. Oldroyd, B. P. & Goodman, R. D. (1988). Inbreeding and heterosis in queen bees in relation to brood area and honey production. *Aust J Agric Res*, 39: 959-964.

28. Ruttner, F. (1988). *Biogeography and taxonomy of honey bees*. Heidelberg, Berlin, New York: Springer Verlag.
29. Sowa, S., & Sowa, E. (1976). Wartość użytkowa mieszańców pokolenia pszczoły gruzińskiej i krainskiej z pszczoła miejscowa w różnych warunkach użytkowych. *Pszczelarstwo*, 5: 4 – 5.
30. St Clair, A. L., Zhang, G., Dolezal, A. G., O'Neal, M. E., & Toth, A. L. (2020). Diversified farming in a monoculture landscape: effects on honey bee health and wild bee communities. *Environ Entomol*, 49(3): 753-764.
31. Szoloi Matroy, E., Szoloi, T., & Szoloi, D. (2005). *Méhtenyésztés*. Budapest.
32. Tran, V. N., Myeong, L. L., Ha, S. S., Hye, K. K., & Gyu, H. B. (2014). Biological characteristics of the hybrids between honeybee *Apis cerana cerana* Dong Van with honeybee *Apis cerana indica* Ha Tay and Yen Bai in Vietnam. *J Apic*, 4: 1-7.

РОЗДІЛ 9.

МОЛЕКУЛЯРНІ МАРКЕРИ У ФІЛОГЕНЕТИЦІ МЕДОНОСНОЇ БДЖОЛИ

О. В. Череватов, Р. А. Волков

Медоносна бджола *Apis mellifera* L. являє собою яскравий приклад високополіморфного виду, природний ареал якого охоплює Європу, Азію (Близькій Схід та Кавказ) та Африку (Ruttner, 1988). У 90-х роках минулого сторіччя з використанням морфометричних даних було виділено 24 підвиди (або раси) бджоли медоносної (Garnery et al., 1992). На сьогодні вже відомо не менше 30-ти підвидів *A. mellifera* (Papachristoforou et al., 2013), з яких за офіційними даними на території України трапляються чотири: *A. mellifera carnica*, *A. m. caucasica*, *A. m. macedonica* та *A. m. mellifera* (Метлицька та ін., 2010; Метлицька та ін., 2012).

Поки що питання виникнення, шляхів міграції та поширення підвидів медоносної бджоли залишаються остаточно не вирішеними.

В еволюції *A. mellifera* виділяють три основні етапи. Перший з них – це порівняно древня дивергенція від азійських видів роду *Apis*. Наступний – міграція з території східного Ірану різними шляхами через Близький Схід та Кавказ до Африки та Європи, що супроводжувалось диференціацією на підвиди. Третій етап – це штучний добір, гібридизація та розповсюдження на територію Америки та Австралії унаслідок діяльності людини (Whitfield et al., 2006).

Найбільш дискусійним досі залишається питання про природні шляхи міграції *A. mellifera*. Першою була

запропонована гіпотеза щодо виникнення виду *A. mellifera* на Близькому Сході та поступову колонізацію Європи через східний (Турція та Балкани) та західний (північний захід Африки та Піренейський півострів) маршрути (Ruttner, 1988). Деякі дослідники, хоча і вважали Середній Схід місцем виникнення виду, але заперечували існування західного шляху міграції (Garner et al., 1992). Інші, навпаки припускали наявність західного маршруту поширення бджіл, але вважали, що після міграції з території Ірану основні внутрішньовидові групи медоносної бджоли сформувались в межах Африки і пізніше колонізували Європу (Whitfield et al., 2006; Magnus et al., 2014).

У цьому огляді ми поставили за мету продемонструвати ефективність використання методів молекулярної генетики для вирішення численних питань еволюції та філогенії *Apis mellifera*.

Молекулярні маркери у перетинчастокрилих

За останні десятиліття кількість робіт з філогенетики перетинчастокрилих комах, у яких використовують порівняльний аналіз тих чи інших ділянок ДНК, зростає у геометричній прогресії. У розпорядженні молекулярної систематики тепер є підходи, які дозволяють вести дослідження на самих різних таксономічних рівнях – від індивідів і популяцій до рядів і надрядів. Завдяки цьому застосування молекулярних методів стало золотим стандартом при вивченні еволюції та філогеографії таксонів різного рівня (Метлицька та ін., 2010; Alattal et al., 2014; Muli et al., 2014; Eibach, 2015).

Зокрема, можна умовно виділити такі підходи, які до певної міри перетинаються.

1. Порівняння анонімних ділянок геному з невідомими функціями і часто незрозумілою локалізацією шляхом сканування мутацій по всьому геному. Ця група методів дає

загальну оцінку молекулярно-генетичної подібності порівнюваних таксонів (Nielsen et al., 2000).

2. Пошук таксоноспецифічних родин повторюваних послідовностей, або варіантів повторів, спільних для ДНК різних видів. Цей підхід дозволяє виявити відповідність між еволюцією таксонів, виникненням і поширенням в геномах окремих генетичних елементів і родин повторів (Gillespie et al., 2006; Peng et al., 2012).

3. Визначення нуклеотидної послідовності окремих генів або некодуючих ділянок ядерної або мітохондріальної ДНК (мтДНК – див. нижче) і їх порівняння у різних організмів. В результаті можливо встановити, які конкретні заміни нуклеотидів відбулися в аналізованій ділянці ДНК в різних еволюційних лініях і побудувати філогенетичні дерева (Ashokan, 2011; Wang et al., 2012; De La Rúa et al., 2013; Muñoz et al., 2015).

Генетичне профілювання з використанням ПЛР

Різні модифікації методу ПЛР лягли в основу створення різноманітних типів ДНК-маркерів, які широко використовуються в даний час у різних галузях біології та медицини для порівняння анонімних ділянок геному з невідомими функціями (Hunt & Page, 1995; Vouga et al., 2005; Cánovas et al., 2011; Nikolova, 2011).

AFLP (amplified fragment length polymorphism). До методів, які дають змогу ефективно встановлювати генетичні профілі підвидів та екотипів, зокрема й екотипів медоносних бджіл належить AFLP. Зокрема, за допомогою цього методу вдалося оцінити структуру 20 популяцій медоносних бджіл, *A. m. meda* на території Ірану. Встановлено, що на цій території існує лише дві генетично близькі між собою групи бджіл. Така гомогенність популяції *A. m. meda* веде до підвищення

гомозиготності популяції та в довгостроковій перспективі формування ендемізму цих бджіл (Rahimi et al., 2022).

Крім того, метод AFLP застосовується при пошуку локусів, які контролюють кількісні ознаки, QTLs (від англ. Quantitative Trait Loci). Так, у дослідженнях поведінкових ознак бджіл було використано більш ніж 400 AFLP-маркерів, які дозволили виявити три QTL (aff 2–4). Ці локуси мають вплив на поведінку, а саме – контролюють вік, при якому відбувається перехід до касти фуражирів (Rueppell et al., 2004).

SSR (simple sequence repeats), або мікросателітні маркери. Часто для оцінки генетичного різноманіття та баркодингу бджіл використовують аналіз мікросателітних ділянок геному. Наприклад, популяції медоносних бджіл о. Кіпр, *A. m. cypria* були проаналізовані з використанням ядерних SSR-маркерів та мтДНК. Усього відібрали 268 колоній з шести різних локацій (Kyrenia, Katydata, Flassou, Alabra, Troulloi та Alassa), які охоплюють віддалені райони острова. Порівняльний аналіз мтДНК показав, що всі популяції належать до еволюційної гілки С, гаплотипу С1, крім популяції з м. Киренія, в якій виявлено гаплотипи С1, С2, С6 і М7. Результати аналізу мікросателітної ДНК з подальшою побудовою філогенетичного дерева підтвердили, що більшість популяцій належать до гілки С, але популяція з Киренії чітко відокремлена від інших і більше схожа на популяції з Середнього Сходу, які належать до лінії О. Отже, кіпрських бджіл, *A. m. cypria* можна відрізнити від інших підвидів *A. mellifera*, орієнтуючись як на відмінності мтДНК, так і за набором ядерних мікросателітних маркерів (Papachristoforou et al., 2013). При цьому наявні дані вказують, що популяція з Киренії імовірно має гібридне походження за рахунок інтрогресії генетичного матеріалу еволюційної лінії О.

ISSR (inter-simple sequence repeats) маркери. Іншим ефективним методом аналізу спорідненості медоносних бджіл є застосування ISSR-маркерів (Paplauskienė et al., 2006; Ceksteryte

et al., 2012; Shouhani et al., 2014). Використання цього методу дозволило провести оцінку генетичних особливостей ліній медоносних бджіл, створених селекціонерами у Литві, а також інтродукованих підвидів. Дві лінії *A. m. carnica*, виведені в Литві, порівнювали з тими, які були завезені з Чехії та Словенії, а також з підвидом *A. m. caucasica*, завезеним з Кавказу, і місцевими гібридами Бакфаста. Генетичну структуру досліджували за допомогою чотирьох простих праймерів: (ATG)₅GA, (TCC)₅GT, (AGAC)₄GC і (GACA)₄GT. Праймери з тринуклеотидними мотивами, які використовувалися в аналізах ДНК бджіл, продукували від п'яти до десяти ампліфікатів, а тетрануклеотидні — від шести до семи. Праймер (TCC)₅GT дозволив ампліфікувати чіткий, специфічний фрагмент у *A. m. caucasica* довжиною 800 нп, який також був у 40% проаналізованих особин Бакфаста. З використанням методу оптимізації дендрограм UPGMA за отриманими результатами було побудовано дендрограму, яка містить чотири кластери. Виведені у Литві лінії *A. m. carnica* потрапляють у окремий кластер (Seksteryte et al., 2012).

Застосування ISSR-маркерів дало змогу оцінити генетичне різноманіття популяцій медоносних бджіл у провінції Керман (Іран). Проаналізовано 30 зразків бджіл із шести популяцій (Kerman, Jiroft, Raein, Rabor, Vardsir і Flo). При використанні для ПЛР-праймерів (AC)₈G та (AGAC)₄GC в профілях ДНК бджіл виявлено 16 поліморфних фрагментів. Кількість фрагментів, які спостерігалися в профілях ДНК різних бджолиних колоній, варіювала від двох до восьми, а їх розміри коливались у межах 150–1000 нп. На основі отриманих даних зроблені висновки, що популяції медоносних бджіл у Кермані мають низьку генетичну різноманітність (Bahador et al., 2016).

Генетичне різноманіття та філогенетичні зв'язки між популяціями медоносних бджіл Іраку були також охарактеризовані з використанням ISSR-маркерів у іншому

дослідженні. ПЛР-ампліфікацію геномної ДНК проводили з використанням десяти ISSR-праймерів (A1-A10). На загал отримано 50 поліморфних ампліфікатів, причому кількість електрофоретичних смуг для окремих зразків коливалася від восьми до 12 (в середньому 9,62), а відсоток поліморфних локусів становив 73,6. Отримане філогенетичне дерево містило два основні кластери, перший з яких охоплював три популяції (Дахук, Арбіль і Сулейманія), а другий – дві популяції (Кіркук і Кафрі) (Ahmad et al., 2018).

Цільовий аналіз окремих ділянок геному

Не всі гени / білки підходять в якості філогенетичних маркерів, і не всі молекулярні маркери придатні для аналізу конкретної групи організмів. Методи скринінгу молекулярних послідовностей з визначеними функціями дозволяють виявляти відмінності, спричинені мутаціями, які призводять до появи альтернативних алелів. Виявлення такого різноманіття ділянок геному часто має прикладне значення у селекційній роботі (Kim et al., 2019), або напряму у виробництві (Park et al., 2019). Тому цільовий аналіз ділянок геному набув поширення у серед молекулярних досліджень (Magnus et al., 2014; Ramya & Behera, 2023).

Маркерні ділянки, локалізовані в мітохондріальній ДНК

Мітохондріальна ДНК тварин представлена локалізованою у мітохондріях кільцевою молекулою, яка містить 37 генів, які кодують 13 білків, 22 тРНК і дві рРНК. У складі мтДНК також наявні некодувальні області (АТ-багаті ділянки), які відповідають за регуляцію транскрипції та реплікації (Wolstenholme, 1992). Загалом мітохондріальний геном характеризується відносною консервативністю, хоча порядок, у якому гени (особливо гени тРНК) організовані в молекулі мтДНК виявився мінливішим,

ніж це вважалось раніше (Wolstenholme, 1992; Peng et al., 2017). У більшості випадків мітохондріальний геном успадковується по материнській лінії без рекомбінації, тому весь набір генів успадковується як одна одиниця (Avisé et al., 1994). Водночас характерною особливістю ядерного геному перетичастокрилих загалом і медоносних бджіл, зокрема, є відносно високий рівень хромосомних перебудов протягом еволюції (Liu et al., 2015). У межах ядерного геному наявні області з нижчим або вищим рівнем нуклеотидних замін (Eimanifar et al., 2018). Завдяки цьому для аналізу можна вибрати регіон, мінливість якого найбільше відповідає задачам дослідження.

Мітохондріальна ДНК широко застосовується у якості маркера для дослідження філогенії та молекулярної систематики перетичастокрилих. Зокрема, порівняльний аналіз мітохондріального геному активно використовують для дослідження еволюційних зв'язків і визначення підвидової (породної) належності бджоли медоносної та інших тварин (Seksteryte et al., 2012).

Через порівняння кількох локусів мтДНК вдалося з'ясувати, що дивергенція сучасних видів *Apis* відбулася принаймні 6 мільйонів років тому, а сам вид *A. mellifera* поділився на підвиди близько 1 мільйона років тому (Garnery et al., 1992). Проте пізніші порівняння геномів бджіл показало, що підвиди, які сформували основні генетичні гілки, утворилися близько 300 тис. років тому. Ці ж дослідження показали диференціацію на основні підвиди в межах Європи протягом 13–38 тис. років тому (Wallberg et al., 2014).

Мітохондріальними генами, які найширше застосовують у таксономії різних груп комах, є гени, котрі кодують різні субодиниці цитохром оксидази (CO), особливо *COI* (Tanaka & Kahono, 2003; Özdil & İlhan, 2012; Qian et al., 2014). Також у філогенетичних дослідженнях бджіл використовують й інші

ділянки мтДНК – ген *COII* (Meixner et al., 2013), міжгенну ділянку *COI-COII* (Rortais et al., 2011) та гени *ND1-5* (Martimianakis et al., 2011).

Зокрема, вивчення молекулярної мінливості мтДНК бджіл підтвердило висновки, попередньо зроблені з використанням морфометричних критеріїв для оцінки філогенетичних відносин і додатково продемонструвало існування трьох еволюційних гілок (груп) бджоли медоносної – А, М і С. Згодом завдяки рестрикційному аналізу міжгенної ділянки *COI-COII* мтДНК та секвенування гена другої субодиниці NADH (ND2) було ідентифіковано основні мітотиби, що дозволило уточнити межі між еволюційними гілками, їх таксономічний склад та історію походження підвидів (Agiás & Sheppard., 2005; Miguel et al., 2011). Надалі ці дослідження було доповнено аналізом одонуклеотидного поліморфізму, SNP (англ. single nucleotide polymorphism) ядерного геному. Результатом стало доведення існування чотирьох еволюційних гілок *A. mellifera* – А, М, С та О (рис. 1; Nan, 2012).

Міжгенний спейсер *COI-COII* належить до добре досліджених ділянок мітохондріального геному бджіл. У різних підвидів (порід) бджіл ця ділянка складається з різних наборів двох основних послідовностей, P/Ро і Q. Унаслідок цього у бджіл різного походження продукти ампліфікації мають значні відмінності у величинах молекулярних мас. У бджіл африканського походження з еволюційної лінії А розмір ампліфікатів складає 638–830 нп (у підвидів *A. m. major* та *A. m. intermissa*, відповідно). Представники лінії М відрізняються «високомолекулярним» мітотипом із розміром ампліфікатів 825–1021 нп (різні екотиби підвиду *A. m. iberica*). Для представників гілки С характерні ДНК-ампліфікати розміром 571–572 нп (*A. m. carnica*, *A. m. caucasica*), що пов'язано із делецією ділянки Р (Garnery et al., 1992).

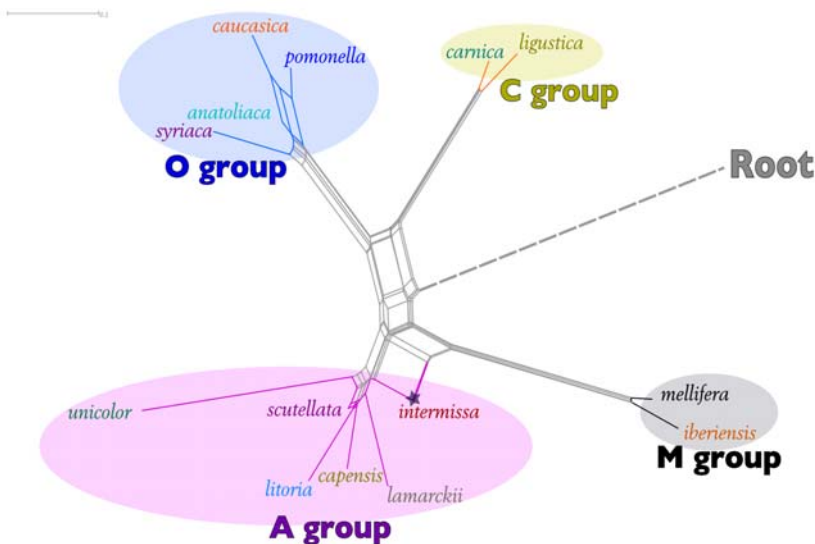


Рис. 1. Neighbor-joining філогенетична мережева структура, яка відображає спорідненість 14 підвидів *Apis mellifera*. Кладограма отримана за результатами аналізу розподілу 1136 SNP. Зірочкою позначений підвид *A. m. intermissa*, який має складне гібридогенне походження (Han, 2012).

Саме особливості послідовності P дозволяють розрізнити бджіл різного походження: у представників еволюційної гілки М розмір цієї послідовності становить 54–56 нп, гілки А – 62–69 нп, тоді як у гілці С її взагалі немає. Крім того, мтДНК гаплотипу С містить лише один фрагмент Q, водночас як для гаплотипів А і М характерні чотири копії послідовності Q (Garnery et al., 1992; Irfan et al., 2006).

Відмінності в структурі мтДНК зазвичай спричинені не лише інсерціями чи делеціями відносно протяжних ділянок, але й SNP-мутаціями, які широко використовують як молекулярно-генетичні мітки для побудови кладограм у молекулярній філогенетиці. Найчастіше SNP знаходять у некодувальних

ділянках (наприклад, у спейсерній ділянці *COI-COII*, спейсерах між генами рибосомних РНК та ін.) (Chávez-Galarza et al., 2013; Cherevatov et al., 2019, 2020). З огляду на те, що мутації в некодувальних ділянках не позначаються на структурі кінцевих продуктів гена (тобто не мають впливати на життєздатність), можна очікувати пряму залежність між рівнем поліморфізму і філогенетичною відстанню між організмами.

Тривалий час дискусійним залишалося питання про філогенетичні зв'язки між підвидами *A. mellifera*. Досліджуючи SNP різних ділянок мітохондріального геному вдалося встановити, що європейська група М найближче пов'язана з африканською А і найбільше віддалена від іншої європейської групи, С (рис. 1). Це свідчить про те, що дві європейські лінії виникли незалежно, і деякі дослідники вважають це підтвердженням гіпотези про існування західного шляху міграції та розповсюдження бджоли медоносної з Африки в Європу через Піренейський півострів. Унаслідок цього на межі ареалів відбувалося схрещування «Європейських» бджіл групи М, які існували там раніше, із «Африканськими» мігрантами групи А, що призвело до посиленого обміну генами між цими групами. Результатом стало, зокрема, формування та поширення гібридних форм, які виникли на основі підвиду *A. m. scutellata* (Hou et al., 2013; Qian et al., 2014). За такого сценарію африканські підвиди виступають в ролі батьківської або сестринської групи щодо європейської частини групи А. При цьому позиція певних підвидів групи А на філогенетичній дендрограмі залежала від того, чи використовувався для порівняння підвид *A. m. intermissa*. Цей підвид має складне гібридогенне походження та виник в результаті гібридизації представників груп А та М (рис. 1). Втім, наявність двох генетично віддалених ліній С та М дає змогу впевнено стверджувати, що медоносна бджола принаймні двічі колонізувала Європу (Han, 2012).

Також вдалося з'ясувати, що темна європейська медоносна бджола, *A. m. mellifera*, яка належить до лінії М, невпинно витісняється зі свого природного ареалу: незважаючи на впровадження стратегій управління для збереження генетичної цілісності, цей підвид все більше накопичує гени комерційних медоносних бджіл, які належать до лінії С (Miguel et al., 2007).

У ряді європейських країн унаслідок кочового бджільництва та комерційного розведення відбувається активний потік генів між бджолиними популяціями навіть віддалених підвидів. Тому для генетичного профілювання популяцій медоносною бджолою з різних районів Албанії, Болгарії, Греції, Італії, Кіпру, Словенії і Туреччини проведено аналіз з використанням в якості молекулярних маркерів мітохондріальних генів *ND5* та *COI*, що дозволило ідентифікувати сім гаплотипів для *COI* та вісім – для *ND5*. На загал, поєднуючи дані, отримані для обох маркерних ділянок, виявлено дванадцять гаплотипів (Lechner et al., 2013).

Наступним етапом вивчення еволюції та геногеографії бджіл є розробка експрес-методів генотипування на основі попередньо виявлених SNP та скринінг значної кількості зразків із великих територій. Для цього, зокрема, використовуються специфічні ендонуклеази рестрикції. Наприклад, за допомогою *DraI* визначається поліморфізм ділянки *COI-COII*, що дозволяє ідентифікувати більш ніж 50 гаплотипів, зокрема – для підвидів, які належать до ліній А і М. Значну популярність цей метод має, якщо виникає необхідність визначення породної належності бджіл, особливо в регіонах, що знаходяться на границі ареалів представників різних еволюційних гілок. Ще одна сфера застосування методу – моніторинг чистопородних резерватів аборигенних бджіл, що необхідно для збереження їх унікальних генофондів із високою адаптивною здатністю до місцевих географічних та екологічних умов (Rortais et al., 2011).

Генотипування ділянки *COI-COII* за допомогою ендонуклеази *Dra I* дозволяє відрізнити не лише різні підвиди бджіл, але й локальні раси та екотипи в межах одного підвиду. Так, для *A. m. mellifera* на території Франції, Іспанії, Португалії, Марокко та Гвінеї було ідентифіковано 20 мітотипів, з яких найбродповсюдженішими виявились М4 та М4'. Зазначимо, що присутність *A. m. mellifera* на території Гвінеї, яка була встановлена шляхом аналізу ділянки *COI-COII*, не відповідає традиційним уявленням (Ruttner, 1988) і, можливо, є наслідком діяльності людини у нещодавньому минулому. Серед виявлених 20 мітотипів шість – М6, М7, М8, М17, М19 та М40 – трапляються часто, а решта – зрідка. При цьому мітотип М4 видається еволюційно вихідним, а інші – похідними від нього. На думку авторів, такий характер мінливості узгоджується із припущенням, що лінія М на території Європи протягом кількох періодів зледенінь зазнала кількох скорочень чисельності популяцій («пройшла через горлечко пляшки»), що призвело до зменшення генетичного різноманіття (Garnery et al., 1998; Meixner et al., 2013).

Різноманіття, яке нині спостерігається в лінії М, пояснюється нещодавнім розширенням ареалу *A. m. mellifera* внаслідок інтрогресії з Іспанії до північно-західної Європи. Ця гіпотеза добре узгоджується із географічним розповсюдженням різних мітотипів. Так, в Іспанії поширені мітотипи М3, М7, М8 і М16, тоді як у Франції переважає мітотип М4, а інші трапляються дуже зрідка. Вважається, що ці рідкісні мітотипи з'явилися після останнього льодовикового періоду і не встигли широко розповсюдитись (Garnery et al., 1993; Garnery et al., 1998; Bertrand et al., 2015).

Аналогічні дослідження африканізованих медоносних бджіл, які мешкають на території США, дали змогу виявити 12 мітотипів, сім з яких раніше не описані. Серед 172 зразків 77 % складала два мітотипи, А1 і А1d, натомість мітотипи А1А, А26с, А26d, А29а і А30 були представлені поодинокими особинами. Можливою причиною, чому ці нові мітотипи не

ідентифіковані раніше, може бути низька чутливість методів, застосовуваних для їх виявлення. Кілька мітотипів медоносних бджіл, які належать до гілки А, раніше виявлені в Південній Америці та Мексиці за допомогою використання ПЛР-ПДРФ і аналізу послідовностей ДНК. Отримані дані підтверджують попередні висновки, зроблені при аналізі генетичної мінливості африканізованих медоносних бджіл в Мексиці, Колумбії і на півночі Бразилії. Зокрема, результати свідчать, що мітотип А1 виник раніше, ніж А4 (Szalanski & Magnus, 2010; Branchiccela et al., 2014).

Філогенетичний аналіз показав, що А-мітотиби формують на дендрограмі кладу, відокремлену від ліній М, С і О. За допомогою статистичного аналізу виявлено значну кількість мітотипів з низькою зустрічальністю. Така картина відповідає уявленням, що лінія А зазнала суттєвого розширення ареалу, яке супроводжувалось формуванням ізольованих локальних популяцій, в межах яких й виникали нові мітотиби. Значна генетична гетерогенність, що спостерігається для бджіл лінії А в США, підтримує гіпотезу про їх неодноразову інтродукцію (Szalanski et al., 2010; Branchiccela et al., 2014).

Іншою ділянкою мтДНК медоносних бджіл, яка використовується у молекулярній таксономії, є послідовність 16S рДНК (Gillespie et al., 2006), дослідження якої застосовуються для ідентифікації різних еволюційних ліній бджіл або найпоширеніших підвидів у межах цих ліній. Так, для ліній А, С, М був розроблений ПДРФ-аналіз з використанням ендонуклеаз рестрикції *Eco* RI, *Dra* I, *Vsp* I, *Alu* I, *Hinc* II та *Taq* I, який застосовується в селекції (Collet et al., 2007).

Крім того, 16S рДНК використовується для ідентифікації меду, виробленого бджолами родів *Apis* чи *Trigona*. Для цього розшифровують ділянку протяжністю 300 нп із наступним філогенетичним аналізом. Наявність численних нуклеотидних замін у цій ділянці 16S-рДНК дозволяє легко ідентифікувати види *A. cerana*, *A. dorsata*, *A. mellifera* і *Heterotrigona itama* та виготовлений ними мед (Kek et al., 2017).

Маркерні ділянки, локалізовані в ядерній ДНК

Послідовності ядерної ДНК (ядНК) також часто використовуються як молекулярні маркери в систематиці тварин, зокрема комах.

Для вивчення філогенії тварин найчастіше використовують гени рРНК, гістонів та деяких інших білків, а також мінливіші некодувальні (спейсерні) послідовності, які розділюють індивідуальні гени. За допомогою генів, які кодують білки EF1- α (Arias & Shepard, 2005), vWF (Leipart et al., 2022) та 11 екзону гена BRCA1 (Shioiri & Takahata, 2001; Tasaki et al., 2018)) робляться спроби відтворити еволюційні відносини далеких таксонів, час дивергенції яких складає іноді понад 50 млн років.

Порівняльний аналіз можливостей використання ядерних і мітохондріальних генів у філогенетичному аналізі на рівні таксонів високого рангу показав, що ядерні екзони більше годяться для цих цілей, ніж гени мтДНК. Це стосується як індивідуальних генів, так і комбінацій послідовностей кількох генів. Загалом швидкість нуклеотидних замін виявилась найвищою для мітохондріальних генів, і меншою – для ядерних генів в такій послідовності: vWF, IRBP, рРНК, A2AB. Через меншу швидкість нуклеотидних замін, насичення сайтів у яДНК відбувається повільніше, ніж у мтДНК (Ivanova et al., 2007).

Особливою проблемою, яка стосується ядерних послідовностей ДНК є складність розрізнити ортологічні та просто гомологічні гени у різних видів. У одних видів ген, який кодує певний білок, може бути однокопійним, а у інших – дуплікованим, або навіть мультиплікованим, утворюючи мультигенну родину. Відповідно до цього, паралогія не може впевнено виключатись із набору даних по конкретному гену та може викривлювати філогенетичні оцінки (Dedej et al., 1996; Kandemir et al., 2000).

В цілому, у медоносних бджіл порівняно мало поліморфних локусів і немає фіксованих алельних відмінностей між підвидами. Отже, генетична мінливість в межах *A. mellifera* проявляється виключно у відмінностях частот алелів між популяціями. Це обмеження робить аллозими мало придатними для визначення походження невеликої вибірки або однієї колонії; однак такі маркери можуть бути використані для популяційних досліджень (Brandorf & Rodrigues, 2019)

Один з найполіморфніших ферментних локусів, який широко використовується у популяційній генетиці медоносних бджіл є *Mdh1* (малатдегідрогеназа 1). Частоти алелів *Mdh1* значно відрізняються між різними лініями, що дає змогу використовувати його для моніторингу поширення африканізованих медоносних бджіл і диференціації європейських ліній (Lobo et al., 1989; Brandorf & Rodrigues, 2019).

Однією з перспективних маркерних ділянок для медоносних бджіл є локус комплементарного детермінатора статі (*CSD*), який має велику алельну різноманітність. Ця ділянка використовувалась для вивчення генетичної структури популяцій та генетичного різноманіття у п'яти підвидів *A. mellifera*, бджіл селекції Бакфаст та бджіл невідомого гібридного походження. Так, *CSD* сиквенували для 329 трутнів, з яких 146 походили з Алжиру (підвиди *A. m. intermissa* та *A. m. sahariensis*) і 183 – з Європи (підвиди *A. m. ligustica*, *A. m. carnica*, *A. m. mellifera*, зразки Бакфаста та особини невідомого походження). Усього ідентифіковано 119 гаплотипів. Вони відповідали 119 варіантам білка, з яких 81 виявився новим. Додаткового дослідження потребує те, що знайдені гаплотипи не вдалось поділити відповідно до їхнього підвидового походження. Подальше вивчення різноманітності *CSD* необхідне та важливе для включення в селекційні програми (Bovo et al., 2021; Fridi et al., 2022).

Список літератури

1. Метлицька, О. І., Полішук, В. П., Головецький, І. І. & Лосєв, О. М. (2012). Генетичні критерії чистопородності і особливості популяційної структури бджіл української породи. *Наукові доповіді НУБіП*, 8(30), 1-20.
2. Метлицька, О. І., Полішук, В. П., & Таран, С. І. (2010). Застосування методів морфометрії та молекулярно-генетичної оцінки при визначенні чистопородності українських бджіл. *Біологія тварин*, 12(1), 254-259.
3. Череватов, О. В., Мельник, Є. О., & Волков, Р. А. (2020). Поліморфізм гена *COI* у медоносних бджіл з різних регіонів України. *Вісн. Укр. тов-ва генетиків і селекціонерів*, 18(1–2), 22–28.
4. Ahmad, K. M. S. (2018). Genetic characterisation of honey bees (*Apis mellifera*) populations from Kurdistan Region of Iraq via ISSR markers. *Ann Res Rev Biol*, 28(5), 1-9.
5. Alattal, Y., Alsharhi, M., Alghamdi, A., Alfaiyf, S., Migdadi, H., & Ansari, M. (2014). Characterization of the native honey bee subspecies in Saudi Arabia using the mtDNA COI–COII intergenic region and morphometric characteristics. *Bull Insectol*, 67(1), 31-37.
6. Alburaki, M., Moulin, S., Legout, H., Alburaki, A., & Garnery, L. (2011). Mitochondrial structure of Eastern honeybee populations from Syria, Lebanon and Iraq. *Apidologie*, 42, 628-641.
7. Arias, M. C., & Sheppard, W. S. (2005). Phylogenetic relationships of honey bees (Hymenoptera: Apinae: Apini) inferred from nuclear and mitochondrial DNA sequence data. *Mol Phylogenet Evol*, 37(1), 25-35.
8. Ashokan, K. V. (2011) Molecular phylogenetic study on *Apis mellifera* subspecies inferred from cytochrome oxidase 1 sequence. *Indian J Fundam Appl Life Sci*, 1(4), 193-202.

9. Avise, J. C., Nelson, W. S., & Sibley, C. G. (1994). DNA sequence support for a close phylogenetic relationship between some storks and New World vultures. *Proc Natl Acad Sci*, 91(11), 5173-5177.
10. Bahador, Y., Mohammadabadi, M., Khezri, A., Asadi, M., & Medhati, L. (2016). Study of genetic diversity in honey bee populations in Kerman province using ISSR markers. *Res Anim Prod*, 7(13), 192-186.
11. Bertrand, B., Alburaki, M., Legout, H., Moulin, S., Mougel, F., & Garnery, L. (2015). MtDNA COI□COII marker and drone congregation area: An efficient method to establish and monitor honeybee (*Apis mellifera* L.) conservation centres. *Mol Ecol Res*, 15(3), 673-683.
12. Bouga, M., Harizanis, P. C., Kiliyas, G., & Alahiotis, S. (2005). Genetic divergence and phylogenetic relationships of honey bee *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) populations from Greece and Cyprus using PCR-RFLP analysis of three mtDNA segments. *Apidologie*, 36(3), 335-344.
13. Bovo, S., Ribani, A., Utzeri, V. J., ... Bolner, M., & Fontanesi, L. (2021). Application of next generation semiconductor-based sequencing for the identification of *Apis mellifera* *Complementary Sex Determiner (csd)* alleles from honey DNA. *Insects*, 12(10), 868.
14. Branchiccela, B., Aguirre, C., Parra, G., ... Zunino, P., & Antúnez, K. (2014). Genetic changes in *Apis mellifera* after 40 years of Africanization. *Apidologie*, 45, 752-756.
15. Brandorf, A. Z., & Rodrigues, M. (2020). *The origin of the European bees and their intraspecific biodiversity*. Phylogenetics of bees, Taylor Francis Group: Boca Raton. CRC Press.
16. Cánovas, F., De La Rúa, P., Serrano, J., & Galián, J. (2011). Microsatellite variability reveals beekeeping influences on Iberian honeybee populations. *Apidologie*, 42, 235-251.

17. Ceksteryte, V., Paplauskiene, V., Tamasauskiene, D., Pasakinskiene, I., & Mazeikiene, I. (2012). Genetic characterization of Lithuanian honeybee lines based on ISSR polymorphism. *Apidologie*, *43*, 652-662.
18. Chávez-Galarza, J., Henriques, D., Johnston, J. S., ... De la Rúa, P., & Pinto, M. A. (2013). Signatures of selection in the Iberian honey bee (*Apis mellifera iberiensis*) revealed by a genome scan analysis of single nucleotide polymorphisms. *Mol Ecol*, *22*(23), 5890-5907.
19. Cherevatov, O. V., Panchuk, I. I., Kerek, S. S., & Volkov, R. A. (2019). Molecular diversity of the CoI-CoII spacer region in the mitochondrial genome and the origin of the Carpathian bee. *Cytol Genet*, *53*(4): 276-281.
20. Collet, T., Arias, M. C., & Del Lama, M. A. (2007). 16S mtDNA variation in *Apis mellifera* detected by PCR-RFLP. *Apidologie*, *38*(1), 47-54.
21. De La Rúa, P., Jaffé, R., Muñoz, I., Serrano, J., Moritz, R. F., & Kraus, F. B. (2013). Conserving genetic diversity in the honey bee: Comments on Harpur et al. *Mol Ecol*, *22*(12), 3208–3210.
22. Dedej, S., Biasiolo, A., & Piva, R. (1996). Morphometric and alloenzymatic characterisation in the Albanian honeybee population *Apis mellifera* L. *Apidologie*, *27*(3), 121-131.
23. Eibach, R., Zyprian, E., Welter, L., & Topfer, R. (2007). The use of molecular markers for pyramiding resistance genes in grapevine breeding. *VITIS-GEILWEILERHOF-*, *46*(3), 120.
24. Eimanifar A., Kimball R. T., Braun E. L., & Ellis J. D. (2018). Mitochondrial genome diversity and population structure of two western honey bee subspecies in the Republic of South Africa. *Sci Rep*, *8*(1), 1-11.
25. Fridi, R., Tabet Aoul, N., Catays, G., ... Vignal, A., & Canale-Tabet, K. (2022). Genetic diversity and population genetic structure analysis of *Apis mellifera* subspecies in Algeria and

- Europe based on complementary sex determiner (*CSD*) gene. *Apidologie*, 53(1), 4.
26. Garnery, L., Cornuet, J., & Solignac, M. (1992) Evolutionary history of the honey bee *Apis mellifera* inferred from mitochondrial DNA analysis. *Mol Ecol*, 1(3), 145–154.
 27. Garnery, L., Franck, P., Baudry, E., ... Cornuet, J. M., & Solignac, M. (1998) The origin of west European subspecies of honeybees (*Apis mellifera*): new insights from microsatellite and mitochondrial data. *Genet Sel Evol*, 30, 49-74.
 28. Garnery, L., Solignac, M., Celebrano, G., & Cornuet, J. M. (1993). A simple test using restricted PCR-amplified mitochondrial DNA to study the genetic structure of *Apis mellifera* L. *Experientia*, 49, 1016-1021.
 29. Gillespie, J. J., Johnston, J. S., Cannone, J. J., & Gutell, R. R. (2006). Characteristics of the nuclear (18S, 5.8 S, 28S and 5S) and mitochondrial (12S and 16S) rRNA genes of *Apis mellifera* (Insecta: Hymenoptera): structure, organization, and retrotransposable elements. *Insect Mol Biol*, 15(5), 657-686.
 30. Han, F. (2012). *Genome-wide analysis of genetic variation in honeybee, Apis mellifera*. Biology Education Centre and Department of Medical Biochemistry and Microbiology, Uppsala University.
 31. Hou, C., Guo, L., Wu, W., Wang, T., & Lin, J. (2013). Molecular cloning and sequence analysis of two peptides from honeybee (*Apis mellifera* spp) *Venom*. *J Entomol Zool Stud*, 1, 30-35.
 32. Hunt, G. J., & Page, R. E. (1995). Linkage map of the honey bee, *Apis mellifera*, based on RAPD markers. *Genetics*, 139(3), 1371-1382.
 33. Irfan, I., Meixner, M. D., Ozkan, A., & Sheppard, W. S. (2006). Genetic characterization of honey bee (*Apis mellifera cypria*) populations in northern Cyprus. *Apidologie*, 37(5), 547-555.

34. Ivanova, E. N., Bienkowska, M., & Petrov, P. P. (2011). Allozyme polymorphism and phylogenetic relationships in *Apis mellifera* subspecies selectively reared in Poland and Bulgaria. *Folia Biologica (Krakow)*, 59(3-4), 121-126.
35. Ivanova, E. N., Petrov, P., Bouga, M., ... Tunca, R. İ., & Kence, M. (2010a). Genetic variation in honey bee (*Apis mellifera* L.) populations from Bulgaria. *J Apic Sci*, 51–62.
36. Ivanova, E. N., Staykova, T. A., & Bouga, M. (2007). Allozyme variability in honey bee populations from some mountainous regions in the southwest of Bulgaria. *J Apic Res*, 46(1), 3-7.
37. Ivanova, E. N., Staykova, T. A., & Petrov, P. P. (2010 b). Allozyme variability in populations of local Bulgarian honey bee. *Biotechnol Biotechnol Equip*, 24(sup1), 379-384.
38. Kandemir, I., Kence, M., & Kence, A. (2000). Genetic and morphometric variation in honeybee (*Apis mellifera* L.) populations of Turkey. *Apidologie*, 31(3), 343-356.
39. Kek, S. P., Chin, N. L., Tan, S. W., Yusof, Y. A., & Chua, L. S. (2017). Molecular identification of honey entomological origin based on bee mitochondrial 16S rRNA and COI gene sequences. *Food Control*, 78, 150-159.
40. Kim, J. S., Wang, A. R., Kim, M. J., Lee, K. H., & Kim, I. (2019). Single-nucleotide polymorphism markers in mitochondrial genomes for identifying *Varroa destructor*-resistant and-susceptible strains of *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae). *Mitochondrial DNA Part A*, 30(3), 477-489.
41. Kumar, K. Y., & Khan, M. S. (2014). Genetic variability of European honey bee, *Apis mellifera* in mid hills, plains and tarai region of India. *Afr J Biotechnol*, 13(8), 916-925.
42. Lechner, S., Ferretti, L., Schöning, C., Kinuthia, W., Willemsen, D., & Hasselmann, M. (2014). Nucleotide variability at its limit? Insights into the number and evolutionary dynamics of

- the sex-determining specificities of the honey bee *Apis mellifera*. *Mol Biol Evol*, 31(2), 272-287.
43. Leipart, V., Montserrat Canals, M., Cunha, E. S., ... Halskau, Ø., & Amdam, G. V. (2022). Structure prediction of honey bee vitellogenin: a multi-domain protein important for insect immunity. *FEBS Open Bio*, 12(1), 51-70.
 44. Lobo, J. A., Lama, M. D., & Mestriner, M. A. (1989). Population differentiation and racial admixture in the Africanized honeybee (*Apis mellifera* L.). *Evol*, 43(4), 794-802.
 45. Magnus, R. M., Tripodi, A. D., & Szalanski, A. L. (2014). Mitochondrial DNA diversity of honey bees, *Apis mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae) from queen breeders in the United States. *Biochem Genet*, 52(5-6), 245-257.
 46. Martimianakis, S., Klossa-Kilia, E., Bouga, M., & Kiliadis, G. (2011). Phylogenetic relationships of Greek *Apis mellifera* subspecies based on sequencing of mtDNA segments (*COI* and *ND5*). *J Apic Res*, 50(1), 42-50.
 47. Meixner, M. D., Pinto, M. A., Bouga, M., Kryger, P., Ivanova, E., & Fuchs, S. (2013). Standard methods for characterising subspecies and ecotypes of *Apis mellifera*. *J Apic Res*, 52(4), 1-28.
 48. Miguel, I., Baylac, M., Iriondo, M., Manzano, C., Garnery, L., & Estonba, A. (2011). Both geometric morphometric and microsatellite data consistently support the differentiation of the *Apis mellifera* M evolutionary branch. *Apidologie*, 42, 150-161.
 49. Muli, E., Patch, H., Frazier, M., ... Tumlinson, J., & Grozinger, C. (2014). Evaluation of the distribution and impacts of parasites, pathogens, and pesticides on honey bee (*Apis mellifera*) populations in East Africa. *PLoS One*, 9(4), e94459.
 50. Muñoz, I., Henriques, D., Johnston, J. S., Chávez-Galarza, J., Kryger, P., & Pinto, M. A. (2015). Reduced SNP panels for genetic identification and introgression analysis in the dark

- honey bee (*Apis mellifera mellifera*). *PloS One*, 10(4), e0124365.
51. Nielsen, D. I., Ebert, P. R., Page, R. E., Hunt, G. J., & Guzmán-Nova, E. (2000). Improved polymerase chain reaction-based mitochondrial genotype assay for identification of the Africanized honey bee (Hymenoptera: Apidae). *Ann Entomol Soc Am*, 93(1), 1-6.
 52. Nikolova, S. (2011). Genetic variability of local Bulgarian honey bees *Apis mellifera macedonica (rodopica)* based on microsatellite DNA analysis. *J Apic Sci*, 55(2): 117-129.
 53. Özdil, F., & İlhan, F. (2012) Phylogenetic relationship of Turkish *Apis mellifera* subspecies based on sequencing of mitochondrial cytochrome C oxidase I region. *Genet Mol Res*, 11 (2): 1130-1141.
 54. Papachristoforou, A., Rortais, A., Bouga, M., Arnold, G. & Garnery, L. (2013). Genetic characterization of the cyprian honey bee (*Apis mellifera cypria*) based on microsatellites and mitochondrial DNA polymorphisms. *J Apic Sci*, 57(2) 127-134.
 55. Paplauskienė, V., Čeksterytė, V., & Pašakinskienė, I. (2006) The use of ISSR method for the assessment of bee genetic diversity. *Biologija*. 3: 16–20
 56. Park, H. G., Kim, B. Y., Park, M. J., ... Lee, K. S., & Jin, B. R. (2019). Antibacterial activity of major royal jelly proteins of the honeybee (*Apis mellifera*) royal jelly. *J Asia Pac Entomol*, 22 (3), 737-741.
 57. Peng, K. S., Ling, C. N., Wei, T. S., Aniza, Y. Y., & Suan, C. L. (2017) Molecular identification of honey entomological origin based on bee mitochondrial 16S rRNA and COI gene sequences. *Food Control*, 78: 150–159.
 58. Peng, W.J., Luo, Q.H., Li, C.C., ... Guo, J., & An, J.D. (2012). Genetic diversity of northeastern black bee (*Apis mellifera* ssp.) in Chinabased on microsatellite markers. *Scientia Agric Sin*, 45 (21): 4484-4491.

59. Qian, L., An, Y., Song, J., ... Wu, C., & Hao, D. (2014). COI gene geographic variation of Gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) and a TaqMan PCR diagnostic assay. *DNA Barcodes*, 2: 10-16.
60. Rahimi, A., Mirmoayedi, A., Kahrizi, D., Zarei, L., & Jamali, S. (2022). Molecular genetic diversity and population structure of Iranian honey bee (*Apis mellifera meda*) populations: implications for breeding and conservation. *J Plant Dis Prot*, 129(6), 1331-1342.
61. Ramya, V. L., & Behera, B. K. (2023). Molecular markers and their application in fisheries and aquaculture. In K. Behera (Ed.), *Biotechnological tools in fisheries and aquatic health management*. (pp. 115-150). Springer Singapore.
62. Rortais, A., Arnold, G., Alburaki, M., Legout, H., & Garnery, L. (2011). Review of the Dra I COI-COII test for the conservation of the black honeybee (*Apis mellifera mellifera*). *Conserv Genet Resour*, 3(2), 383-391.
63. Rueppell, O., Pankiw, T., Nielson, D. I., ... Beye, M., & Page, R.E. (2004) The genetic architecture of the behavioral ontogeny of foraging in honey bee workers, *Genetics*, 167: 1767–79.
64. Ruttner, F. (1988). *Zuchttechnik und Zuchtauslese bei der Biene: Anleitungen zur Aufzucht von Königinnen und zur Kör- und Belegstellenpraxis*. Ehrenwirth.
65. Shioiri, C., & Takahata, N. (2001). Skew of mononucleotide frequencies, relative abundance of dinucleotides, and DNA strand asymmetry. *J Mol Evol*, 53 (4): 364-376.
66. Shouhani, H., Radjabi, R., Dousti, A., & Zarei, M. (2014) Application of ISSR to study the genetic diversity of honeybee (*Apis mellifera* L.) populations in some areas of Iran. *J BioSci Biotechnol*, 3 (2): 127–131.
67. Szalanski, A. L., & Magnus, R. M. (2010) Mitochondrial DNA characterization of Africanized honey bee (*Apis mellifera* L.) populations from the USA. *J Apic Res*, 49: 177-185.

68. Tanaka, H., & Kahono, S. (2003) Mitochondrial variation and genetic differentiation in honey bees (*Apis cerana*, *A. koschevnikovi* and *A. dorsata*) of Borneo. *Tropics*, 13 (2): 107-117.
69. Tasaki, E., Mitaka, Y., Nozaki, T., ... Matsuura, K., & Iuchi, Y. (2018). High expression of the breast cancer susceptibility gene BRCA1 in long-lived termite kings. *Aging (Albany NY)*, 10(10), 2668.
70. Wallberg, A., Han, F., Wellhagen, G., Dahle, B., Kawata, M., Haddad, N., & Webster, M. T. (2014). A worldwide survey of genome sequence variation provides insight into the evolutionary history of the honeybee *Apis mellifera*. *Nat Genet*, 46(10), 1081-1088.
71. Wang, Z., Liu, Z., Wu, X., Yan, W., & Zeng, Z. (2012). Polymorphism analysis of *csd* gene in six *Apis mellifera* subspecies. *Mol Biol Rep*, 39(3): 3067-3071.
72. Whitfield, C. W., Behura, S. K., Berlocher, S. H.,... & Sheppard, W. S., Tsutsui, N. D. (2006). Thrice out of Africa: ancient and recent expansions of the honey bee, *Apis mellifera*. *Science*, 314(5799): 642-645.
73. Wolstenholme, D. R. (1992). Animal mitochondrial DNA: structure and evolution. *Int Rev Cytol*, 141, 173-216.

РОЗДІЛ 10.

ПОЛІМОРФІЗМ *APIS MELLIFERA* В УКРАЇНІ

О.В. Череватов, І.І. Панчук, Р.А. Волков

Суттєву загрозу для глобальної екологічної та продовольчої безпеки становить масова зимова смертність бджіл (*Apis mellifera* L.), яка спостерігається за останнє десятиліття по всьому світу (Van der Zee et al., 2009; Brodschneider et al., 2016), в тому числі – і в Україні (Fedoriak et al., 2017). Однією з причин загибелі бджіл може бути втрата добре адаптованих до локальних природних умов місцевих форм *A. mellifera* внаслідок неконтрольованого завезення та розведення бджіл іншого географічного походження.

Збереження генофонду місцевих форм *A. mellifera* – особливо актуальне питання для України через значне різноманіття природних умов та поширеністю трьох підвидів медоносної бджоли: *A. mellifera carnica*, *A. m. macedonica* та *A. m. mellifera*, природні ареали яких частково перекриваються на території Західної України (Ruttner, 1988a). У другій половині ХХ ст. в Україні були широко поширені три так звані породи бджіл: Темна Європейська, Карпатська та Українська степова, які, імовірно, належать до вищезгаданих трьох підвидів. Крім того, після Першої світової війни в Україну масово завозили Кавказську бджолу, *A. m. caucasica* (Гайдар & Пилипенко, 1982).

Протягом останніх років в Україні широким масштабів набуло неконтрольоване завезення порід *A. mellifera* з інших регіонів та навіть з-за кордону (Hryhorchuk et al., 2020). Це призводить до порушення природної розповсюженості підвидів та екотипів, що супроводжується зменшенням чисельності

колоній або взагалі зникненням медоносних бджіл. Дослідження морфометричних показників показали, що нині на території Західної України внаслідок неконтрольованої гібридизації чистопородних бджіл майже немає (Череватов та ін., 2014; Cherevatov et al., 2016). Морфологічні ознаки у гібридних сімей в сильно варіюють, що суттєво знижує достовірність і навіть унеможливорює визначення породної належності з використанням традиційного морфометричного аналізу. Тому для створення достовірної картини розповсюдження підвидів/порід бджіл Україні необхідне проведення генетичної паспортизації із застосуванням молекулярних маркерів (Metlitska et al., 2010; Meixner et al., 2013; Achou et al., 2015; Pentek-Zakar et al., 2015).

У молекулярній систематиці та філогенії перетинчастокрилих широко застосовується мітохондріальна ДНК (мтДНК). Особливість мтДНК полягає в тому, що вона успадковується лише по материнській лінії, а наявні у її складі молекулярні маркери не роз'єднуються внаслідок рекомбінації. Особливості структури мтДНК використовують для визначення підвимої належності бджоли медоносної. Для цього широко застосовують гени, які кодують різні субодиниці цитохром оксидази (CO) (Franck et al., 2001; Meixner et al., 2013; Pentek-Zakar et al., 2015) та NADH дегідрогенази (ND5) (Martimianakis et al., 2011).

За результатами морфометричних досліджень та особливостями будови мтДНК підвиди *A. mellifera* було розподілено між чотирма еволюційними гілками – А, С, М та О (Ruttner, 1988; Whitfield et al., 2006; Meixner et al., 2013; Wallberg et al., 2014). Пізніше було також доведено існування гілок Y та Z (Franck et al., 2001; Alburaki et al., 2013).

Найчастіше для встановлення різниці між підвидами або породами *A. mellifera* застосовують порівняльний аналіз ділянки *CoI* або спейсера *CoI-CoII*, розміщеного між генами, які кодують субодиниці цитохромоксидази I і II (COI і COII) (Rortais et al., 2011; Meixner et al., 2013; Ostroverkhova et al.,

2015). Ці ділянки демонструють підвищений темп молекулярної еволюції та мінливі за структурою. Фрагмент *CoI-CoII* при цьому може містити різні комбінації повторюваних послідовностей P та Q. Кількість та розміщення цих послідовностей у різних популяцій може відрізнятись (Ostroverkhova et al., 2015), що можна використати для ідентифікації підвидів (Garnery 1992; Meixner et al., 2013).

У нашому дослідженні ми здійснили розшифрування (сиквенування) та порівняння первинної нуклеотидної послідовності ділянки *CoI* та *CoI-CoII* у представників кількох підвидів *A. mellifera* та оцінили можливість використання цих ділянок для молекулярного генотипування (баркодингу) бджіл з різних регіонів України.

Матеріали і методи

Матеріалом для дослідження були робочі бджоли чотирьох типів Карпатської бджоли (Вучківська, Говерла, Рахівська, Синевир) та п'яти ліній *A. m. carnica* австрійського походження (Singer 197, Singer 639, Sklenar 47, Zac-Aspetz, Zac-Nenni), які було отримано, відповідно, з колекцій ННЦ «Інститут бджільництва ім. П.І. Прокоповича» та громадської організації «Об'єднання матководів України» (ГО ОМУ). Крім того, було отримано бджіл із пасік Грузії, Італії та семи областей України (табл. 1). Комах консервували в 90 %-му етанолі і використовували для виділення сумарної ДНК (Rogers & Bendich, 1985).

Для ПЛР ампліфікації 3'-ділянки мітохондріального гена *CoI* використовували пару праймерів prRV1507 (5'- GAT TTT GAT TAC TTC CTC CCT CAT- 3') та prRV1508 (5'- GAA TTT CAA CAG TAA TAA GAA TCT GGA - 3'). Також для ампліфікації ділянки *CoI-CoII* застосовували праймери prC1C2-

L (5'- CCA CGA CGT TAT TCA GAC TAT CCA -3') та prC1C2-R (5'- CAT ATG ATC AAT ATC ATT GAT GAC CAA -3'), які комплементарні, відповідно, до 3'-кінця гена *ColI* та 5'-кінця гена *ColII*. Місця гібридизації праймерів були обрані так, щоб досягнути ампліфікації міжгенної спейсерної ділянки та суміжних із нею фрагментів генів *ColI* та *ColII*, які кодують першу та другу субодиниці цитохром оксидази. Для дизайну праймерів використано послідовність мітохондріального геному *A. m. ligustica* (реєстраційний номер у базі даних Genbank L06178 (Crozier & Crozier, 1993).

Реакційна суміш для ПЛР загальним об'ємом 30 мкл містила такі компоненти: 1 нг ДНК, 1,0 од. акт. ДНК-полімерази (RBC Bioscience, Тайвань), 3 мМ MgCl₂, суміш dNTP – 0.2 мМ кожного, 1× буфер для ПЛР та 0.2 мМ кожного з двох праймерів. ПЛР проводилася з використанням ампліфікатора MiniCycler (MJ Research Inc, США) за такою програмою: (1) 94 °С, 4 хв; (2) чотири цикли 94 °С, 45 с; 49 °С, 1 хв.; 72 °С, 1 хв. 10 с; (3) 30 циклів 94 °С, 45 с; 52 °С, 1 хв; 72 °С, 1 хв 10 с; (4) 72 °С, 7 хв; припинення реакції – 4 °С; загальна кількість циклів ампліфікації – 35. Продукти ПЛР аналізували за допомогою електрофоретичного розділення у 2 %-му агарозному гелі та сиквенували на фірмі GATC (Німеччина) або Eurofins Scientific (Люксембург).

Первинну обробку нуклеотидних послідовностей проводили за допомогою комп'ютерної програми Chromas та пакета програм комп'ютерної обробки даних DNASTAR. Вирівнювання здійснювали методом Clustal W (Thompson et al., 1994), а пошук гомологічних послідовностей у Genbank – з використанням програми BLAST.

Таблиця 1 (початок). Походження досліджених зразків *Apis mellifera*.

Назва зразка		Походження зразка
Скорочена	Повна	
<i>Еталонні зразки</i>		
CAU 1 GB	<i>A. m. caucasica</i>	Реєстр. № у БД GenBank - AP018404
CAU 2 GB	<i>A. m. caucasica</i>	Реєстр. № у БД GenBank - MN714160
CAU 3	<i>A. m. caucasica</i>	Грузія
CAU 4	<i>A. m. caucasica</i>	Грузія
CRN 2	<i>A. m. carnica</i> , Singer 639	J. Krauter, ACA, Австрія http://www.imkerei-krauter.de/
CRN 3	<i>A. m. carnica</i> , Singer 197	Carnica Singer, Австрія http://www.carnica-singer.at/
CRN 6	<i>A. m. carnica</i> , Zac-Aspetz	E. Aspetzberger, ZAC, Австрія https://www.zac.at/ ; http://bienenerich.at/
CRN 7	<i>A. m. carnica</i> , Zac-Henni	J. Henniger, ZAC, Австрія https://www.zac.at/unserverein/unseremitglieder/henniger-josef/index.html
CRN 9, CRN 12	<i>A. m. carnica</i> , Sklenar 47/H/47	G. Sklenar, Niederösterreichischer Imkerverband, Австрія http://www.sklenarbiene.at/
LIG 1	<i>A. m. ligustica</i>	Італія
LIG 2	<i>A. m. ligustica</i> (cordovan)	Італія
LIG 1 GB	<i>A. m. ligustica</i>	Реєстр. № у БД GenBank - OM203319
LIG 2 GB	<i>A. m. ligustica</i>	Реєстр. № у БД GenBank - L06178 (Crozier & Crozier, 1993)
MCD 6	<i>A. m. macedonica</i>	гора Афон, Греція
Mel 1 GB	<i>A. m. mellifera</i>	Реєстр. № у БД GenBank - KJ396186
Mel 2 GB	<i>A. m. mellifera</i>	Реєстр. № у БД GenBank - KJ396190
Mel 3 GB	<i>A. m. mellifera</i>	Реєстр. № у БД GenBank - KY926884

Таблиця 1 (закінчення).

<i>Зразки з українських популяцій</i>		
Chk 3	USV 7 (MAA)	с. Маньківка, Черкаська обл.
Chr 167	Kitsman-151	м. Кіцмань, Чернівецька обл.
Chr 168	Kitsman-152	м. Кіцмань, Чернівецька обл.
Khm 4	Khmelnysky 207	м. Хмельницький
Khm 7	Khmelnysky 148	м. Хмельницький
Kv 11	Kaharlyk	м. Кагарлик, Київська обл.
Pl 8	Д16	м. Полтава
Rv 2	Rivne-142	м. Рівне
Sm 9	245/126	Охтирський р-н, Сумська обл.
Tr 1	Zalishch-144	м. Заліщики, Тернопільська обл.
VI 1	Apm #1-Volyn	м. Ківерці, Волинська обл.
Vn 3	Vinnytsia-58	с. Гайове, Вінницька обл.
Vn 4	Vinnytsia-59	с. Гайове, Вінницька обл.
Vn 5	Vinnytsia-63B	с. Гайове, Вінницька обл.
Zk 1	Vuchkivska	с. Вучкове, Закарпатська обл.
Zk 3	Rakhivska 1 (с. Берегуйфало, Закарпатська обл.
Zk 5	Rakhivska 3	с. Берегуйфало, Закарпатська обл.
Zk 9	Hoverla	с. Брестів, Закарпатська обл.
Zk 14	Synevyr 8/4	с. Вільшани, Закарпатська обл.
Zk 16	Synevyr 15/1	с. Вільшани, Закарпатська обл.
Zk 17	Synevyr 15/2	с. Вільшани, Закарпатська обл.
Zp 2	Melitopol-2	м. Мелітополь, Запорізька обл.

Примітка. ZAC – Zentrale Arbeitsgemeinschaft der Carnicazüchter;
ACA – Austrian Carnica Association.

Результати та їх обговорення

Поліморфізм гена *CoI* у медоносних бджіл із різних регіонів України. Для з'ясування різноманіття медоносних бджіл України спочатку нами аналізувалась нуклеотидна послідовність ділянки гена *CoI*. Для дослідження було використано зразки робочих бджіл, отриманих із семи областей України (табл. 1). Для порівняння використовувались референтні зразки двох класичних західноєвропейських ліній підвиду *A. m. carnica* – Zac-Henni (CRN 7) та Sklenar 47 (CRN 9), двох ліній Карпатської породи – Рахівська (Rakhivska, Zk 3) та Синевир (Synevyr, Zk 16), зразок *A. m. macedonica* (MCD 6) з монастиря на г. Афон (Греція), а також послідовності гена *CoI* підвидів *A. m. caucasica*, *A. m. ligustica* та *A. m. mellifera*, які доступні у міжнародній базі даних GenBank.

Електрофоретичний аналіз показав, що для всіх досліджених зразків ПЛР-ампліфікація ділянки гена *CoI* призводить до утворення фрагментів ДНК, розмір яких складає близько 1000 нп. ПЛР-продукти було сиквеновано, а отримані послідовності порівняно між собою та з послідовностями, взятими з бази даних GenBank (рис. 1). З'ясувалось, що у досліджених ліній Карпатських бджіл (Rakhivska, Synevyr) та у лінії Zac-Henni (CRN 7) досліджувана ділянка ідентична, що додатково підтверджує думку про належність Карпатської породи до підвиду *A. m. carnica* (Череватов та ін., 2019). Крім того, нами виявлено, що друга референтна лінія *A. m. carnica*, Sklenar 47 (CRN 12), відрізняється наявністю специфічної одонуклеотидної нуклеотидної заміни $A \rightarrow G$ (single nucleotide polymorphism, SNP № 1 – див. рис. 1), яка не спостерігається у жодній із досліджених форм *A. mellifera*. Цей результат узгоджується з нашими попередніми даними стосовно генетичної специфічності лінії Sklenar 47 і ще раз свідчить, що розповсюджені на території Австрії лінії бджіл, які традиційно відносять до *A. m. carnica*, можуть бути генетично неоднорідними (Череватов та ін., 2019).

У більшості зразків бджіл, отриманих з українських пасік та у двох референтних ліній Карпатської породи (Рахівська та Синевир) ділянка *CoI* виявилась ідентичною. Водночас зразки Kitsman-152 (Chr 168) та Vinnytsia-63B (Vn 5) демонструють специфічну заміну нуклеотиду Т → С (SNP № 4 – рис. 1). Наявність цієї специфічної мутації вказує на близьку спорідненість цих двох зразків.

Використана для порівняння послідовність гена *CoI* *A. m. mellifera* відрізняється від послідовностей інших підвидів. На загал, у дослідженій ділянці для *A. m. mellifera* було знайдено десять SNP (8 транзицій та 2 трансверсії), шість з яких представлено на рисунку 1. Суттєва відмінність послідовності гена *CoI* *A. m. mellifera* від *A. m. caucasica*, *A. m. carnica*, *A. m. ligustica* та *A. m. macedonica* цілком узгоджуються із існуючими уявленнями про еволюцію та систематику підвидів *A. mellifera* (Ruttner, 1988a; Garnery et al., 1992). У жодному із досліджених зразків українських бджіл не було виявлено SNP, характерних для *A. m. mellifera*. Це вказує на відсутність на українських пасіках генетичного матеріалу Темної європейської породи, яка належить до цього підвиду. Цікаво, що зникнення *A. m. mellifera* як результат витіснення іншими підвидами, краще пристосованими до потепління клімату, спостерігається і в інших країнах Європи (Parejo et al., 2016).

В цілому отримані результати свідчать, що порівняння 3'-ділянки гена *CoI* дозволяє ідентифікувати бджіл, які належать до Темної європейської породи. Проте ця ділянка виявилась недостатньо мінливою, щоб розрізнити представників Кавказької, Карпатської та Української степової порід. Відповідно, на наступному етапі наших досліджень було вирішено дослідити можливість використання для цієї мети порівняльного аналізу послідовності спейсерної ділянки між генами *CoI-CoII*.

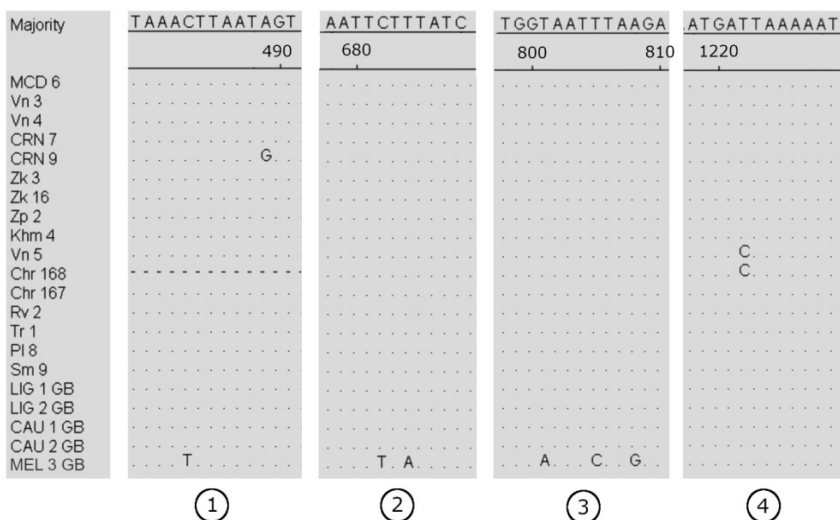


Рис. 1. Розташування поліморфних нуклеотидів (SNP 1-4) у ділянці *CoI* мтДНК *Apis mellifera*. Назви та походження досліджених зразків наведено у таблиці. Нумерація нуклеотидів відповідає послідовності повного мітохондріального геному *A. m. ligustica* (LIG 2 GB – Crozier & Crozier, 1993) та починається з першого нуклеотиду гена *CoI*.

Різноманіття спейсерної ділянки CoI-CoII. Для встановлення породно́ї належності розпровсюджених в Україні медоносних бджіл, нами також аналізувалась ділянка *CoI-CoII*. Електрофоретичний аналіз показав, що для всіх досліджених нами зразків ПЛР-ампліфікація цієї ділянки призводить до утворення фрагментів ДНК, розмір яких складає близько 850 нп.

Надалі ПЛР-продукти було сиквеновано, а отримані послідовності було порівняно між собою та з послідовностями, взятими з бази даних GenBank (рис. 2). З'ясувалося, що у всіх

досліджених підвидах медоносної бджоли, які належать до еволюційних гілок С (*A. m. carnica*, *A. m. ligustica*, *A. m. macedonica*), О (*A. m. caucasica*) та М (*A. m. mellifera*) ділянка *CoI-CoII* демонструє високий рівень подібності – від 98,8 до 100 %, що свідчить про близьку спорідненість цих підвидів.

Водночас рівень подібності розшифрованої ділянки між згаданими підвидами та представниками еволюційних гілок А (*A. m. scutellata* – реєстраційний номер KJ601784) та Z (*A. m. syriaca* – KP163643) становить 95,6–97,2 %, тоді як подібність між усіма дослідженими підвидами *A. mellifera* та спорідненим видом *A. florea* (NC021401) – лише 88,7–89,2 %. Також зазначимо, що різниця між представниками гілок С та М стосується лише окремих нуклеотидів, тоді як *A. m. scutellata*, *A. m. syriaca* та *A. florea* відрізняються від них також наявністю коротких (2–5 нп) інсерцій та/або делецій. Отримані нами результати підтверджують попередні дані про високу подібність підвидів, які належать до гілок С та М та їх відмінність від представників гілки А (Garnery et al., 1992).

Аналіз розшифрованих послідовностей ділянки *CoI-CoII* для представників гілок С та М показав наявність дев'яти однонуклеотидних мутацій (SNP – single nucleotide polymorphism), шість з яких являють собою заміну нуклеотидів (5 транзицій та 1 трансверсія), а три – делеції (рис. 2). Три заміни нуклеотидів характерні лише для *A. m. mellifera* і дозволяють відрізнити цей підвид від решти досліджених.

Majority	CACTCTAGAT	TTCCC- ACTTA	ATATAAAATAAA	GATTTATAT	AAACAAATTCTCA
	1500	1640	1780	1850	1980
CRN 2		C			
CRN 3		C			
CRN 6		C			
CRN 7		C			
CRN 9					
CRN 12					
Zk 1					
Zk 5					
Zk 9					
Zk 14					
Zk 17					
LIG 2		C			
LIG 1			T	C	T
CAU 3			T	C	T
CAU 4			T	C	T
VI 1			T	C	T
Kv 11			T	C	T
MCD 6				C	T
Chk 3				C	T
Khm 7				C	T
Chr 168				C	T
MEL 1 GB	T	C		C	T
MEL 2 GB	T	C		C	T

①
②
③
④
⑤

Рис. 2. Розташування поліморфних нуклеотидів (SNP 1-5) у ділянці *Col-CoII* мтДНК *Apis mellifera*. Назви та походження досліджених зразків наведено у таблиці. Для типу *Synevug* було досліджено матеріал двох генеалогічних груп (Zk14 та Zk17), а для лінії Sklenar 47 – двох робочих бджіл з однієї пасіки (CRN9 та CRN12). Нумерація нуклеотидів відповідає послідовності повного мітохондріального геному *A. m. ligustica* (Crozier & Crozier, 1993) та починається з першого нуклеотиду гена *Col*.

Порівняння сиквенсів, отриманих для зразків Zk 1, Zk 5, Zk 9, Zk 14 та Zk 17, показує, що всі чотири референтні лінії (типи) Карпатської бджоли, Вучківська, Говерла, Рахівська та Синевир, ідентичні між собою і відрізняються специфічною делецією одного залишку цитозину (SNP № 2: 1643 4C/3C – див. рис. 2) від чотирьох ліній *A. m. carnica* австрійського походження, Singer 197, Singer 639, *Zac-Aspetz*, *Zac-Henni* (CRN 2, CRN 3,

CRN 6, CRN 7) та *A. m. ligustica* (LIG 2), ідентичних між собою. Отже, отримані дані свідчать про тісну спорідненість досліджених типів Карпатської бджоли та *A. m. carnica*. На загал отримані дані підтверджують думку, що Карпатська бджола є окремим екотипом (або географічною расою) підвиду *A. m. carnica*, який, імовірно, сформувався на території Карпат (Cherevatov et al., 2016; Kerek & Kerek 2017).

Нами було виявлено, що у однієї з австрійських ліній *A. m. carnica*, Sklenag 47 наявний специфічний для Карпатської бджоли варіант 3С (SNP №2 – рис. 2). Крім того, ця лінія демонструє делецію залишку аденіну (SNP №4: 1781 4A/3A), яка не спостерігається у жодній з досліджених форм *A. mellifera*. Відповідно, можна припустити, що Sklenag 47 походить від Карпатської бджоли, яка була завезена до Австрії, де пізніше і відбулася делеція 1781 4A → 3A. Отже, розповсюджені на території Австрії лінії бджіл, які традиційно відносять до *A. m. carnica* можуть мати різне походження і бути генетично неоднорідними. Виявлена нами генетична своєрідність лінії Sklenag 47 є цікавим прикладом того, що морфологічні та географічні ознаки можуть бути недостатніми для визначення генетичного походження певної лінії бджіл.

Досліджені нами зразки *A. m. caucasica* (CAU 3, CAU 4) та *A. m. macedonica* (MCD 6) демонструють специфічні мутації (SNP № 3–5), які можуть бути використані для ідентифікації цих підвидів. Зокрема, порівняння отриманих сиквенсів свідчить, що зразки Kv 11 з м. Кагарлик (Київська обл.) та V1 1 з м. Ківерці (Волинська обл.) по материнській лінії походять від *A. m. caucasica*, а зразки Chk 3 –з с. Маньківка (Черкаська обл.), Chr 168 з м. Кіцмань (Чернівецька обл.) та Khm 7 з м. Хмельницький – від *A. m. macedonica* (Українська степова порода). З огляду на цей результат нагадаємо, що згідно із офіційним районуванням Чернівецька область вважається територією розповсюдження Карпатської (а не Української

степової) породи, тоді як Кавказька бджола взагалі не мала би траплятися на території України (Про бджільництво: Закон України No 184/82 від 20.09.2000). Отже, отримані нами результати молекулярного генотипування підтверджують попередні дані про порушення офіційного районування порід медоносною бджолою на території України, ймовірною причиною чого є їх неконтрольоване завезення.

Дещо несподіваною видається ідентичність послідовностей ділянки *CoI-CoII* двох зразків Кавказької бджоли та зразка *A. m. ligustica* (LIG 1) з Італії (рис. 2). Такий результат може вказувати на завезення Кавказької бджоли до Італії з метою селекції.

Використання ділянки *CoI-CoII* для ідентифікації порід медоносною бджолою. Підвиди *A. mellifera* історично сформувалися як результат адаптації до локальних еколого-географічних умов. Вони добре ізольовані один від одного у природі та мають характерні морфологічні ознаки (Ruttner, 1988a; Ruttner, 1988b; Polishchuk et al., 2008). Відповідно, для ідентифікації порід традиційно використовують морфометричний аналіз (Ruttner, 1988b). Проте такий підхід не враховує можливість антропогенної інтродукції бджіл з метою розведення та/або селекції і їх подальшої неконтрольованої гібридизації, яка за останні десятиліття набула загрозливих масштабів у різних країнах світу (Delaney et al., 2009; Meixner et al., 2013; Pentek-Zakar et al., 2015). Наші попередні дослідження також показали, що нині на українських пасіках переважно трапляються гібридні форми бджіл, які не відповідають стандартам жодної породи (Череватов та ін., 2014; Cherevatov et al., 2016; Яровець та ін., 2023; Yarovets et al., 2024).

Для з'ясування походження таких гібридних форм та моніторингу їх розповсюдження необхідно застосовувати молекулярні маркери. Це завдання ускладнюється тим, що розповсюджені в Україні породи медоносною бджолою є близькоспорідненими і демонструють високу подібність на

молекулярному рівні (Martimianakis et al., 2011; Meixner et al., 2013). Проте представлені у цій статті результати свідчать, що варіабельність ділянки *CoI-CoII* є достатньою для того, щоб розрізнити підвиди / породи *A. mellifera*, які розповсюджені в Україні та інших країнах Європи.

Висновки

Порівняльний аналіз нуклеотидної послідовності *CoI-CoII* мтДНК показує, що наявні у цій ділянці специфічні SNP дозволяють здійснювати визначення походження зразків медоносної бджоли по материнській лінії.

Проведення баркодингу з використанням цієї ділянки підтверджує попередні уявлення, що на території України розповсюджені гібриди медоносної бджоли, які походять від підвидів *A. m. carnica* (Карпатська порода), *A. m. macedonica* (Українська степова порода) та *A. m. caucasica*. Водночас, генетичного матеріалу *A. m. mellifera* (Темна європейська порода) не виявлено. Імовірною причиною порушення природного районування та виникнення гібридних форм *A. mellifera* видається неконтрольоване завезення порід бджіл на непритаманні їм території.

Список літератури

1. Гайдар, В. А., & Пилипенко, В. П. (1982). *Карпатські бджоли*. Ужгород: Карпати.
2. Про бджільництво: Закон України No 184/82 від 20.09.2000. (2000, 10 листопада). *Офіційний вісник України*, № 43, ст. 245, ст. 1872, код акта 16996/2000.
[URL:https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/z0736-00#Text](https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/z0736-00#Text)
3. Череватов, В. Ф., Феркаляк, В. Ю., & Волков, Р. А. (2014). Неконтрольована гібридизація бджолимедоносної (*Apis mellifera* L.) на території Івано-Франківської області. *Вісник українського товариства генетиків і селекціонерів*, 12 (2), 234-240.

4. Яровець, В., Бабенко, В., Галатюк, О., Череватов, О., & Сиротяк, І. (2023). Морфометрія крил трутнів карпатського регіону (Стрийський район, Сколівська громада). *Науково-виробничий журнал "Бджільництво України"*, (10), 95-106.
5. Achou, M., Loucif-Ayad, W., Legout, H., Hmidan, H., Alburaki, M., & Garnery, L. (2015). An insightful molecular analysis reveals foreign honey bees among Algerian honeybee populations (*Apis mellifera* L.). *J Data Mining Genom Proteom*, 6 (1).
6. Alburaki, M., Bertrand, B., Legout, H., Moulin, S., Alburaki, A., Sheppard, W. S., & Garnery, L. (2013). A fifth major genetic group among honeybees revealed in Syria. *BMC Genet*, 14, 117-128.
7. Brodschneider, R., Gray, A., Van der Zee, R.,... Vejsnæs F., & Woehl, S. (2016). Preliminary analysis of loss rates of honey bee colonies during winter 2015/16 from the COLOSS survey. *J Apic Res*, 55 (5), 375-378.
8. Cherevatov, V. F., Ferkaljak, V. Y., & Volkov, R. A. (2016). Hybridization of honeybees (*Apis mellifera* L.) in the territory of Chernivtsy region (Ukraine), *National Museum of Ethnography and Natural History of Moldova Sci Bull*, 24 (37), 62-67.
9. Cherevatov, O. V., Panchuk, I. I., Kerek, S. S., & Volkov, R. A. (2019). Molecular diversity of the CoI-CoII spacer region in the mitochondrial genome and the origin of the Carpathian bee. *Cytol Genet*, 53(4): 276-281.
10. Crozier, R. H., & Crozier, Y. C. (1993). The mitochondrial genome of the honeybee *Apis mellifera*: complete sequence and genome organization. *Genetics*, 133 (1), 97-117.
11. Delaney, D. A., Meixner, M. D., Schiff, N. M., & Sheppard, W. S. (2009). Genetic characterization of commercial honey bee (Hymenoptera: Apidae) populations in the United States by using mitochondrial and microsatellite markers. *Ann Entomol So Am*, 102 (4), 666-673.

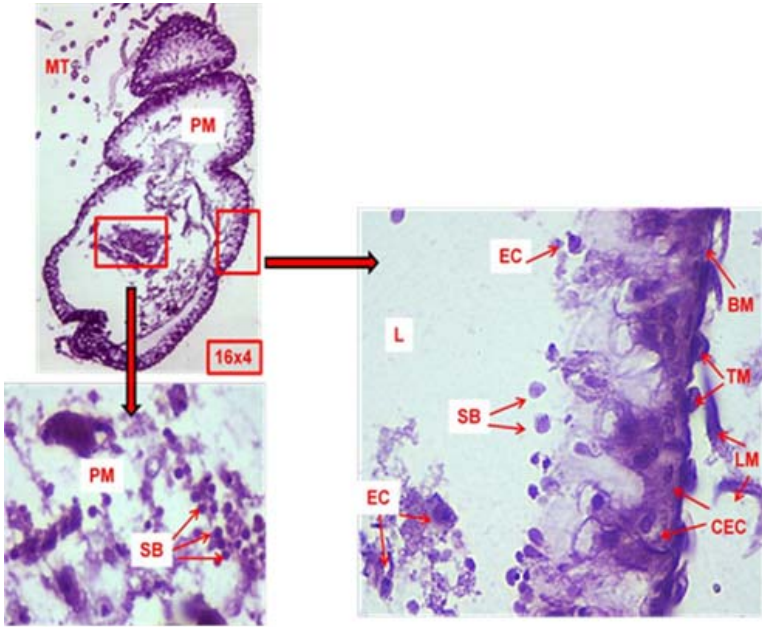
12. Fedoriak, M. M., Tymochko, L. I., Kulmanov, O. M., Volkov, R. A., & Rudenko, S. S. (2017). Winter losses of honey bee (*Apis mellifera* L.) colonies in Ukraine (monitoring results of 2015-2016). *Ukr J Ecol*, 7 (4), 604-613.
13. Franck, P., Garnery, L., Loiseau, A.,... Solignac, M., & Cornuet, J. M. (2001). Genetic diversity of the honeybee in Africa: microsatellite and mitochondrial data. *Heredity*, 86 (4), 420-430.
14. Garnery, L., Cornuet, J. M., & Solignac, M. (1992). Evolutionary history of the honey bee *Apis mellifera* inferred from mitochondrial DNA analysis. *Mol Ecol*, 1 (3), 145-154.
15. Hryhorchuk, D. I., Rabokon, A. M., Postovoitova, A. S.,... Pirko, Ya. V., & Blume, Ya. B. (2020). Evaluation of genetic diversity of honey bee in Ukraine analyzed by the SSR-markers. *Fact Expl Evol Org*, 26, 56-60.
16. Kerek, S. S. & Kerek, P. M. (2017). Peculiarities of breed characteristics of native bees from lowland areas of Transcarpathia. *Beekeeping of Ukraine*, 2, 115-128.
17. Martimianakis, M., Klossa-Kilia, E., Bouga, M., & Kiliass, G. (2011). Phylogenetic relationships of Greek *Apis mellifera* subspecies based on sequencing of mtDNA segments (COI and ND5). *J Apic Res*, 50 (1), 42-50.
18. Meixner, M. D., Pinto, M. A., Bouga, M., Kryger, P., Ivanova, E., & Fuchs, S. (2013). Standard methods for characterising subspecies and ecotypes of *Apis mellifera*. *J Apic Res*, 52 (4), 1-28.
19. Metlitska, O. I., Polishchuk, V. P., & Taran, S. I. (2010). The use of comparative and molecular-genetic evaluation under study of strain genuineness of Ukrainian bees. *Anim Biol*, 12 (1), 254-259.
20. Ostroverkhova, N. V., Konusova, O. L., Kucher, A. N., Kireeva, T. N., Vorotov, A. A., & Belikh, E. A. (2015). Genetic diversity of the locus COI-COII of mitochondrial DNA in honeybee populations (*Apis mellifera* L.) from the Tomsk region. *Rus. J Genet*, 51, 80-90.

21. Parejo, M., Wragg, D., Gauthier, L., Vignal, A., Neumann, P., & Neuditschko, M. (2016). Using whole-genome sequence information to foster conservation efforts for the European dark honey bee, *Apis mellifera mellifera*. *Front Ecol Evol*, 4, 140.
22. Pentek-Zakar, E., Oleksa, A., Borowik, T., & Kusza, S. (2015). Population structure of honey bees in the Carpathian Basin (Hungary) confirms introgression from surrounding subspecies. *Ecol Evol*, 5 (23), 5456–5467.
23. Polishchuk, V., Gaidar, V., & Korbut, O. (2008). *Apiary*. Kiev: PerfectStyle.
24. Rogers, S. O., & Bendich, A. J. (1985). Extraction of DNA from milligram amounts of fresh, herbarium and mummified plant tissues. *Plant Mol Biol*, 5 (2), 69–76.
25. Rortais, A., Arnold, G., Alburaki, M., Legout, H., & Garnery, L. (2011). Review of the *DraI* COI-COII test for the conservation of the black honeybee (*Apis mellifera mellifera*). *Cons Genetic Res*, 3(2), 383-391.
26. Ruttner, F. (1988). *Biogeography and Taxonomy of Honey Bees*. Springer Verlag Berlin, Heidelberg.
27. Ruttner, F. (1988). *Breeding techniques and selection for breeding of the honeybee*. British Isles Bee Breeders' Association.
28. Thompson, J. D., Higgins, D. G., & Gibson, T. J. (1994). CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucl Acids Res*, 22 (22), 4673-4680.
29. Van der Zee, R., Pisa, L., Andonov, S.,... Özkırım, A., & Pernal, S. F. (2009). Managed honeybee colony losses in Canada, China, Europe, Israel and Turkey, for the winters of 2008–9 and 2009–10. *J Apic Res*, 51 (1), 100-114.
30. Wallberg, A., Han, F., Wellhagen, G.,... Pirk, C., & Webster, M. (2014). A worldwide survey of genome sequence variation provides insight into the evolutionary history of the honeybee *Apis mellifera*. *Nat Genet*, 46 (10), 1081–1088.

31. Whitfield, C. W., Behura, S. K., Berlocher, S. H.,... Weaver, D., & Tsutsui, N. D. (2006). Thrice out of Africa: ancient and recent expansions of the honeybee, *Apis mellifera*. *Science*, 314 (5799), 642–645.
32. Yarovets, V. I., Cherevatov, O. V., Galatiuk, O. Y., Zastulka, M. V., & Babenko, V. V. (2024). Features of determining the subspecies status of honey bees (*Apis mellifera*) based on morphometric wing indicators of drones. *Agrology*, 7(1), 3-13.

ДОДАТКИ

А



Б

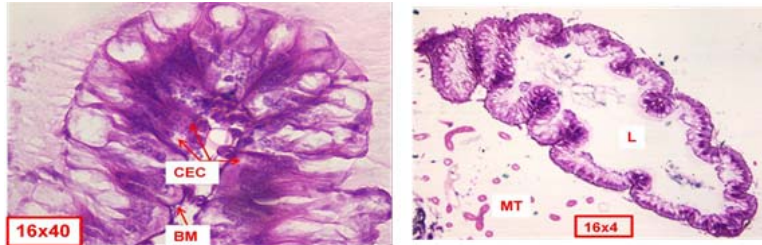


Рис. 1 (початок). Гістологічна структура кишечника бджіл при споживанні різних вуглеводів; А - 25 % глюкоза + 25 % фруктоза; Б - 50 % сахароза; В - 50 % глюкоза; Г - 50 % фруктоза. CEC – стовпчасті епітеліоцити; RC –регенеративні клітини; L – просвіт кишки; PM – перитрофічна мембрана; BM – базальна мембрана; LM – поздовжній м'язовий шар; SB – секреторні везикули; MT – мальпігієві судини (*ориг.*- - див. розд. 1).

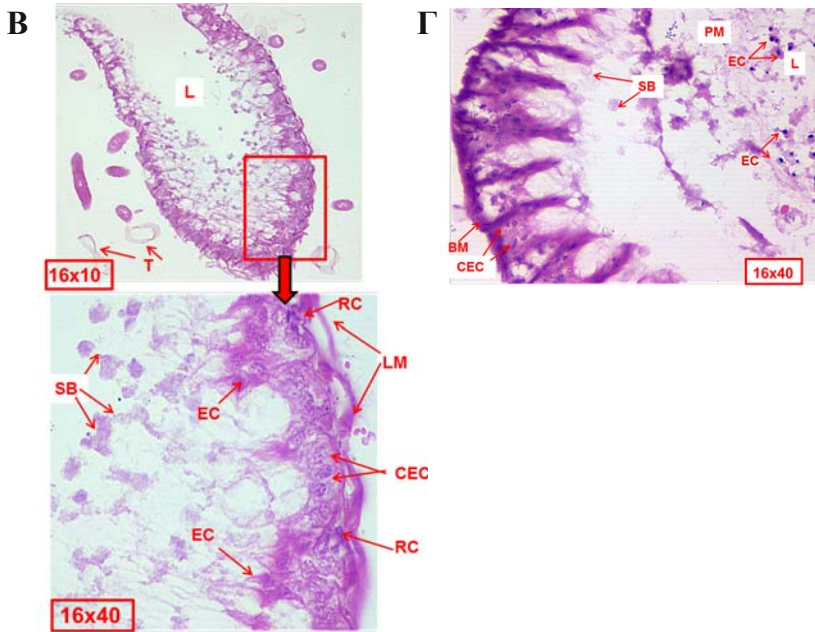


Рис. 1 (закінчення).

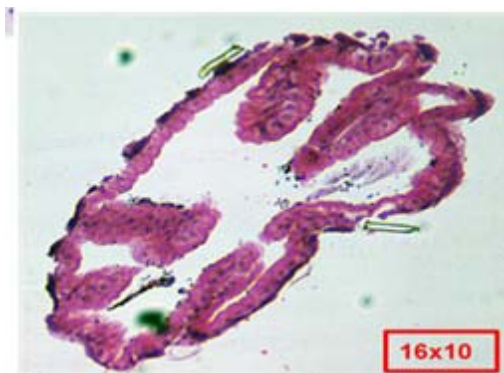


Рис. 2. Зріз задньої (тонкої) кишки бджоли (*ориг.* - див. розд. 1).

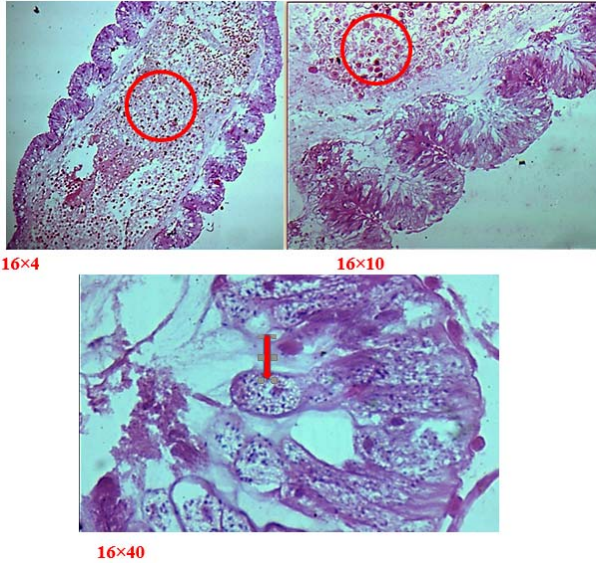


Рис. 3. Зріз середньої кишки бджоли, зараженої *Nosema* sp.; коло – пилкові зерна в просвіті кишки; стрілка – нозема у епітеліюцитах (ориг. - див. розд. 1).

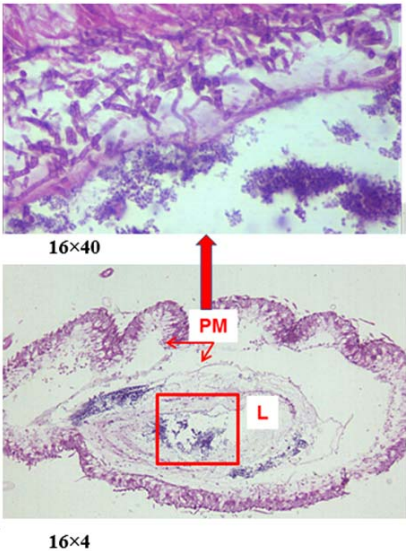


Рис. 4. Зріз середньої кишки бджоли з мікрофлорою в просвіті; PM – перитрофічна мембрана; L – просвіт кишки (ориг.).

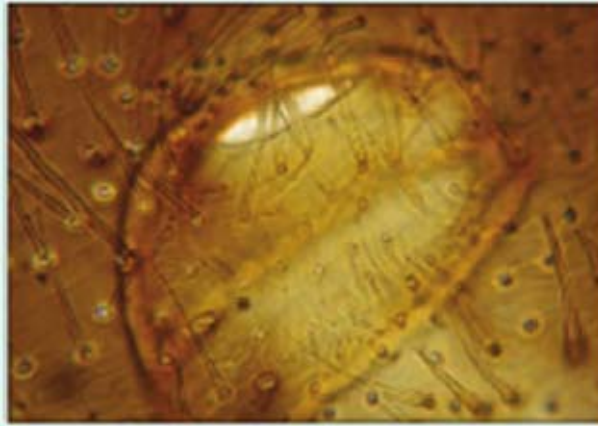


Рис. 5. Дихальце на 6-му абдомінальному сегменті: через черевну стінку видно стінки атріуму. Невеликий отвір для атмосферного повітря знаходиться у верхній частині зображення (Respiratory System... - див. розд. 1).

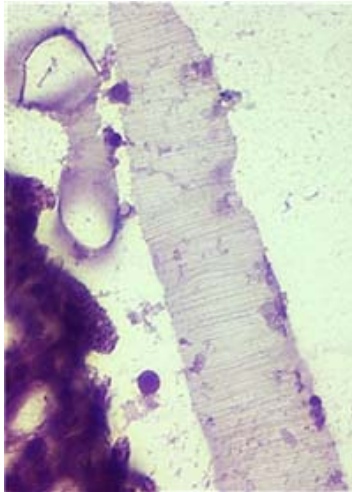


Рис. 6. Трахеї червця в поздовжньому та поперечному перерізах (*ориг.* - див. розд. 1).

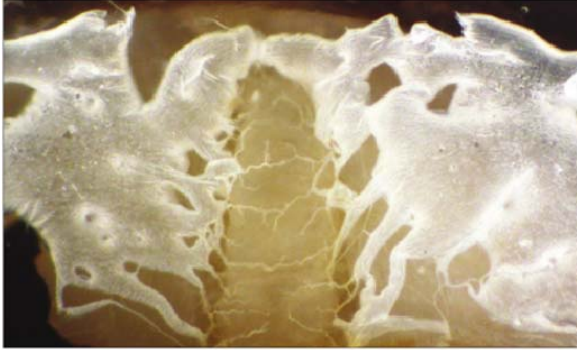


Рис. 7. Задня частина черевця з відпрепарованими тергітами: структура внизу по центру – серце; з боків – трахейні мішки, гілки трахеол проникають у тканину серця (Respiratory System... - див. розд. 1).

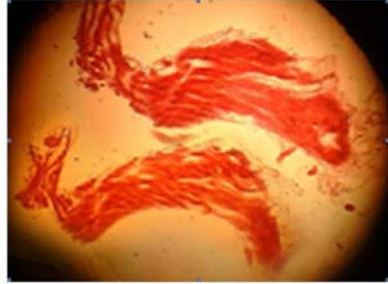
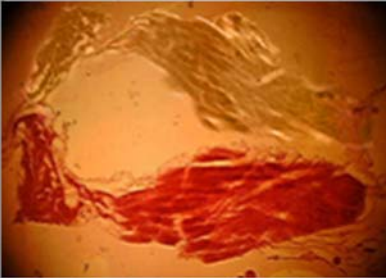
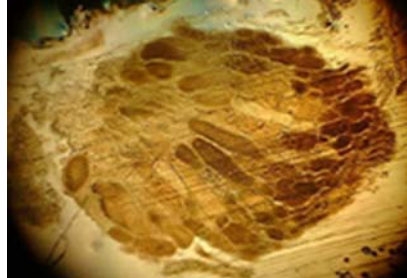
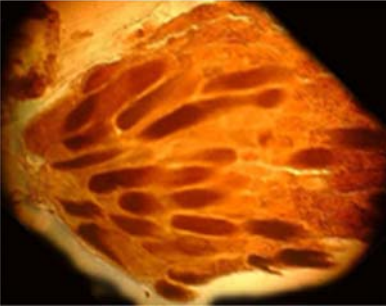
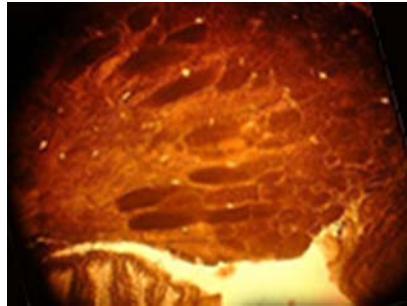
А**Б****В****Г****Д****Е**

Рис. 8. Сагітальні зрізи яєчників бджолиних маток.

Об.10 х ок.3.2. А – яєчники неплідної матки; Б – яєчники матки (через 48 год. після осіменіння); В – яєчники матки (через 72 год. після осіменіння); Г – яєчник матки (через 96 год. після осіменіння); Д – основа яєчника плідної матки; Е – вершина яєчника плідної матки (Броварський, 2006 - див. розд. 2).

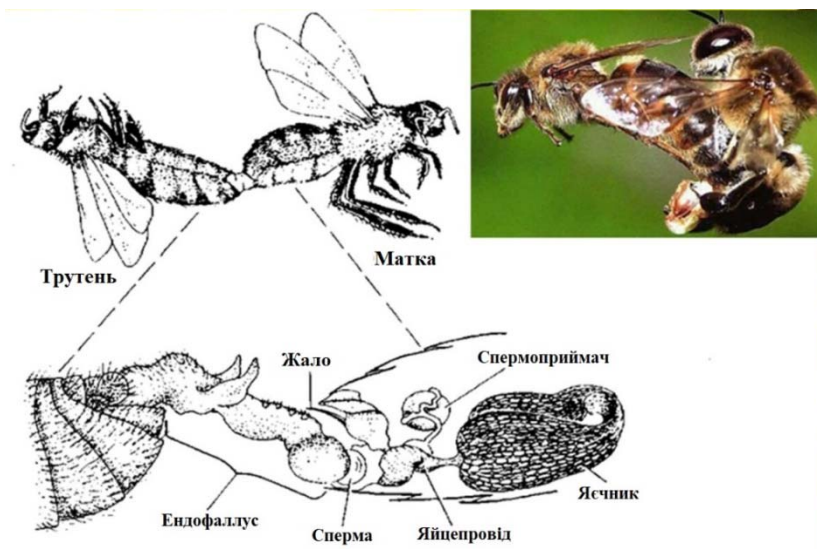


Рис. 9. Процес парування трутня з бджолою маткою та позиціонування їх статевих органів (Winston, 1991 - див. розд. 2).

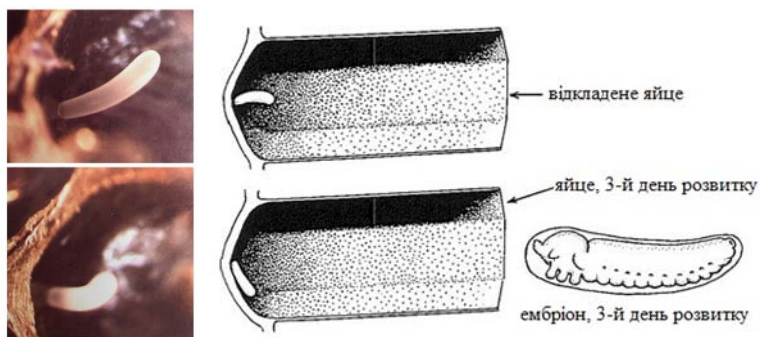


Рис. 10. Стадія яйця робочої особи медоносної бджоли (Броварський, 2006; Carreck et al., 2013 - див. розд. 2).

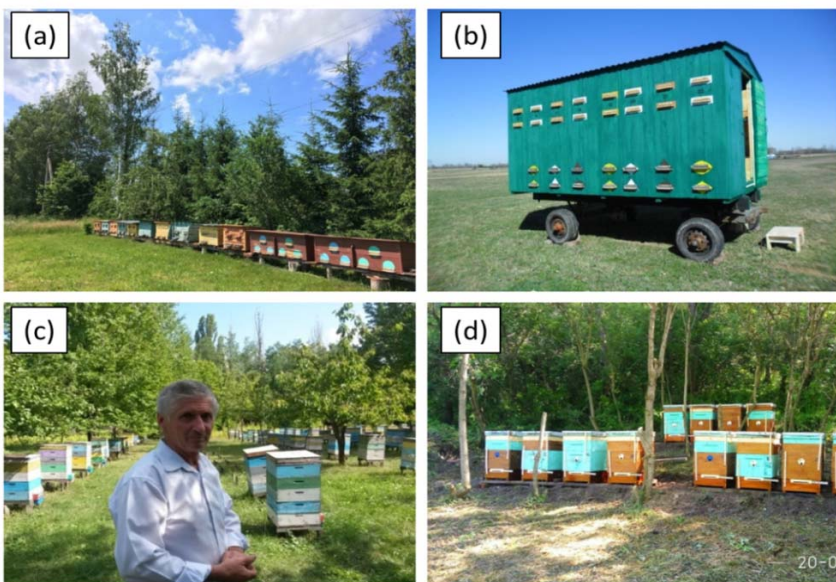


Рис. 11. Різновиди пасік на території Чернівецької області: (а) стаціонарна, (б) пересувна любительська, (с) комерційна стаціонарна, (д) частина виїзної комерційної (Fedoriak et al. 2019 - - див. розд. 5).

ЗМІСТ

ПЕРЕДМОВА	3
РОЗДІЛ 1. АНАТОМІЯ БДЖОЛИ МЕДОНОСНОЇ Л.І. ТИМОЧКО, В.Ф. ЧЕРЕВАТОВ	5
РОЗДІЛ 2. РОЗМНОЖЕННЯ МЕДОНОСНИХ БДЖІЛ В.Д. БРОВАРСЬКИЙ, Г.Г. САВЧУК.....	60
РОЗДІЛ 3. ЖИВЛЕННЯ МЕДОНОСНИХ БДЖІЛ Л.С. ЯЗЛОВИЦЬКА, І.І. ПАНЧУК	88
РОЗДІЛ 4. ІМУНІТЕТ БДЖОЛИ МЕДОНОСНОЇ (<i>APIS MELLIFERA</i> L.) Г.Г. САВЧУК	136
РОЗДІЛ 5. МОНІТОРИНГ ЗИМОВИХ ВТРАТ БДЖОЛИНИХ КОЛОНІЙ В УКРАЇНІ А.В. ЖУК, О.Д. ЗАРОЧЕНЦЕВА, Л.І. ТИМОЧКО, Т.В. ФИЛИПЧУК, М.М. ФЕДОРЯК	165
РОЗДІЛ 6. ПІДВИДИ ТА РАСИ БДЖОЛИ МЕДОНОСНОЇ НА ТЕРИТОРІЇ УКРАЇНИ В.Ф. ЧЕРЕВАТОВ, О.В. ЧЕРЕВАТОВ, Р.А. ВОЛКОВ	201
РОЗДІЛ 7. СТВОРЕННЯ НОВОГО ВНУТРІШНЬО ПОРОДНОГО ТИПУ КАРПАТСЬКИХ БДЖІЛ СИНЕВИР В.В. ПАПП, В.Ф. ЧЕРЕВАТОВ	228
РОЗДІЛ 8. ЕФЕКТИВНІСТЬ ВИКОРИСТАННЯ МІЖТИПОВИХ ГІБРИДІВ КАРПАТСЬКИХ БДЖІЛ С.С. КЕРЕК, В.Ф. ЧЕРЕВАТОВ.....	254
РОЗДІЛ 9. МОЛЕКУЛЯРНІ МАРКЕРИ У ФІЛОГЕНЕТИЦІ МЕДОНОСНОЇ БДЖОЛИ О. В. ЧЕРЕВАТОВ, Р. А. ВОЛКОВ	271
РОЗДІЛ 10. ПОЛІМОРФІЗМ <i>APIS MELLIFERA</i> В УКРАЇНІ О.В. ЧЕРЕВАТОВ, І.І. ПАНЧУК, Р.А. ВОЛКОВ.....	295
ДОДАТКИ.....	313

ВІДОМОСТІ ПРО АВТОРІВ

Броварський Валерій Дмитрович – доктор сільсько-господарських наук, професор кафедри бджільництва факультету тваринництва та водних біоресурсів Національного університету біоресурсів і природокористування України, м. Київ.

Волков Роман Анатолійович – доктор біологічних наук, професор, заслужений діяч науки і техніки України, завідувач кафедри молекулярної генетики та біотехнології Навчально-наукового інституту біології, хімії та біоресурсів Чернівецького національного університету імені Юрія Федьковича, м. Чернівці.

Жук Аліна Володимирівна – доктор біологічних наук, доцент кафедри екології та біомоніторингу Навчально-наукового інституту біології, хімії та біоресурсів Чернівецького національного університету імені Юрія Федьковича, м. Чернівці.

Зароченцева Оксана Дмитрівна – кандидат біологічних наук, асистент кафедри екології та біомоніторингу Навчально-наукового інституту біології, хімії та біоресурсів Чернівецького національного університету імені Юрія Федьковича, м. Чернівці.

Жерек Степан Степанович – кандидат сільськогосподарських наук, завідувач лабораторії розведення і селекції карпатських бджіл Національного наукового центру «Інститут бджільництва ім. П.І. Прокоповича», м. Київ

Панчук Ірина Ігорівна – доктор біологічних наук, професор, професор кафедри молекулярної генетики та біотехнології Навчально-наукового інституту біології, хімії та біоресурсів Чернівецького національного університету імені Юрія Федьковича, м. Чернівці.

Папп Віктор Васильович – кандидат сільсько-господарських наук, старший науковий співробітник лабораторії розведення і селекції карпатських бджіл Національного наукового центру «Інститут бджільництва ім. П.І. Прокоповича», м. Київ.

Савчук Галина Георгіївна – кандидат біологічних наук, доцент, доцент кафедри молекулярної генетики та біотехнології Навчально-наукового інституту біології, хімії та біоресурсів Чернівецького національного університету імені Юрія Федьковича, м. Чернівці.

Тимочко Леся Іванівна – кандидат біологічних наук, асистент кафедри молекулярної генетики та біотехнології Навчально-наукового інституту біології, хімії та біоресурсів Чернівецького національного університету імені Юрія Федьковича, м. Чернівці.

Федоряк Марія Михайлівна – доктор біологічних наук, професор, завідувачка кафедри екології та біомоніторингу Навчально-наукового інституту біології, хімії та біоресурсів Чернівецького національного університету імені Юрія Федьковича, м. Чернівці.

Филипчук Тетяна Василівна – кандидат біологічних наук, асистент кафедри екології та біомоніторингу Навчально-наукового інституту біології, хімії та біоресурсів Чернівецького національного університету імені Юрія Федьковича, м. Чернівці.

Череватов Володимир Федорович – кандидат біологічних наук, доцент, доцент кафедри молекулярної генетики та біотехнології Навчально-наукового інституту біології, хімії та біоресурсів Чернівецького національного університету імені Юрія Федьковича, м. Чернівці.

Череватов Олександр Володимирович – кандидат біологічних наук, асистент кафедри молекулярної генетики та біотехнології Навчально-наукового інституту біології, хімії та біоресурсів Чернівецького національного університету імені Юрія Федьковича, м. Чернівці.

Язловицька Людмила Степанівна – кандидат біологічних наук, доцент, доцент кафедри молекулярної генетики та біотехнології Навчально-наукового інституту біології, хімії та біоресурсів Чернівецького національного університету імені Юрія Федьковича, м. Чернівці.

Наукове видання

**БДЖОЛА МЕДОНОСНА
Монографія**

За редакцією *Р.А. Волкова та І.І. Панчук*

Відповідальна за випуск *Панчук І.І.*
Літературний редактор *Лукул О.В.*
Технічне редагування та дизайн обкладинки
Чорасва Г.К.

Електронне видання

Підписано до друку 02.09.2024.

Умов.-друк. арк. 17,7. Обл.-вид. арк. 19,0.

Зам. 0004.

Видавництво Чернівецького національного університету.

58002, Чернівці, вул. Коцюбинського, 2.

e-mail: ruta@chnu.edu.ua

Свідоцтво суб'єкта видавничої справи ДК № 891 від 08.04.2002.



ISBN 978-966-423-880-6



9 789664 238806