УДК 638.1:612.017.1

ФАКТОРИ ФОРМУВАННЯ ІМУНІТЕТУ МЕДОНОСНИХ БДЖІЛ

Р. С. Федорук, І. І. Ковальчук, А. Р. Гавраняк

Інститут біології тварин УААН

Узагальнено наявні дані літератури щодо імунітету бджіл і їх природну резистентність до захворювань. Відзначено залежність стійкості організму бджіл проти збудників інфекційних захворювань на рівні окремо взятої особини, так і цілої бджолиної сім'ї. Показано вплив зовнішніх і внутрішніх механізмів захисту організму бджіл на формування імунітету. Проведено аналіз сучасних даних літератури щодо вродженого та набутого імунітету бджіл у зв'язку з резистентністю організму. Охарактеризовано особливості кровообігу та склад гемолімфи медоносних бджіл. Описано основні аспекти гуморальних та клітинних факторів імунітету бджіл. Наголошено на необхідності поглибленого вивчення факторів специфічної і неспецифічної стійкості бджолиних сімей до інфекційних захворювань та умов довкілля.

Ключові слова: БДЖОЛИ, ІМУНІТЕТ, ГЕМОЛІМФА, ГЕМОЦИТИ, ПЛАЗМОЦИТИ, НІМФОЦИТИ, СФЕРУЛОЦИТИ, ЕНОЦИТОЇДИ.

Імунітет у живих організмів являє собою комплекс захисних реакцій організму проти дії збудників інфекційного захворювання чи токсичного впливу і пов'язаний із проявом комплексу фізіологічних захисних реакцій, які забезпечують постійність внутрішнього середовища організму [18, 23]. Імунітет медоносних бджіл забезпечує стійкість бджолиної сім'ї до дії патогенних мікроорганізмів і продуктів їх життєдіяльності. У формуванні імунітету приймає участь весь організм бджіл, як цілісна система, в якій всі захисні механізми організму взаємопов'язані [1, 2, 9, 22].

Знання механізмів захисних реакцій комах дозволяє зрозуміти закономірності еволюції імунітету медоносних бджіл. Дослідження останніх років зосереджувалися на вивченні біохімічних механізмів стійкості бджіл до патогенних мікроорганізмів без врахування їх метаболічного взаємозв'язку і онтогенетичних особливостей функціонування. Ці процеси повинні бути пов'язані з онтогенетичними особливостями бджіл, тому що личинка суттєво відрізняється від дорослої особини. Їм характерна різна тривалість існування, що відіграє важливу роль у функціонуванні біохімічних механізмів і факторів, які включаються у гемоцитарний захист. Біохімічні системи бджіл приймають участь не тільки у захисних процесах, але й у регуляції онтогенезу, що обумовлені вродженими факторами. Вроджений імунітет у комах, зокрема у бджіл, є основним фактором захисту. На відміну від набутого імунітету він характеризується універсальністю і тим самим забезпечує захист проти впливу багатьох інфекційних і шкідливих зовнішніх факторів. Проте, вроджений імунітет не є абсолютним, який захищає у всіх випадках. Захист його відносний і зберігається до певної межі: при погіршенні зовнішніх умов (годівля, утримання, екологія) і наявності великої кількості збудника інфекції організм хворіє [7, 27, 29]. Вроджений імунітет забезпечується зовнішніми і внутрішніми захисними механізмами. До зовнішніх захисних механізмів відносяться покриви комах як дорослих, так і личинок. Покриви бджіл виділяють речовини, яким властива антибіотична активність проти різноманітних мікроорганізмів. Покриви комах, які формуються з хітину, надійно захищають комах від проникнення

мікроорганізмів [17, 24, 40]. Медоносним бджолам властивий певний рівень природної несприйнятливості до дії патогенних мікроорганізмів та токсичних речовин. Природна резистентність бджіл формується із загального імунітету бджолиних сімей як єдиної біологічної одиниці, а також й індивідуально — кожної особини зокрема. У бджіл, як і в інших комах, існує тісний взаємозв'язок стійкості окремих особин із стійкістю всієї бджолиної сім'ї. Тому стійкість всієї бджолиної сім'ї залежить від стійкості кожної особини. Здорові та стійкі до захворювання бджоли створюють стійкі до захворювань бджолині сім'ї [1–3, 8]. Важливим фактором природної стійкості бджолиних сімей до захворювання є систематизація основних природних механізмів. Існує декілька механізмів формування природної резистентності та прояву їх дії за впливу різноманітних мікроорганізмів (бактерій і вірусів), найпростіших, багатоклітинних паразитів і кліщів. Перш за все, це система спеціального імунітету (імунну систему комах розглядають як сукупність клітин гемолімфи, епітеліальних клітин, жирового тіла та кровотворного органу) кожної окремо взятої бджоли [2, 14, 30].

Стійкість окремих особин і в цілому бджолиної сім'ї забезпечується такими захисними пристосуваннями, як зовнішній покрив тіла — кутикула, яка містить 30-50 % хітину, будівництво сотів з комірками для кожної личинки, частота зміни поколінь [17, 24]. Кутикула, як основа зовнішніх захисних механізмів бджіл, побудована з кутикуліну та ендокутикули. Ендокутикула включає в собі хітин і нерозчинні білкові речовини, що суттєво впливає на функцію зовнішнього захисту організму бджіл. Верхній шар ендокутикули екзокутикола забезпечує твердість кутикули і протистоїть різноманітним біологічним впливам і захищає тіло комах від різних мікроорганізмів. Пошкодження кутикули відкриває ворота інфекції, сприяє проникненню мікроорганізмів у внутрішні тканини комах. Останніми роками в ряді робіт показано, що кутикулі комах властиві різко виражені бактерицидні і фунгіцидні властивості. Окремі автори пов'язують це з ненасиченими жирними кислотами, а також із виділенням покривами комах активних антибіотичних речовин [2, 14, 24].

Характерним для бджолиних сімей є також стійкість їх до інфекційних захворювань і паразитів, яким властиві різкі механізми (фізіологічні, анатомічні та етологічні), за допомогою яких вони знешкоджують збудників, що викликають різноманітні захворювання. Фізіологічні механізми стійкості бджолиних сімей проявляються тоді, коли личинки або бджоли виробляють продукти, які пригнічують розвиток збудника або ж паразита. Формується ціла система антибактеріального захисту з цих продуктів. До таких механізмів резистентності відносять і пришвидшений розвиток личинок бджіл [15–17].

До факторів, які сприяють прояву вродженого імунітету бджіл, слід віднести також їх «гігієнічну поведінку», яка визначає загальну стійкість бджолиних сімей. Гігієнічна поведінка — це вроджена й еволюційно закріплена захисна реакція, яка визначає неспецифічну резистентність бджіл до захворювання. Це механізм, при якому бджоли проявляють здатність розрізняти чарунки із зараженими личинками, розпечатують їх та викидають, що тим самим скорочує ріст чисельності збудника у гнізді та збільшує стійкість сім'ї до захворювання [8, 15, 16, 30].

Вплив на взаємовідношення комах і патогенних мікроорганізмів здійснює також температурний фактор. Кожний патогенний мікроорганізм має температурний оптимум розмноження. Тривале існування комах за межами цього оптимуму без шкідливого впливу на температуру організму дозволяє звільнитися від збудника хвороби.

Не менш важливе значення у медоносних бджіл має віковий імунітет. Залежно від фази і віку розвитку різко змінюється стійкість організму до різних мікроорганізмів. Яйце, відкладене маткою, стійке до різноманітних збудників внаслідок його доброї захищеності хітиновою оболонкою. Впродовж перших 3 днів життя личинки, як правило, не хворіють. Це пов'язано з тим, що маточному молочку, яким їх годують бджоли, характерна висока бактерицидна активність [5, 27, 35].

До внутрішніх захисних механізмів відносять формені елементи гемолімфи і жирового тіла, а також антимікробні властивості плазми, рідин і тканин організму комах. Захисні

властивості клітин формених елементів називають целюлярним або клітинним імунітетом, а захисні властивості рідин — гуморальним імунітетом [11, 41].

Кровообіг у комах, зокрема у бджіл, здійснюється незамкнутою системою (рис. 1). Системно циркулююча в їх організмі рідина називається гемолімфою. Судиною, якою протікає гемолімфа, є п'ятикамерна трубка (серце), що розміщена в спинній частині черевця, і сполучена з нею аорта, що тягнеться через грудний відділ у порожнину голови до мозку. Рух гемолімфи викликається скороченням серця, а також спинною і черевною діафрагмою. Спинна діафрагма має куполоподібну форму і сформована з м'язових волокон. Серце лежить на вершині цього купола. Спинна діафрагма прикріплена до бокових частин тіла в п'яти місцях. Через вільні краї діафрагми гемолімфа надходить з черевної частини в серце. Черевна діафрагма розміщена в нижній частині черевця під кишечником [24].

Гемолімфа розподіляє в організмі комах воду і поживні речовини, які надходять з кишечника. Вона також забезпечує внутрішнє середовище необхідними поживними речовинами для нормального функціонування тканин і органів. Буферні властивості гемолімфи забезпечують карбонати (їх дуже мало) і фосфати. У нормі гемолімфа дорослих бджіл водянисто-прозора, а з віком жовтіє [10, 11].

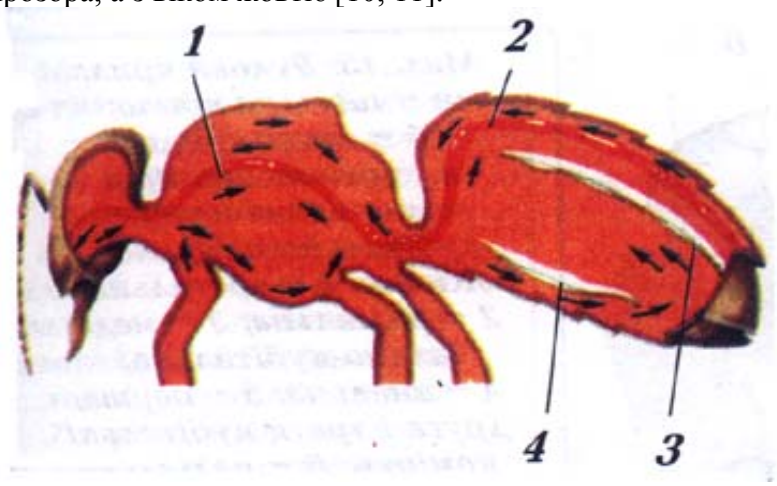

Рис. 1. Циркуляція гемолімфи: 1 — аорта; 2 — п'ятикамерне серце; 3 — спинна діафрагма; 4 — черевна діафрагма (стрілками показано напрям руху гемолімфи)

Гемолімфа бджіл формується з рідкої міжклітинної речовини — плазми і клітин, які знаходяться в ній — гемоцитів (форменні елементи). Плазма гемолімфи — це водний розчин неорганічних і органічних речовин. Вміст води в гемолімфі від 75 до 90 %. У плазмі гемолімфи бджіл міститься 6,6 % білка, в тому числі альбуміну 3,5 % і глобуліну 3,1 % (у личинок); ліпоїдів 0,6 %; цукру 1–2 %. Реакція гемолімфи слабо-кисла або нейтральна (pH від 6,4 до 6,8) [26, 44]. У плазмі і формених елементах містяться гістамін, гормони і наступні ферменти: амілаза, сахараза, мальтаза, протеаза, ліпаза, пероксидаза, каталаза, редуктаза. Всі гемоцити, які зустрічаються у бджіл, поділяються на п'ять класів: плазмоцити, німфоцити, сферулоцити, еноцитоїди і платоцити. Класи поділяються на більш дрібні категорії — стадії, які служать стадіями розвитку гемоцитів від молодих форм до зрілих. Гемоцити приймають участь у обміні між тканинами, виконуючи трофічну функцію. Ці клітини відіграють формоутворюючу роль, виділяючи речовини, які сприяють утворенню нових тканин або безпосередньо диференціюються в інші типи клітин. В ембріона бджолиного яйця утворюються недиференційовані клітини, які дають початок жировим клітинам, ендоцитам і відповідно гемоцитам. У гемолімфі личинок зустрічаються тільки плазмоцити. Кількість плазмоцитів із розвитком личинок збільшується, що впливає на ряд фізіологічних функцій та імунітет організму [10, 12, 24].

У бджоли, яка тільки вийшла із чарунок, міститься приблизно 14 % сферулоцитів, 5 % еноцитоїдів і 81 % платоцитів. У старої бджоли 40-денного віку кількість сферулоцитів зменшується до 3 %, кількість еноцитів залишається приблизно однаковою, а кількість платоцитів зростає до 90 %. Із збільшенням віку бджоли кількість молодих форм гемоцитів

зменшується, а дорослих — збільшується. Склад гемоцитів не постійний і змінюється залежно від віку та стану бджіл, від сезону року, мікрофлори і від дії лікарських засобів. З початком регенерації збільшується кількість молодих форм платоцитів. У бджіл літнього виводу дозрівання і старіння гемоцитів проходить не так швидко, ніж у бджіл, виведених у кінці літа чи на початку осені [24]. У гемолімфі зимуючих бджіл з'являються мікроорганізми, кількість яких зростає до кінця зими. Після зимівлі вони із гемолімфи зникають. Паралельно зростанню чисельності мікроорганізмів у гемолімфі спостерігається потемніння (меланоз) великої отруйної залози, яке також зменшується після закінчення зими. У бджіл, заражених нозематозом, посилюється регенерація платоцитів. Тому у них спостерігається чіткий зсув платоцитів у бік збільшення кількості молодих форм [4, 38].

Плазма гемолімфи також має здатність лізувати, вбивати або гальмувати розвиток мікроорганізмів. Цю функцію виконують речовини гемолімфи (антитіла), яким властива здатність знезаражувати антигени. У бджіл із антитіл виявляють преципітини, антитоксини і комплементзв'язуючі антитіла. Антитіла тісно пов'язані з глобуліновою фракцією білка гемолімфи. Вони утворюються через два дні або більше в організмі комах у результаті парентерального введення антигену [10–12, 45]. Гемолімфа дорослих бджіл містить лізоцим, антибактеріальні пептиди, лектини, активність яких підвищується при травмуванні або ж при їх інфікуванні, а також комплемент, який обумовлює реакцію конглютинації, агломерації, що сприяє механізмам лізису, аглютинації, фагоцитозу, інкапсулювання та меланізації [17, 19, 20].

Аналізуючи результати досліджень різних авторів, можна зробити висновок, що у комах важливе значення відіграють як гуморальні, так і клітинні фактори імунітету. Комахи, як і теплокровні тварини, мають рухливі і нерухливі клітини, здатні поглинати бактерії або будь-які частинки. У бджіл такою здатністю характеризуються гемоцити і клітини жирового тіла, але не всі гемоцити однаково проявляють фагоцитарну активність. У найбільшій мірі ця здатність властива нейтрофільним і еозинофільним фагоцитам, макрофагам [13]. Характерно, що активність клітинних факторів захисту залежить від гуморальних факторів. Процес фагоцитозу (пізнання чужеродного об'єкту і міграція клітин до місця локалізації чужеродного агента — хемотаксис) в значній мірі активується за допомогою гуморальних факторів, таких як лізоцим та опсонін. Вони підвищують швидкість фагоцитозу і ступінь перетворення бактерій. З активністю фагоцитозу тісно пов'язаний перебіг інфекційного захворювання комах. Функцію фагоцитозу виконують у личинок і лялечок платоцити і лімфоцити, а в дорослих бджіл — платоцити. Клітини, які синтезують фенолоксидазу, становлять 5 % всієї популяції гемоцитів. Фагоцитоз здійснюється при розпізнаванні плазмоцидом чужого або зміненого антитіла. Наприклад, на поверхні клітин у стані апоптозу знаходяться фосфатидилсеринвмісні фосфоліпіди. Плазмоцити розпізнають їх за допомогою специфічних рецепторів і здійснюють фагоцитоз. При завершеному фагоцитозі бактерії швидко руйнуються гемоцитами і хвороба не розвивається. Проте коли бактерії розмножуються швидше, ніж руйнуються, спостерігається прояв хвороби. При відсутності фагоцитозу мікроорганізми дуже швидко розмножуються і викликають загибель комах [17, 18, 25, 31, 43].

Відомо, що навіть яйця бджіл добре захищені від впливу екзогенних чинників за рахунок лізоциму, антибактеріальних пептидів та лектину. На стадії личинки в гемолімфі появляється комплемент і функціонують механізми фагоцитозу, агломерації, інкапсулювання і меланізації. За даними літератури вміст медових зобиків літніх бджіл характеризується вищою бактерицидною активністю порівняно з вмістом зобиків зимуючих комах. Не менш важливим є й те, що під час головного медозбору титр бактерицидності корму двохденних личинок достовірно збільшується, і тим самим стійкість бджолиної сім'ї до захворювання зростає [30].

Важливу роль у захисті організму бджіл від інфекції відіграє жирове тіло. Воно побудоване з круглих жирових клітин, які містять велике ядро неправильної форми. У дорослих бджіл жирове тіло представлене у вигляді тонких пластинок, закритих хітином. Жирове тіло і еноцити (великі округлі клітини), які знаходяться у ньому, нагромаджуються з віком. Ступінь розвитку жирового тіла є надійним фізіологічним показником стану бджіл і їх

резистентності. Жирове тіло швидко розвивається у бджіл, які приймають участь у вигодовуванні личинок, воно сильно розвинуте у личинок, а також у старих маток [20, 21, 23]. Обмін речовин в організмі бджіл тісно пов'язаний із станом жирового тіла, як одного з важливих життєво необхідних органів комах. У жировому тілі проходять основні біохімічні процеси, а також відкладення азотистих речовин і вуглеводів в осінній період, які визначають тривалість життя і збереженість бджіл у період зимування [9, 24].

Участь організму бджіл в обмеженні розповсюдження інфекційних агентів залежить не тільки від ефективності імунної відповіді. Вона визначається також неспецифічними факторами резистентності, що функціонально базуються на фагоцитозі, стимуляції гуморальних захисних механізмів і являються найбільш ефективним першим бар'єром у боротьбі із збудником захворювання. Із гуморальних факторів природної резистентності важливу роль відіграє фермент лізоцим, який, адсорбуючись на мукопептидній клітинній стінці мікроорганізму, розщеплює їх [6, 28, 36]. У результаті цього порушується осмотична рівновага і починається гідроліз мікробної клітини. Лізоцим підвищує свою активність в малий проміжок часу після попадання хвороботворного агенту в організм комах і є одним із стартерів інших факторів захисту. Крім цього, в гемолімфі бджіл і личинок містяться ще й інші бактерицидні фактори. Ці речовини більш стабільні, ніж лізоцим. Так, якщо активність лізоциму починає знижуватися через визначений час, тоді активність інших бактерицидних факторів зберігається більш тривалий час. Із числа відомих бактерицидних факторів у бджіл були виявлені лізини, аглютиніни, преципітини, антитоксини. Всі ці захисні фактори зустрічаються в гемолімфі бджіл у нормальному стані. Лізоцим також знаходиться і в секретах слинних залоз комах [7, 32, 37, 42].

У комах лізоцим не є єдиним фактором гуморального імунітету. Він відіграє ключову роль в ініціації синтезу пептидів і низькомолекулярних білків, яким властивий широкий спектр бактеріологічної активності. Лізоцим термостабільний у кислому середовищі, не перетворюється трипсином, не збільшує активність під дією світла. Встановлено, що гіпофарингіальні залози бджіл виробляють лізоцим, який із секретом залоз поступає в мед, маточне молочко й інші продукти бджільництва. Поступленням лізоциму в мед і пилок літні бджоли забезпечують не тільки довготривале зберігання корму, але й постачають зимових особин і майбутній розплід одним із факторів їх імунітету. Приймаючи до уваги значення лізоциму, як фактору гуморального імунітету комах, можна зробити висновок, що в сім'ї бджіл існує механізм формування рівня резистентності всіх її членів. Робочим літнім бджолам належить важлива роль у виробленні лізоциму і насиченні ним як личинкового корму, так і корму, який робочі бджоли відкладають для зимуючих бджіл [19, 39].

Висновки

У цілому, багаточисленні дослідження факторів імунітету у бджіл показали, що стимулювання їх активності викликає в організмі бджіл складні біохімічні зміни, які за своєю специфічністю і активністю поступаються аналогічним у теплокровних тварин. Таким чином, будь-яка стадія розвитку бджоли, її вік і фізіологічний стан характеризуються специфічною для неї гемограмою. Гемограма дуже чутлива до фізіологічних змін в організмі комах. Вона може використовуватися для ранньої діагностики захворювання, виявлення зараження паразитами і отруєння інсектицидами. Вивчення механізмів стійкості живих організмів, зокрема бджіл, є важливою ланкою у вирішенні ряду практичних проблем сучасного бджільництва. Знання механізмів захисних реакцій комах дозволить зрозуміти закономірності еволюції імунітету, а також цілеспрямовано підійти до вирішення проблеми стійкості бджолиних сімей до збудників різних інфекційних захворювань, у т. ч. нових і маловивчених. Вивчення факторів специфічної і неспецифічної стійкості бджолиних сімей до інфекційних захворювань дозволить розробити засоби і способи підвищення їх імунітету.

Перспективи подальших досліджень. Для біологічної та аграрної науки важливим було б поглибити вивчення впливу екологічних і техногенних факторів на формування і

прояв специфічної та неспецифічної резистентності бджіл, стійкості їх до збудників інфекційних та інвазійних захворювань з врахуванням агроекологічних і геобіохімічних умов середовища.

R. S. Fedoruk, I. I. Kovalchuk, A. R. Havranyak

IMMUNITY OF BEES

S u m m a r y

Generalized there are these literatures in relation to immunity of bees and them natural rezistentnist' to the diseases. Dependence of firmness of organism of bees is marked against the exciter of infectious disease, both separately every individual and whole bee monogynopaedium. Substantial influence of external and internal mechanisms of defence of organism of bees is rotined. The analysis of innate and purchased immunity of bees is conducted. The features of circulation of blood and composition of hemolymph of melliferous bees are described. The basic aspects of gumoral'nikh and cellular factors of immunity of bees are described. It is marked the necessity of study of factors of specific and heterospecific firmness of bee monogynopaediums to the infectious diseases.

Р. С. Федорук, И. И. Ковальчук, А. Р. Гавраняк

ФАКТОРЫ ФОРМИРОВАНИЯ ИММУНИТЕТА У МЕДОНОСНЫХ ПЧЕЛ

А н н о т а ц и я

Обобщены данные литературы о формировании иммунитета у пчел и их резистентности к заболеваниям. Установлена зависимость стойкости организма пчел против возбудителей инфекций как на уровне отдельно взятой особи, так и целой пчелиной семьи. Показано влияние внешних и внутренних механизмов защиты организма пчел на формирование иммунитета. Проведен анализ данных литературы о врожденном и приобретенном иммунитете пчел. Охарактеризованы особенности кровообращения и состав гемолимфы медоносных пчел. Описаны основные аспекты гуморальных и клеточных факторов иммунитета пчел. Отмечена необходимость изучения факторов специфической и неспецифической стойкости пчелиных семей к инфекционным заболеваниям.

1. *Артеменко Л. П* Иммунитет у пчел / Л. П. Артеменко, Е. И. Скрыпник // Пчеловодство. — 1984. — № 11. — С. 18–19.
2. *Батурин В. В.* Инфекционный иммунитет насекомых / В. В. Батурин // Использование микроорганизмов для борьбы с вредными насекомыми в сельском и лесном хозяйстве. — Иркутск, 1981. — С. 106–116.
3. *Бей-Биенко Г. Я.* Общая энтомология / Г. Я. Бей-Биенко. — М. : Высшая школа, 1980. — 417 с.
4. *Белоусова Г. П.* Морфология гемоцитов рабочих пчел при различной патологии / Г. П. Белоусова, В. П. Юрова // Проблемы лейкоза и инфекционных заболеваний сельскохозяйственных животных. — М., 1988. — С. 152–155.
5. *Гайффуллина Л. Р.* Клеточный иммунитет насекомых / Л. Р. Гайффуллина, Е. С. Салтыкова, А. Г. Николенко // Успехи современной биологии. — 2003. — Т. 123, № 2.— С. 195–206.
6. *Гайффуллина Л. Р.* Структура и механизмы индуцированного гуморального иммунитета насекомых / Л. Р. Гайффуллина, Е. С. Салтыкова, А. Г. Николенко // Успехи современной биологии. — 2006. — Т. 126, № 6. — С. 617–629.
7. *Глински З.* Свидетельства о неклеточном иммунитете у медоносной пчелы /

З. Глински, Я. Ярош // Апиакта. — 1993. — № 3–4, Т. XXVIII. — С. 69–77.
8. *Глупов В. В.* Некоторые аспекты иммунитета насекомых / В. В. Глупов // Успехи современной биологии. — 1992. — Т. 112, Вып. 1. — С. 62–71.
9. *Гробов О. Ф.* Инвазионные болезни / О. Ф. Гробов, А. М. Смирнов, Е. Г. Попов // Болезни и вредители медоносных пчел : Справочник. — М. : Агропромиздат, 1987. — С. 87–159.
10. *Домацкая Т. Ф.* Гемолимфа пчел при варроатозе / Т. Ф. Домацкая, О. Ф. Гробов // Пчеловодство. — 1980. — № 7. — С. 18–19.
11. *Домацкая Т. Ф.* Морфологические показатели гемолимфы пчел на пасеках, пораженных варроатозом / Т. Ф. Домацкая // Технология производства продуктов пчеловодства. — М.,1980. — С. 180–182.
12. *Запольських О. В.* Клетки гемолимфы трутневого расплода при варроатозе / О. В. Запольських // Пчеловодство. — № 9. — С. 17–18.
13. *Земсков В. М.* Фагоцитоз: физиологические и молекулярные аспекты / Земсков В. М. // Успехи современной биологии. — 1984. — Вып. 2(5), Т. 98. — С. 219–234.
14. *Карпуть И. М.* Закономерности формирования иммунного статуса и развития иммунной недостаточности у животных / И. М. Карпуть // Аграрная наука на рубеже XXI в. — Минск, 2000. — С. 228–230.
15. *Кривцова Н. И.* Генетические предпосылки устойчивости пчел к болезням / Н. И. Кривцова, Л. С. Кривцова // Пчеловодство. — 2009. — № 3. — С. 15–19.
16. *Кривцова Л. С.* Методы контроля и перспективы селекции на устойчивость пчел к нозематозу / Л. С. Кривцова // В сб. Новое в науке и пркатике пчеловодства. — Рыбное, 2002. — С. 169.
17. *Лаврехин Ф. А.* Биология медоносной пчелы / Ф. А. Лаврехин, С. В. Панкова. — М. : Агропромиздат, 1991. — 239 с.
18. *Маслянко Р. П.* Основи імунобіології / Р. Маслянко. — Львів : Вертикаль, 1999. — 427 с.
19. *Нагорная И. М.* Лизоцим секретов слюнных желез пчелы / Нагорная И. М., Боднарчук Л. И., Левченко И. А. // Пчеловодство. — 1996. — № 3. — С. 19–21.
20. *Немкова С. М.* Показники білкового обміну в організмі медоносних бджіл при вароатозі / С. М. Немкова // Біологія тварин. — 1992. — Т. 1, № 2. — С. 94–97.
21. *Немкова С. Н.* Состояние жирового тела и продолжительности жизни медоносных пчел (Apis mellifera), инвазированных Варроа (Varroa Jacobsoni) / Немкова С. Н., Руденко Е. В. // Вестник зоологии. — К., 2003. — Т. 37, № 2. — С. 81–84.
22. *Николенко А.* Г. Эволюционные особенности иммунитета насекомых / А. Г. Николенко // Current Evolutionary Thinking in Biology, Medicine and Sociology, Internation Conference dedicated to 90th anniversary of Prof. d. K. Belyaey, 7–9 August, 2007, Novosibirsk, Russia. — 2007. — P. 56–57.
23. *Пастер Є. У.* Імунологія / Є. У. Пастер. — К. : Вища школа, 2005. — С. 422–429.
24. *Поліщук В. П.* Бджільництво / В. П. Поліщук. — Л. : Український пасічник. — 2001. — 293 с.
25. *Руденко Є. В.* Смешанные заразные болезни расплода медоносных пчел : Автореф. дис. д-ра вет. наук : 16.00.08 / Є. В. Руденко. — Х., 2004. — 44 с.
26. *Садовникова Е. Ф.* Состав гемолимфы медоносных пчел : материалы VII Международной научно-практической конференции «Экология и инновации» (г. Витебск, 22–23 мая 2008 г.) / Садовникова Е. Ф., Брусочкина А. В. — Витебск, ВГАВМ, 2008. — С. 236–237.
27. *Салтыкова Е.* С. Биохимические механизмы адаптации к битоксибациллину в онтогенезе насекомых *HOLOMETABOLA. :* Автореф. дис. д-ра биол. Наук : 03.00.04 / Е. С. Салтыкова. — Уфа, 2009. — 45 с.
28. *Салтыкова Е.С.* Внутривидовые различия гуморального защитного ответа у медоносной пчелы *Apis mellifera* / Е. С. Салтыкова, Г. В. Беньковская, Щ. В. Сухорукова и

др. // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. — 2005. — Т. 41, № 4. — С. 314–318.
29. *Тыщенко В. П.* Физиология насекомых / В. П. Тыщенко. — М. : Высшая школа, 1986. — 284 с.
30. *Харитонов Н. Н.* Селекция устойчивых к заболеваниям пчел / Н. Н. Харитонов // Пчеловодство. — 2006. — № 7. — С. 15–17.
31. *Bailey L.* Honey bee pathology / L. Bailey. — London sts. : Acad. Press, 1981. — Vol. VIII. — 124 p.
32. *Boman H. G.* Invertabrate Immunity / H. G. Boman // Invertebrate pathology and microbial control. Proceegings. III International Colloquium of Invert. Pathol XV Animal Meeting of the Society for Invertabr. Pathol. Brighton. Un. Kindom. — 1982. — P. 71–96.
33. *Casteels P.* Apidaecins: antibacterial peptides from honeybees / P. Casteels, C. Ampe, F. Jacobs et al. // EMBO. — 1989. — Vol. 8. —P. 2387–2391.
34. *Casteels P.* Isolation and characterization of abaecin, major antibacterial response peptide in the honeybee (*Apis mellifera) /* P. Casteels, C. Ampe, L. Riviere et al. *//* Eur. J Biochem. .— 1999. — Vol. 187. — P. 381–386.
35. *Evans J. D.* Immune pathways and defence mechanisms in honey bees *Apis mellifera /* J. D. Evans, K. Aronstein, Y. P. Chen, C. Hetru *//* Insect Mol boil. — 2006. — Vol. 15. — P. 645–656.
36. *Evans J. D.* Trancription immune response by honey bee larvae during invasion by the bacterial pathogen, Paenibacillus larvae / J. D. Evans // J Invertebr Pathol. — 2004. — Vol. 85. — P. 105–111.
37. *Glinski Z.* Cellular and humoral defences in honeybee / Z. Glinski, J. Jarosz // Bee World. — 1995. — Vol. 76, № 4. — P. 195–205.
38. *Glinski Z.* Hemolymph proteins of the honeybee (Apis mellifera L.) from apiaries differing by the level of pollution with heavy metals / Z. Glinski, K. Grzegorczyk // Ann. UMCS. DD. — 1995. — № 50. — P. 241–248.
39. *Glinski Z.* Immunobiologia pszczoly miodney / Z. Glinski, J. Jarosz // Lublin: Academia Rolniczej. — 1995. — 272p.
40. *Glinski Z.* Infection and immunity in the honeybee Apis mellifera / Z. Glinski, J. Jarosz // Apiacta. — 2001. — Vol. 36, № 1. — P. 12–24.
41. *Glinski Z.* Problems of immunosuppression and immunotoxicology in respect to the honeybee protection against microbial and parasitic invaders / Z. Glinski, J. Jarosz // Apiacta. — 2000. — Vol. 35, № 2. — P. 65–76.
42. *Komarov D. A.* Pathogen-Targeted Hydroxyl Radical Generation during Melanization in Insect Hemolymph: EPR Study of a Probable Cytotoxicity Mechanism / D. A. Komarov, A. D. Ryazanova, I. A. Slepneva et al. // App. Magn. Reson. — 2009. — Vol. 35. — P. 495–501.
43. *Moritz R. F. A.* Euroconference on MOMEDITO (Molecular Mechanism of Disease Tolerance) in Honeybees // Proceeding. Kralupy near Prague, 17–19. 10.2000. — Published by Bee Reseach Institute in Dol. — 2001. — 239 p.
44. *Randolt K.* Immune-Relared protein induced in the hemolymph after aseptic and septic injury differ in honey bee worker larvae and adults / K. Randolt, O. Gimple, J. Geissendorfer // Archives of insect biochemistry and physiology. — 2008. — Vol 69. — P. 155–167.
45. *Shatton-Gadelmayer R.* Haemolymphproteine und Korpergewicht frischgrschlupfter, Beinen-Arbeiterinnen nach unterschiedlich starker parasitierung durrch Brutmilben / R. Shatton-Gadelmayer, W. Engels // Entomol. Gen. — 1988. — Vol. 44, № 2. — P. 93–101.

Рецензент: доктор с.-г. наук, професор, членкор УААН Кирилів Я. І.