

ПЕРСПЕКТИВИ ВИВЧЕННЯ ПРИЧИН І НАСЛІДКІВ МАСОВОЇ ЗАГИБЕЛІ МЕДОНОСНИХ БДЖІЛ

О. В. Арнаута, Л. Г. Калачнюк
oarnauta@nubip.edu.ua, kalachnyuk_liliya@nubip.edu.ua

Національний університет біоресурсів і природокористування України,
вул. Героїв Оборони, 15, м. Київ, 03041, Україна

Огляд присвячений проблемі масової загибелі медоносних бджіл, яку ще називають «синдромом краху колонії». Узагальнено наявні дані щодо можливих причин цього явища. Особливу увагу приділено аналізу чинників, які, за даними літератури, вважаються найбільш імовірними причинами масової загибелі бджіл, що спостерігається у багатьох країнах світу в останні десять років. Зокрема, взято до уваги можливий вплив стресових чинників, якість кормової бази, електромагнітне випромінювання, поширення інфекційних та інвазійних хвороб, дію пестицидів, широке використання у сільському господарстві генетично модифікованих рослин, надмірне застосування ветеринарних препаратів. На сьогодні масштаб впливу вищезгаданих чинників безпосередньо на імунну систему та в цілому на життєдіяльність медоносної бджоли вивчається вченими та бджолярами різних країн світу.

Відомо, що імунітет медоносної бджоли охоплює як клітинні, так і гуморальні реакції, які об'єднують безліч взаємопов'язаних систем. Дослідження антиоксидантної системи медоносної бджоли займають особливе місце при вивченні формування та підтримання на певному рівні її імунної системи. Досліджуються такі ензими антиоксидантної системи, як пероксидаза, каталаза, редуктаза, від активності яких багато в чому залежить імунна відповідь бджіл. Також значною є роль антиоксидантної системи в утилізації активних форм оксигену, які за накопичення здатні пошкоджувати клітинні структури. Оксидативний стрес, який може розвиватися унаслідок дії вищевказаних чинників, розглядається вченими як один з імовірних механізмів впливу на імунну систему медоносної бджоли. Вивчення саме комбінованого впливу негативних чинників на метаболічні системи організму бджоли є пріоритетним напрямом досліджень щодо виявлення причин та розуміння механізму їх масової загибелі.

Ключові слова: БДЖОЛИ, СИНДРОМ КРАХУ КОЛОНІЇ, ІМУНІТЕТ, АНТИОКСИДАНТНА СИСТЕМА, МЕТАБОЛІЧНІ ПОРУШЕННЯ

PERSPECTIVES OF STUDYING CAUSES AND CONSEQUENCES OF THE MASS DEATH OF HONEYBEES

O. V. Arnauta, L. H. Kalachniuk
oarnauta@nubip.edu.ua, kalachnyuk_liliya@nubip.edu.ua

National University of Life and Environmental Sciences of Ukraine,
15 Heroiv Oborony str., Kyiv 03041, Ukraine

This review is devoted to the problem of mass death of bees, also known as “colony collapse syndrome”. The available data on the possible causes of this phenomenon has been summarized. Special attention is given to the analysis of factors which, according to the literature, are considered the most probable cause of the mass death of bees, which is observed in many countries over the past ten years. In particular, it is taken into attention of possible impact of stressors, quality of fodder, electromagnetic radiation, spreading infectious and invasive diseases, the effect of pesticides, wide usage of genetically modified plants in agriculture, excessive application of veterinary medicines. To date, scale of the impact of factors (mentioned above) directly on the immune system and, in general, on the livelihoods of honeybees, is studied by scientists and beekeepers around the world.

It is known that immunity of honeybee includes both cellular and humoral reactions which integrate many the interrelated systems. The investigation of antioxidant system of honeybee has a special place in the study of the formation and maintenance at a certain level of the immune system. It is studied such enzymes of antioxidant system as peroxidase, catalase, reductase, the activity of which depends largely on immune response of bees. The role of antioxidant system in utilization of active forms of oxygen (which are capable to damage cellular structures in the case of accumulation) is also significant. Oxidative stress, which can develop in consequence of the aforementioned factors, is

considered by scientists as one of the probable mechanisms of influence on the immune system of honeybee. Study of exactly the combined impact of negative factors on the metabolic system of the organism of bees is a priority direction of research in the purpose to clarify causes of their mass death and understand its mechanism.

Keywords: BEES, COLONY COLLAPSE SYNDROME, IMMUNITY, ANTIOXIDANT SYSTEM, METABOLIC DISORDERS

ПЕРСПЕКТИВЫ ИЗУЧЕНИЯ ПРИЧИН И СЛЕДСТВИЙ МАССОВОЙ ГИБЕЛИ МЕДОНОСНЫХ ПЧЁЛ

А. В. Арнаута, Л. Г. Калачнюк
oarnauta@nubip.edu.ua, kalachnyuk_liliya@nubip.edu.ua

Национальный университет биоресурсов и природопользования Украины,
ул. Героев Оборона 15, г. Киев, 03041, Украина

Статья посвящена проблеме массовой гибели медоносных пчёл, которую ещё называют «синдром краха колонии». Обобщено данные касательно возможных причин этого явления. Особенное внимание приделано анализу факторов, которые по литературным данным считаются наиболее вероятными причинами массовой гибели пчёл, просматривающейся во многих странах мира в последние десять лет. В частности, взято во внимание возможное влияние стрессовых факторов, качество кормовой базы, электромагнитное излучение, распространение инфекционных и инвазионных болезней, действие пестицидов, широкое использование в сельском хозяйстве ветеринарных препаратов. На сегодняшний день масштаб влияния вышеупомянутых факторов непосредственно на иммунную систему и в целом на жизнедеятельность медоносной пчелы изучается пчеловодами и учёными разных стран мира.

Известно, что иммунитет медоносной пчелы включает как клеточные, так и гуморальные реакции, которые объединяют множество взаимосвязанных систем. Исследования антиоксидантной системы медоносной пчелы занимают особое место при изучении формирования и поддержания на определенном уровне ее иммунной системы. Исследуются такие энзимы антиоксидантной системы, как пероксидаза, каталаза, редуктаза, от активности которых много в чём зависит иммунный ответ пчёл. Также знаковой есть роль антиоксидантной системы в утилизации активных форм Кислорода, которые в случаи накопления способны поражать клеточные структуры. Окислительный стресс, который может развиваться впоследствии действия вышеупомянутых факторов, рассматривается учёными как один из вероятных механизмов влияния на иммунную систему медоносной пчелы. Изучение именно комбинированного влияния негативных факторов на метаболические системы организма пчелы есть приоритетным направлением исследований касательно выяснения причин и понимания механизма массовой их гибели.

Ключевые слова: ПЧЕЛЫ, СИНДРОМ КРАХА КОЛОНИИ, ИММУНИТЕТ, АНТИОКСИДАНТНАЯ СИСТЕМА, МЕТАБОЛИЧЕСКИЕ НАРУШЕНИЯ

Одним з біологічних скарбів, який дійшов до наших днів з Мезозойської ери — ери динозаврів, є бджоли. Впродовж мільйонів років ці комахи успішно еволюціонували, адаптуючись до різних природних та кліматичних умов. Але на початку ХХІ століття майбутніх цих комах опинилося під загрозою. Причиною цього, без перебільшення, можна вважати значний антропогенний тиск на екосистеми, який постійно зростає. І поки людство не перейшло «точки неповернення» у питанні збереження медоносних бджіл, необхідно докласти максимум зусиль, щоб виправити цю загрозливу ситуацію і забезпечити їх подальше існування.

Проблемою загибелі бджолиних сімей вчені активно стали займатися в другій половині ХХ століття, що безпосередньо пов'язано з хімізацією сільського господарства та гіперактивною індустріалізацією фактично усіх аспектів людської діяльності. За останні десятиріччя в усьому світі спостерігається загрозлива тенденція масової загибелі бджіл, яку через її масштабність вчені прозвали «бджолиним мором». Масова загибель розпочалася у США десять років тому, коли там загинуло до 90 % популяції диких і домашніх бджіл. Також масова загибель цих комах останнім часом спостерігається у Великобританії, Швеції, Німеч-

чині, Австрії, Італії, Ізраїлі, в інших регіонах світу. На сьогодні щорічні втрати бджолиних господарств у різних країнах світу становлять від 30 до 90 % бджолиних сімей [14]. Це становить реальну загрозу для нормального функціонування екосистем планети і може значно посилити продовольчу кризу, адже, коли йде мова про значення бджоли, потрібно пам'ятати, що близько 80 % сільськогосподарських культур, які вирощує людина, та значна частина представників дикої флори потребують запилення, у якому роль медоносної бджоли є першочерговою [15, 22].

Не є таємницею, що загибель бджіл турбувала бджолярів та науковців і в минулі роки, але тоді це переважно спостерігали або у зимово-весняний період, або в літній час, і причинами цього у першому випадку були переважно поганий догляд бджолосімей перед зимівлею, а в другому — отруєння пестицидами. За останнє десятиріччя характер масової загибелі бджіл кардинально змінився: бджоли не просто гинуть у вуликах чи біля нього, вони зникають. Вчені відокремили це явище у «синдром краху колонії» (*colony collapse disorder*, CCD) [17, 21]. Хоча такий тип поведінки, коли бджола покидає свою родину, досліджений досить давно і є характерним для хворих та знесилених комах, проблема полягає саме в тому, що в природних умовах родину покидає незначна кількість особин, тоді як «синдром краху колонії» характеризується загибеллю всієї родини [10, 14, 30, 32].

Незважаючи на значну увагу, особливо в останні роки, до проблеми масової загибелі бджіл і зокрема «синдрому краху колонії», єдиної версії щодо причин цього явища немає. Науковці розглядають декілька точок зору щодо причин цього явища: вплив стресових чинників; якість кормової бази; вплив електромагнітного випромінювання; поширення вже відомих та маловивчених інфекційних та інвазійних хвороб; дія пестицидів; поширення генетично модифікованих рослин; надмірне використання ветеринарних препаратів (рис.) [10, 15].

Вплив стресових чинників. На думку деяких американських вчених, стрес може бути викликаний погіршенням екологічної си-



Рис. Можливі причини масової загибелі медоносних бджіл (*Apis mellifera*)

Fig. Possible causes of mass death of honeybees (*Apis mellifera*)

туації, зокрема зменшенням біорізноманіття, різкою зміною погоди та кочівлею бджолиних сімей — все це послаблює імунітет бджіл і робить їх вразливими до хвороботворних чинників. Ця теорія достатньо цікава, але мало ймовірна: взяти хоча б такі чинники, як кочівля бджіл або різка зміна погоди. Щодо кочівлі бджіл, то про неї є згадки у давньоєгипетських папірусах, а основоположник українського бджолярства П. І. Прокопович постійно вказував на доцільність кочівель як ефективного способу розвитку бджолородин та гарних медозборів. Ми знаємо, що у згадані історичні періоди мору бджіл не було. Щодо різкої зміни погоди, то за мільйони років свого існування бджоли виробили ефективні механізми адаптації до таких змін [4, 5, 7, 14, 17, 23].

Якість кормової бази. Суть цієї версії, на думку деяких європейських дослідників, полягає у тому, що причиною розпаду колоній є недоїдання бджіл, одноманітне харчування (особливо це стосується підготовки бджолиних сімей до зимівлі), зменшення пилкової бази. Відомо, що для формування ефективного імунітету бджоли повинні бути забезпечені достатньою кількістю повноцінного корму, з якого бджолиний організм отримує не лише

енергію, але і мікро- та макроелементи, вітаміни та амінокислоти. Часто бджоли недоотримують ці речовини у достатній кількості, і як наслідок, мають слабкий імунний захист, на фоні якого стають дуже вразливими до різних негативних чинників [3, 11, 24].

Вплив електромагнітного випромінювання. Джерелом електромагнітного забруднення середовища передусім є бездротові телекомунікації, до яких належать системи мобільного зв'язку, а також об'єкти електрогенерації та лінії електропередач. Свого часу німецькі дослідники встановили, що випромінювання стільникових телефонів і приймально-передавальних пристроїв здатне негативно впливати на навігаційні можливості бджоли настільки, що вона просто не може знайти дорогу назад у вулик і гине. На підтримку цієї версії слугує той факт, що наймасштабніша загибель бджіл спостерігається у тих країнах, де електромагнітний вплив на середовище є найбільшим. Але попри вагомість аргументів цієї теорії, вона не пояснює вибіркової загибелі бджолородин у межах одної пасіки, адже вплив електромагнітного випромінювання поширюється однаково на всіх [14, 15].

Поширення відомих і маловивчених інфекційних та інвазійних хвороб. Значний негативний вплив на виживання бджолиної сім'ї мають інфекційні та інвазійні захворювання. До перших ми відносимо ті, які були спричинені вірусами, мікробами або грибами, а до других — паразитарними організмами. Ще за часів П. І. Прокоповича (перша половина XIX ст.) актуальною була боротьба з гнильцем, досить поширеним у той час. Епізоотична ситуація навколо медоносних бджіл ще більше загострилась з появою кліща варроа, який паразитує на бджолах і свого часу став причиною значної загибелі бджолиних сімей у різних країнах світу. На сьогодні, попри всі намагання бджолярів та вчених подолати такі хвороби, як американський та європейський гнилець, аскофероз, нозематоз, варроатоз, вірусний параліч та інші давно відомі захворювання, поки що цього зробити не вдається. Натомість вчені виявляють нові інфекційні захворювання, зокрема гострий параліч бджіл, спричинений ізраїльським вірусом гострого

паралічу; мермітидоз, збудником якого серед дорослих бджіл є круглий черв'як — мермітид; у країнах Північної Америки та в Австралії реєструють поширення такого паразита, як вуликовий жук тощо [10, 11, 28, 31].

Версія про те, що причиною масової загибелі бджіл в останні роки є інфекційні та інвазійні хвороби, є досить вагомою й аргументованою. Але вона не пояснює, чому таке явище, як «синдром краху колонії» бджіл, що спостерігається останні роки, не було зафіксовано раніше. Також ця версія не пояснює відсутність зв'язку між територіями поширення хвороб з явищем масової загибелі бджіл.

Дія пестицидів. Сьогодні використання різних пестицидів (інсектициди, акарициди, гербіциди тощо) є фактично основою інтенсивного сільськогосподарського виробництва; особливо це стосується рослинництва. Широке і неконтрольоване використання пестицидів на нашій планеті було причиною багатьох випадків масштабної загибелі бджіл ще з 60-х років XX ст. Особливо гостро проблема отруєння бджіл постала з початком використання нових типів пестицидів, особливо інсектицидів. Зокрема, коли на початку 90-х років минулого століття європейські фермери почали широко використовувати новий вид пестицидів — неонікотиніди, було зафіксовано масову загибель бджіл в окремих районах Бельгії, Франції, Німеччини. Вчені пояснюють це тим, що цей клас пестицидів містить нейротоксини, що, потрапляючи в організм бджоли з нектаром або пилом, вражають нервову систему. Також розглядається теорія, згідно з якою нові пестициди є причиною розвитку оксидативного стресу через порушення молекулярних механізмів його регулювання [4, 26].

Проти цієї теорії виступає той факт, що бджоли масово зникають також у тих місцях, де пестицидів не використовують зовсім [18]. Не можна також забувати, що широко використовувати пестициди стали ще у 60–70-х роках минулого століття, але тоді явища масового зникнення бджіл не було зафіксовано [34].

Поширення генетично модифікованих рослин. Останнім часом науковці почали приділяти увагу можливому впливу генетично модифікованих (ГМ) рослин на життєдіяль-

ність різних організмів, у тому числі й медоносних бджіл. Можливий вплив на життєдіяльність бджіл ГМ-рослин пояснюється контактним шляхом збирання нектару та пилку на таких культурах, як соняшник, бавовна, мигдаль, ріпак тощо. Деякі німецькі вчені припускають, що в результаті споживання бджолами нектару та пилку з ГМ-рослин у них спостерігається послаблення імунітету. Також помічено, що в тих країнах, де зафіксовано найбільше скорочення кількості бджіл (США, Канада, Китай, Австралія, деякі країни Європи), масово вирощуються ГМ-рослини. Але відсутні науково обґрунтовані докази залежності загибелі бджолиних сімей та інших комах-запилювачів від контакту з ГМ-рослинами [14, 15].

Надмірне використання ветеринарних препаратів. Для лікування багатьох хвороб, особливо інфекційних, бджолярі часто використовують антибактеріальні препарати — антибіотики та сульфаніламід. Їх використання часто дає очікуваний результат — хворобу подолано, але ці препарати можуть залишатися у вулику досить тривалий період часу. Особливістю дії антибактеріальних препаратів є їх «невибіркова» дія на мікроорганізми, у тому числі й на корисні, а як наслідок — активний розвиток патогенних грибків. Ця теорія особливо є цікавою після нещодавнього відкриття швейцарськими вченими групи із 13-ти молочнокислих бактерій, які містяться у свіжому меді та шлунку медоносних бджіл. Було встановлено, що ці бактерії забезпечують стійкість бджіл до багатьох патогенних мікроорганізмів [10, 21].

Отже, на питання, що ж насправді вбиває бджіл і яка з перелічених версій є найбільш вірогідною, вчені та бджолярі так і не дали однозначної відповіді. Причина масового розпаду колоній медоносних бджіл (*Apis mellifera*) і, як наслідок, їх загибель залишається нез'ясованою. Очевидним є лише те, що на сьогодні адаптивні механізми порушені, а імунітет послаблений, що робить медоносну бджолу дуже вразливою до різних шкідливих чинників.

На фоні надзвичайної вразливості імунної системи медоносних бджіл актуальним є пошук способів її стимулювання. Як відомо, у бджіл імунітет — це стійкість орга-

нізму до дії патогенів. У формуванні імунітету бере участь весь організм бджіл як цілісна система, в якій всі захисні механізми організму взаємопов'язані. У бджіл як суспільних комах, існує тісний зв'язок стійкості окремих особин зі стійкістю всієї бджолиної сім'ї. Захисні реакції медоносної бджоли охоплюють як клітинні, так і гуморальні реакції, що об'єднують безліч взаємопов'язаних систем, зокрема антибактеріальні пептиди, гемаглютиніни, фенолоксидазу і антиоксидантну систему [1, 16].

У бджоли розрізняють імунітет вроджений і набутий. Перший існує з моменту виникнення організму і передається спадково разом з іншими морфологічними і фізіологічними ознаками. Набутий імунітет формується після перенесеного інфекційного захворювання або шляхом імунізації специфічними біопрепаратами [1].

Вроджений імунітет у комах є основним фактором захисту і, на відміну від набутого, характеризується універсальною захисною дією проти впливу шкідливих чинників. Своєю чергою, вроджений імунітет є досить відносним і функціонує до певної межі — за погіршення годівлі, умов утримання або стану довкілля він перестає бути ефективним і бджоли стають дуже вразливими, особливо до інфекційних хвороб [11, 16]. Вроджений імунітет забезпечується зовнішніми (морфологічними) і внутрішніми (молекулярними) захисними механізмами. До факторів, які сприяють прояву вродженого імунітету, належить і так звана «гігієнічна поведінка», що визначає загальну стійкість бджолиних сімей. Гігієнічна поведінка — це вроджена й еволюційно закріплена захисна реакція, яка визначає неспецифічну резистентність бджіл до захворювання. Це механізм, за якого бджоли проявляють здатність розрізняти комірки із зараженими личинками, розкривають їх та викидають; тим самим зменшується чисельність збудника у гнізді та збільшується стійкість сім'ї до захворювання. Також значний вплив на напруженість вродженого імунітету має і вік бджоли: у молодих бджіл він сильніший [4, 25].

За даними деяких дослідників, імунний захист бджіл прямо залежить від антиоксидантної системи. Відомо, що такі ензими, як пероксидаза, каталаза, редуктаза, які входять

до цієї метаболічної системи, мають істотне значення в процесах імунної відповіді комах, зокрема і бджіл. Роль антиоксидантної системи важко переоцінити, оскільки одними з кінцевих продуктів метаболізму клітин є так звані активні форми кисню (АФО), контроль за яким ця система повинна здійснювати. Відомо, що у результаті окисно-відновних реакцій в організмі бджоли, як і в інших живих організмах, постійно відбувається генерація активних форм кисню: перекис гідрогену (H_2O_2), гідроксильний радикал (HO^\bullet), перекис ліпідів (LOOH), гіпохлоритна кислота (HOCl) та інші, які відіграють важливу роль у багатьох фізіологічних і біохімічних процесах: регуляції тону судин, клітинній проліферації, синтезі простагландинів, передачі сигналів від міжклітинних сигнальних молекул на регуляторні системи тощо [12, 19, 27, 29].

Своєю чергою, будь-яка стресова реакція організму в нормі супроводжується короткотерміновим збільшенням кількості АФО. Це зумовлено адаптацією організму до екстремальних умов, за яких АФО відіграють роль вторинних месенджерів, беручи участь у сигнальній трансдукції та активації факторів транскрипції відповідних генів, зокрема тих, що кодують ензими антиоксидантної системи. Коли швидкість утворення АФО переважає над швидкістю їх детоксикації, відбувається пошкодження клітинних структур. За вираженого або тривалого стресу концентрація АФО у клітині може підвищуватися і тоді мобілізація захисних систем клітини слабшає, у результаті чого активуються процеси, які спричиняють апоптоз або некроз [2, 6, 8, 9, 33]. Зумовити розвиток оксидативного стресу в організмі медоносною бджолою можуть вищезгадані чинники.

На наш погляд, причиною масової загибелі бджіл або «синдрому краху колонії», швидше за все, є комбінована дія вищевказаних чинників на імунітет, за якої негативний вплив одного підсилюється впливом іншого. Слід врахувати, що цей вплив є більшою або меншою мірою постійним і може призводити до глибоких метаболічних порушень, змінюючи функціонування фактично всіх органів і систем організму комах, у тому числі і їх геном. Тому пошук істинних причин масо-

вої загибелі бджіл повинен лежати у площині ретельного вивчення біохімічних процесів за дії різних негативних факторів; досліджуватися повинні не лише дорослі особини, але й личинки різних стадій розвитку. Цікавими також можуть бути результати порівняльних досліджень обміну речовин та функціонування імунної системи особин різних рас медоносних бджіл, наприклад, *Apis mellifera* з *Apis laboriosa* або *Apis florea* тощо.

Перспективи подальших досліджень.

Основна робота з вивчення особливостей формування та функціонування молекулярних механізмів протидії негативним чинникам іще попереду. За допомогою лише новітніх методик наукових досліджень та накопиченого багажу знань вчені повинні вирішити проблему збереження медоносною бджолою. Адже багато у чому існування цих дивовижних комах є визначальним для збереження екосистем нашої планети.

1. Artemenko L. P., Skrypnyk E. I. Immunity of bees. *Beekeeping*, 1984, no. 11, pp. 18–19. (in Russian)

2. Baskin I. Oxidants, antioxidants and free radicals. *Taylor and Francis*, 1997, pp. 341–359.

3. Belskikh A. I. Sugar feeding: a compulsory measure or part of the technology. *Beekeeping*, 2006, no. 9, pp. 30–31. (in Russian)

4. Bondareva N. V. The use of honeybees as a bioindicator of environmental contamination with heavy metals. *The success of modern natural science*, 2005, no. 10, pp. 5–6. (in Russian)

5. Conti M., Botre F. Honey bees and their products as potential bioindicators of heavy metals contamination. *Environmental monitoring and assessment*, 2001, vol. 69 (3), pp. 267–282.

6. Corona M., Robinson G. Genes of the antioxidant system of the honey bee: annotation and phylogeny. *Insect Molecular Biology*, 2006, no. 15 (5), pp. 687–701.

7. Crane E. Bees, honey and pollen as indicators of metals in the environment. *Bee World*, 1984, vol. 55, pp. 47–49.

8. Dussaubat C., Maisonnasse A., Crauser D., Tchamitchian S., Bonnet M., Cousin M., Kretzschmar A., Brunet J. L., Le Conte Y. Combined neonicotinoid pesticide and parasite stress alter honeybee queens' physiology and survival. *Sci. Rep.*, 2016, 6:31430. DOI: 10.1038/srep31430.

9. Farooqui T. *A potential link among biogenic amines-based pesticides, learning and memory, and colony collapse disorder: A unique hypothesis*. Elsevier, 2012, pp. 1–2.

10. Farooqui T., Farooqui A. Oxidative stress in vertebrates and invertebrates. *Molecular Mecha-*

nisms of Antioxidant Protective Processes in Honeybee Apis mellifera. K., Wiley-Blackwell, 2012, pp. 279–289.

11. Fedoruk R. S., Kovalchuk I. I., Havranyak A. R. Immunity of bees *The Animal Biology*, 2009, vol. 11, no. 1, pp. 82–89. (in Ukrainian)

12. Felton G. W., Summers C. B. Antioxidant Systems in insects. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 1995, no. 29, pp. 187–197.

13. Felton J. C., Oment P. A., Stevenson J. H. Toxicity and hazard of pesticides to honey bees: harmonization of test methods. *Bee World*, 1986, pp. 114–124.

14. Galatiuk A. E. The etiology and preventive maintenance of collapse of bee colonies. *Bee World*, 2014, no. 4, pp. 1–3. (in Russian)

15. Gifford C. Colony Collapse Disorder the vanishing Honeybee (*Apis Mellifera*). Un. of Colorado at Boulder, 2010, pp. 1–2.

16. Glupov V. V. Certain aspects of the immunity of insects. *Biology Bulletin Reviews*, 1992, no. 1, pp. 62–71. (in Russian)

17. Hornich M. The vibrating bee will tell about the state of bee colony. *Ukrainian Beekeeper Journal*, 2015, no. 12, pp. 13–14. (in Ukrainian)

18. Khyzha L. Honeybees will be protected, helped and preserved. *Ukrainian Beekeeper Journal*, 2015, no. 6, pp. 29–30. (in Ukrainian)

19. Kolisnyk M., Colisnic H., Niedziolka J., Vlizlo V. Oxygen active forms that their role in cells metabolism. *The Animal Biology*, 2009, vol. 11, no. 1–2, pp. 12–19. (in Ukrainian)

20. Kovalchuk I. I., Fedoruk R. S. Melliferous bees and honey are bioindicator contamination of environment by heavy metals. *The Animal Biology*, 2008, vol. 10, no. 1–2, pp. 24–32. (in Ukrainian)

21. Le Conte Y., Navajas M. Climate change: impact on honey bee populations and diseases. *Revue Sci. Technique*, 2008, no. 27 (2), pp. 499–510.

22. Makarov Y. Ovchinnikov A. V., Zhuk E. G. Bees and their products in environmental monitoring. *Beekeeping*, 1995, no. 1, pp. 14–15. (in Russian)

23. Menshchikova E. B., Lankin V. Z., Zenkov N. K. Oxidative Stress: Prooxidants and Antioxidants. *Journal of Cancer Research and Therapeutics*, 2006, pp. 47–53.

24. Nappi A. J., Christensen B. M. Melanogenesis and associated cytotoxic reactions: applications to insect cellular immune reactions. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 2005, pp. 443–459.

25. Nazmiev B. K. Adaptive effect of chitosans on biochemical mechanisms of *Apis Mellifera* L. Dis. candidate of biol. Sciences, Ufa, 2005, 142 p. (in Russian)

26. Polishchuk V. P. *Beekeeping*. Lviv, Ukrainian Beekeeper, 2001, 381 p. (in Ukrainian)

27. Ruuge E. K., Ledenev A. N., Lakomkin V. L., Konstantinov A. A., Ksenzenko M. Y. Free radical metabolites in myocardium during ischemia and reperfusion. *Amer. J. Physiol. Suppl.*, 1991, no. 261, pp. 81–86.

28. Schmid M., Brockmann A., Pirk C., Stanley D., Tautz J. Adult honeybees (*Apis mellifera* L.) abandon hemocyte. *Insect Physiol.*, 2008, no. 54 (2), pp. 439–444.

29. Seehuus S. C., Norberg K., Gimsa U., Krekling T., Amdam G. V. Reproductive protein protects functionally sterile honey bee workers from oxidative stress. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2006, no. 103, pp. 962–967.

30. Seyhan Y., Helmut H., Heinz-Dieter I. Honey as bioindicator by screening the heavy metal content of the environment. *Deutsche Lebensmittel-Rundschau*, 2006, vol. 102, pp. 192–194.

31. Tsikava V. Physocephalosis of honeybees. *Ukrainian Beekeeper Journal*, 2016, no. 2, pp. 26–29. (in Ukrainian)

32. Tuzen M. Determination of some metals in honey samples for monitoring environmental pollution. *Fresenius environmental bulletin*, 2002, vol. 11 (7), pp. 366–370.

33. Williams J. B., Roberts S. P., Elekonich M. M. Age and natural metabolically-intensive behavior affect oxidative stress and antioxidant mechanisms. *Exp. Gerontol.*, 2008, no. 43, pp. 538–549.

34. Yaroshenko A. Veterinary medicine and beekeeping. *Ukrainian Beekeeper Journal*, 2015, no. 4, pp. 22–24. (in Ukrainian)