

АКТИВНІСТЬ КАТАЛАЗИ *APIS MELLIFERA* L ПІД ЧАС ЛІТНЬОЇ ПІДГОДІВЛІ РІЗНОЮ ВУГЛЕВОДНОЮ ДІЄТОЮ

Л. С. ЯЗЛОВИЦЬКА*, М. Д. КОСОВАН, В. Ф. ЧЕРЕВАТОВ, Р. А. ВОЛКОВ

Чернівецький національний університет імені Юрія Федьковича,
58012, м. Чернівці, вул. Коцюбинського, 2, Україна,
*e-mail: l.yazlovitska@chnu.edu.ua

У природі влітку медоносні бджоли часто не отримують достатньої кількості їжі і потребують додаткового живлення. Наслідки такої підгодівлі на фізіологічні та біохімічні процеси остаточно не з'ясовані. Особливо мало відомо про можливий вплив годування на активність антиоксидантних ферментів, наприклад каталази (CAT), яка знешкоджує пероксид водню і бере участь у захисті клітин від різних видів стресу. Досліджено вплив підгодівлі *Apis mellifera* різною вуглеводною дієтою під час літнього безвзяжкового періоду на активність САТ у бджіл-фуражирів. Експериментальні колонії попередньо підгодовували протягом двох місяців 30%-ним розчином цукру. Надалі впродовж чотирьох днів бджолосім'ї були переведені на різну вуглеводну дієту: перша група підгодовувалася 30%-ним розчином глюкози, друга – 30%-ним розчином фруктози, третя – не отримувала додаткової підгодівлі, четверта група (контроль) – 30%-ним розчином цукру. Після цього всі дослідні колонії знову перевели на додаткову підгодівлю 30%-ним розчином цукру. Активність САТ визначали (i) перед початком підгодівлі різними вуглеводними дієтами, (ii) після закінчення утримання на різних вуглеводних дієтах, (iii) на 4-й день та (iv) 8-й день після повернення колоній до підгодівлі 30%-ним розчином цукру. Встановлена органоспецифічність каталазної активності бджіл-фуражирів: найвища – в черевці, найнижча – в торахсі. Припинення підгодівлі цукром супроводжувалося зниженням каталазної активності у всіх дослідних групах. При цьому активність САТ найбільше зменшилася в групі бджіл, які отримували додаткове живлення фруктозою, а найменше – в групі бджіл без підгодівлі, які споживали тільки власний мед. Найбільше зниження каталазної активності виявлено в тканинах черевця бджіл з усіх експериментальних груп. Протягом тижня після повернення до підгодівлі 30%-ним розчином цукру активність САТ повернулася на попередній рівень. Отже найнижчі значення каталазної активності виявлено під час застосування для підгодівлі 30%-ного розчину фруктози, а найвищі – 30%-ного розчину цукру. Наші дані свідчать про те, що споживання різних вуглеводів і подальші зміни в обміні речовин можуть впливати на окислювально-відновний баланс у різних частинах тіла медоносної бджоли.

Ключові слова: *Apis mellifera*, каталаза, карбогідратна дієта, фуражири.

Вступ. Медоносні бджоли (*Apis mellifera* L.) – незамінний компонент природних і сільськогосподарських екосистем. Втрати бджолиних колоній впродовж останніх років привернули особливу увагу дослідників до виявлення факторів, які впливають на здоров'я медоносних бджіл (Тимочко та ін., 2016, Dainat et al., 2012). Відомо, що в основі розвитку сильних колоній *A. mellifera* лежить адекватне харчування (Brodtschneider and Crailsheim, 2010). Дефіцит або порушення компонентного складу їжі може ослаблювати імунну систему бджіл та робити їх більш вразливими до пестицидів та різноманітних захворювань (Mao et al., 2013).

Дуже важливе для збільшення сили сімей постійне надходження вуглеводів – основних складових раціону бджіл-фуражирів (Crailsheim et al., 1992; Gmeinbauer and Crailsheim, 1993; Hrassnigg and Crailsheim, 2005). Тому після збору врожаю меду або в період нестачі нектару пасічники часто використовують додаткову підгодівлю 30-60%-ним розчином цукру

(сахарози) або кукурудзяного фруктозного сиропу (КФС) (Ruiz-Matute et al., 2010). Додаткову підгодівлю можна здійснювати з різною метою, а саме: для поповнення запасу кормового меду під час його нестачі у вуликах навесні до появи в природі квітів медоносних рослин; для стимулювання вирощування розплоду за відсутності медоносних рослин в середині літа; для поліпшення кормових запасів бджіл під час зимівлі шляхом заміни недоброякісного (падевого) меду (Brodtschneider and Crailsheim, 2010).

Добре відомо, що першим кроком засвоєння сахарози є гідролітичне розщеплення до глюкози та фруктози (Blatt and Roces, 2001). Як свідчать результати досліджень як на медоносних бджолах, так і на інших біологічних моделях, споживання цих моносахаридів може по-різному позначатися на життєдіяльності організмів завдяки їх різній участі в ензиматичних та неензиматичних реакціях обміну (Rovenko et al., 2012, Wheeler and Robinson, 2014). З низки

досліджень також встановлено негативні наслідки додаткової підгодівлі комах сахарозою, а саме зменшення виробництва воску та кількості весняного розплоду бджіл у вулику (Sammataro and Weiss, 2013). Це можна пояснити тим, що на відміну від цукру натуральний мед містить чимало компонентів, яких немає у розчинах цукру та КФС і які позитивно впливають на систему детоксикації ксенобіотиків медоносної бджоли (Мао et al., 2013).

Отже, підгодівля медом та/або різними вуглеводами має по-різному впливати на обмін речовин і, можливо, навіть бути своєрідним стресовим фактором для бджіл. Водночас відомо, що різноманітні стресові чинники провокують в організмі надмірну генерацію активних форм кисню (АФК), що призводить до розвитку оксидативного стресу (Nikolenko et al., 2012). Центральну роль у захисті організму від АФК має антиоксидантна система. Зокрема, основний фермент, котрий знешкоджує пероксид водню, – каталаза (Cologna and Robinson, 2006), активність якої чутливо реагує на зовнішні подразники, що дає змогу вважати цей фермент індикатором загального стану антиоксидантної системи (Badiou- Bénéteau et al., 2012).

Враховуючи вищезазначене, мета нашого дослідження – оцінка активності каталази у фуражирів *A. mellifera* за умов підгодівлі різними вуглеводними дієтами в період погіршення медозбору.

Матеріали та методи. Об'єктом дослідження були фуражирні бджоли *A. mellifera* 25–30-денного віку, оскільки вони переважно харчуються вуглеводами (Crailsheim et al., 1992) та є основними споживачами вуглеводних добавок у вулику (Brodtschneider and Crailsheim, 2010). У дослідженні використано бджіл місцевої популяції – гібридів карпатської та української степової порід. Додаткову підгодівлю бджіл здійснювали на базі експериментальної пасіки Чернівецького національного університету. Для досліду відбиралося 12 сімей, однакових за своєю силою.

Протягом двох місяців перед початком досліду з підгодівлі різними вуглеводами для вирівнювання сили сімей виконано підгодівлю всіх досліджуваних бджіл 30%-ним цукром (підготовчий або нульовий етапи досліду).

Для визначення впливу вуглеводної дієти на активність каталази, бджіл із досліджуваних сімей відбирали чотири рази. (1) Перший відбір здійснили безпосередньо перед початком підгодівлі різною вуглеводною дієтою. Бджіл фуражирів відбирали з крайніх рамок, заморозували рідким азотом та зберігали за

мінус 70°C. (2) Після цього підгодовували бджолині сім'ї протягом чотирьох днів 30%-ними розчинами глюкози, фруктози або, цукру; у частині сімей підгодівлю не здійснювали. Другий відбір бджіл проводили наступного дня після завершення підгодівлі. (3) Після другого відбору бджіл усі сім'ї переводили на початкову дієту, тобто підгодовували 30%-им розчином цукру протягом 8 днів. Третій та четвертий відбори здійснювали на 4-й та 8-й дні такої підгодівлі.

У заморожених бджіл на холоді відділяли голову, груди та черевце. Відібрані частини тіла (по 10 особин на пробу) гомогенізували в 1000 мкл буфера (100 mM Na-фосфат pH 7.0, 1 mM EDTA, 0,01%-ву фенілтіосечовину (Weirich et al., 2002)) за допомогою гомогенізатора Heildolph на льоду. Проби центрифугували за 12000 g, 5° C 10 хвилин. Супернатант використовували для подальших ферментативних вимірювань. Для визначення активності каталази використовували реакційну суміш, яка містила 50 mM Na-фосфат pH 7.0, 10 mM H₂O₂ та 20-40 мкл білкового екстракту (Aebi, 1984). Розщеплення H₂O₂ в ферментативній реакції визначали вимірюючи зменшення оптичної щільності проби при 240 нм протягом 30 секунд. Каталазну активність розраховували в мікромолях H₂O₂, розщеплених за хвилину на міліграм білка з використанням коефіцієнта екстинкції 39,4 M⁻¹cm⁻¹. Кількість білка в екстракті визначали за методом Бредфорда (Bradford, 1976).

Для кожного варіанта підгодівлі використано по три бджолині сім'ї. Статистичний аналіз даних здійснювали з використанням критеріїв Вілкоксона, Манна-Вітні та Краскела-Волеса.

Результати дослідження та їх обговорення. Отримані результати показують, що у бджіл, які отримували підгодівлю 30%-ним розчином цукру протягом 2 місяців, каталазна активність у різних частинах тіла суттєво відрізнялась: у голові та тораксі вона була приблизно в 2,4 та в 4 рази меншою, ніж у черевці. Ця закономірність спостерігалася протягом усього експерименту за використання різних варіантів підгодівлі (рис. 1). Отже, наші результати вказують на органоспецифічність каталазної активності у бджіл-фуражирів.

Аналогічні результати отримано раніше під час вивчення активності антиоксидантних ферментів як у різних тканинах медоносної бджоли *A. mellifera*, так і у особин різних каст. Зокрема, найвищу активність каталази виявлено у кишечнику, а найменшу – у м'язах тораксу робочих бджіл, запліднених та незапліднених маток (Weirich et al., 2002). Відповідно найвищу каталазну активність, виявлену нами в тканинах

черевця, можна пояснити високою активністю цього ферменту в кишечнику.

Вважається, що активність каталази має корелювати із внутрішньоклітинним рівнем АФК, зокрема пероксиду водню (Weirich et al., 2002). Імовірно, висока каталазна активність у кишечнику може бути пов'язана із підвищеною генерацією АФК в процесі травлення. Крім того, високий рівень АФК – ймовірний наслідок життєдіяльності мікрофлори кишечника (Hroncova et al., 2015; Engel et al., 2016).

Компонентний склад вуглеводів у раціоні впливає на метаболічні процеси у тварин та може спричиняти зміни в роботі антиоксидантної системи. Зокрема, сахароза, яка є невідновлюючим вуглеводом, здатна вступати у реакції глікації та інші метаболічні перетворення тільки після її розщеплення на глюкозу і фруктозу (Blatt and Roces, 2001; Even et al., 2012). Враховуючи біохімічні особливості різних вуглеводів, ми припустили, що сахароза, глюкоза і фруктоза можуть по-різному вплинути на перебіг метаболічних процесів, зокрема тих, в яких утворюються АФК. Тому нами досліджено вплив на активність каталази додаткової підгодівлі бджіл у безвзятковий період різною вуглеводною дієтою. З'ясовано, що припинення підгодівлі бджіл 30%-ним розчином цукру (яка здійснювалася на підготовчому етапі досліджу) викликала зменшення активності каталази в тканинах голови, тораксу та черевця на 31, 24 та 41% відповідно (рис. 1). Варто зазначити, що період проведення досліджу характеризувався нестачею достатньої кількості квітучих медоносних рослин у природі. Отже, через дефіцит нектару бджоли експериментальних сімей, котрі не отримували додаткової підгодівлі, були змушені споживати власні запаси меду, які зберігались у їхніх вуликах.

Застосування для підгодівлі бджіл протягом 4 днів 30%-них розчинів глюкози та фруктози призводило до сильнішого зниження каталазної активності у всіх частинах тіла – на 35, 45 та 59% та на 48, 58 та 64% для голови, тораксу та черевця відповідно, у порівнянні із значеннями, які спостерігались у цих сім'ях під час тривалої підгодівлі розчином цукру на підготовчому етапі досліджу (рис.1). Отже, найнижчі значення каталазної активності виявлено під час застосування для підгодівлі 30%-ного розчину фруктози, а найвищі – розчину цукру. Проміжні значення характерні для комах, які отримували 30%-ний розчин глюкози або споживали власний мед (що є еквімолярною сумішшю глюкози і

фруктози – Ruiz-Matute, 2010) за відсутності додаткової підгодівлі.

Повернення бджіл до попередньої вуглеводної дієти (30%-ний розчин цукру) призводило до зростання каталазної активності (рис. 1). При цьому через 8 днів, наприкінці експерименту, активність каталази сягала рівня, виявленого нами на початку досліджу (підготовчий етап). Ця закономірність спостерігалась для всіх частин тіла комах (рис. 1). У контрольній групі бджіл, які протягом усього досліджу отримували розчин цукру, активність каталази залишалася на сталому рівні (рис. 1.).

Додаткова літня підгодівля може проводитись також для стимуляції льотної активності бджіл-фуражирів. Отже, не можна виключити, що різна вуглеводна дієта по-різному впливає на льотну активність або поведінку бджіл, наслідком чого можуть бути зміни метаболізму, зокрема рівня АФК та активності каталази. Проте раніше було з'ясовано, що у фуражирів старшого віку (які досліджувались у наших досліджах) посилення льотної активності не пов'язано зі зміною активності каталази (Margott, 2014). Крім того, активність каталази не залежала від віку та характеру поведінкової діяльності медоносних бджіл (Margott, 2014). Отже, встановлені нами зміни каталазної активності навряд пов'язані із різним впливом, який досліджені вуглеводи могли справляти на льотну активність чи поведінку бджіл-фуражирів.

Отримані нами дані добре узгоджуються з дослідженнями помірного оксидативного стресу, спричиненого продуктами розщеплення сахарози у плодової мушки *Drosophila melanogaster*. Зокрема показано, що вигодовування личинок на дієті із 6%-ною сахарозою призводить до підвищення активності каталази на 30% порівняно з личинками, утримуваними на еквімолярній суміші глюкози і фруктози (Rovenko et al., 2015).

Отже, можна припустити, що форма надходження вуглеводів до організму медоносної бджоли впливає на рівень АФК та стан антиоксидантної системи. Ця гіпотеза підтверджується результатами, отриманими під час досліджень експресії генів у медоносних бджіл-фуражирів, які перебували на різній вуглеводній дієті (сахароза, суміш глюкози та фруктози або мед). Виявлено, що ці дієти суттєво впливають на експресію генів, продукти яких беруть участь у метаболізмі білків і окисно-відновних процесах та викликають у жировому тілі зміни вуглеводного та ліпідного обміну (Wheeler and Robinson, 2014).

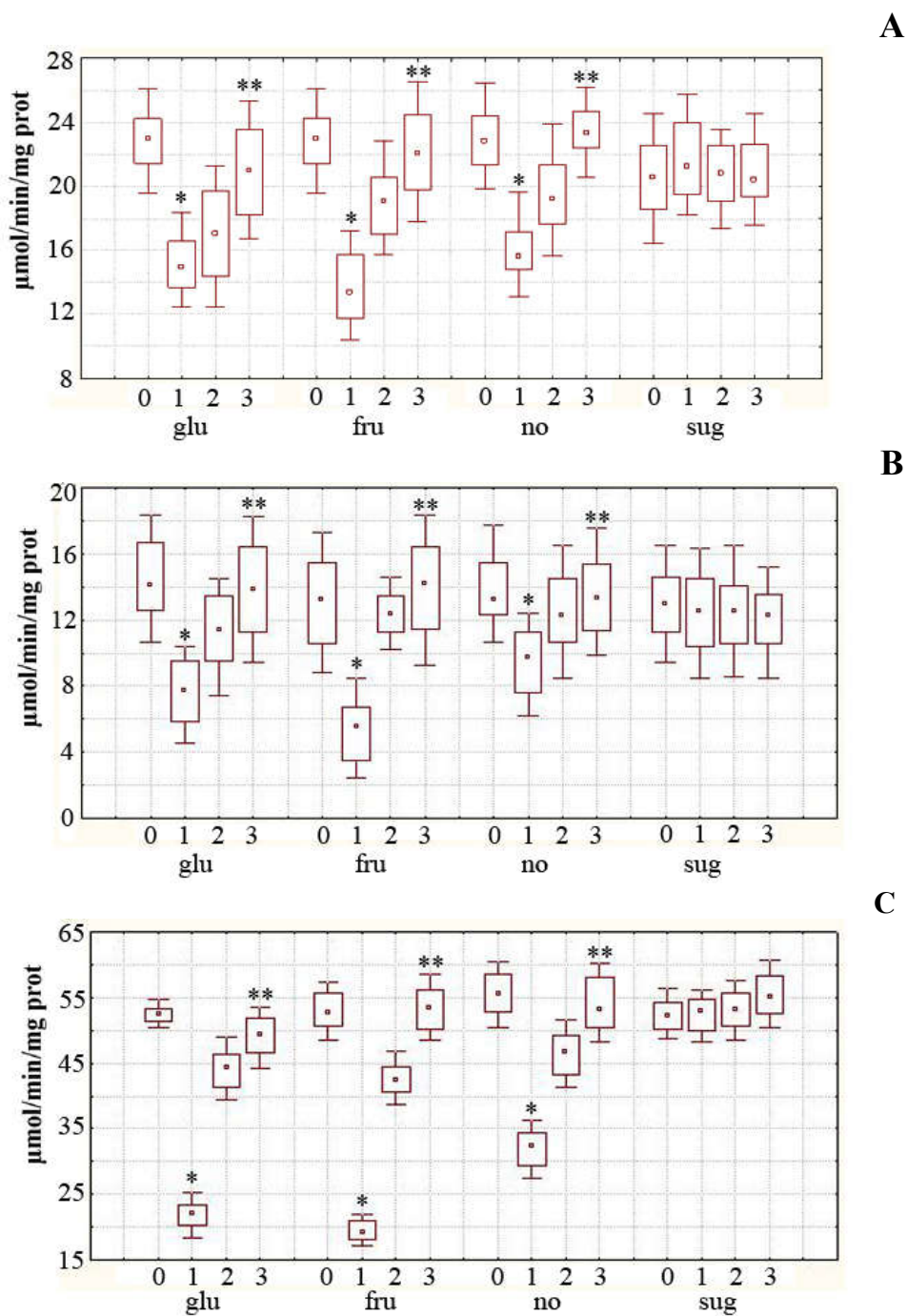


Рис. 1. Активність каталази (мкмоль/хв/мг білка) в тканинах голови (А), тораксу (В) та черевця (С) бджіл-фуражирів *A. mellifera* за різних дієт (– медіана; □ - 25-75%; ▭ – розмах без викидів): glu – підгодувля 30%-ною глюкозою, fru – підгодувля 30%-ною фруктозою, no – без підгодувлі, sug – підгодувля 30%-ним цукром; 0 – після двомісячної підгодувлі 30%-ним розчином цукру та перед початком підгодувлі різними вуглеводними дієтами, 1 – після закінчення підгодувлі різними дієтами, 2 – на 4-ий день після повернення до підгодувлі 30 %-ним розчином цукру, 3 – на 8-ий день після повернення до підгодувлі 30%-ним розчином цукру)

Примітка: різниця достовірна ($p < 0,05$) при порівнянні даних: * – нульового та першого етапу досліджу, ** – першого та третього етапів досліджу

Fig. 1. Catalase activity ($\mu\text{mol}/\text{min}/\text{mg prot}$) in tissues of head (A), thorax (B) and abdomen (C) of forager bees (– median; □ – 25-75% interquartile range; ▭ – range of values excluding outliers): glu – feeding with 30% glucose, fru – feeding with 30% fructose, no – no feeding, sug – feeding with 30% sugar; 0 – after two-month feeding with 30% sugar and before the beginning of different carbohydrate diets, 1 – after the end of different carbohydrate diets, 2 – at the 4th day after return to feeding with 30% sugar solution, 3 – at the 8th day after return to feeding with 30% sugar solution

Note: * – denotes significant differences ($p < 0.05$) between the zero and first phases of the experiment; ** – denotes significant differences between the first and third phase of the experiment.

Висновки. Отримані нами дані свідчать, що у бджіл-фуражирів каталазна активність суттєво відрізняється у різних частинах тіла: найвища вона в черевці і найменша – в тораксі. Додаткова підгодівля бджіл 30%-ним розчином цукру викликає зростання активності каталази, а 30%-ними розчинами глюкози або фруктози – її зниження порівняно з комахами, які не отримували додаткової підгодівлі. Ці ефекти виявлено в усіх частинах тіла.

Список літератури:

1. Тимочко Л.І., Пушук Л.Т., Федоряк М.М. Моніторинг смертності медоносних бджіл Північної Буковини за результатами зимівлі 2014-2015 рр. // Біол. Сист. Наук. Віс. Чернів. Ун. – 2016. – Т. 8, вип. 1. – С.59-65.
2. Aebi H. Catalase in vitro // Methods Enzymol. – 1984. – Vol. 105. – P. 121–126. [http://dx.doi.org/10.1016/S0076-6879\(84\)05016-3](http://dx.doi.org/10.1016/S0076-6879(84)05016-3)
3. Badiou- Bénéteau A., Carvalho S. M., Brunet J-L., Carvalho G.A., Buleté A., Giroud B., Belzunces L.P. Development of biomarkers of exposure to xenobiotics in the honey bee *Apis mellifera*: application to the systemic insecticide thiamethoxam // Ecotoxicol. Environ. Saf. – 2012. – Vol. 82. – P. 22-31. DOI: 10.1016/j.ecoenv.2012.05.005
4. Blatt J., Roces F. Haemolymph sugar levels in foraging honeybees (*Apis mellifera carnica*): dependence on metabolic rate and in vivo measurement of maximal rates of trehalose synthesis // J. Exp. Biol. – 2001. – Vol. 204., № 15. – P. 2709–2716.
5. Bradford M. M. A rapid and sensitive method for the quantification of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding // Analyt. Biochem. – 1976. – Vol.72. – P. 248 – 254.
6. Brodschneider R., Crailsheim K. Nutrition and health in honey bees // Apidologie. – 2010. – Vol. 41. – P. 278–294. DOI: <http://dx.doi.org/10.1051/apido/2010012>
7. Corona M., Robinson G.E. Genes of the antioxidant system of the honey bee: annotation and phylogeny // Insect Mol. Biol. – 2006. – Vol.15, № 5. – P. 687-701. DOI: 10.1111/j.1365-2583.2006.00695.x
8. Crailsheim, K., Schneider L. H. W., Hrassnigg N., Bühlmann G., Brosch U., Gmeinbauer R., Schöffmann B. Pollen consumption and utilization in worker honeybees (*Apis mellifera carnica*): dependence on individual age and function // J. Insect Physiol. – 1992. – Vol. 38., № 6. – P. 409–419.
9. Dainat B, Evans J.D, Chen Y.P, Gauthier L, Neumann P. Predictive markers of honey bee colony collapse// PLOS ONE. – 2012. – Vol. 7, № 2. – P. E 32151 . <http://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0032151> DOI: <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0032151>
10. Engel P. The bee microbiome: impact on bee health and model for evolution and ecology of host-microbe interactions. / Engel P., Kwong W.K., McFrederick Q., and other // mBio. – 2016 – Vol.7., № 2. – P.1-9:e02164-15. DOI: 10.1128/mBio.02164-15
11. Even N., Devaud J., Barron, A. General stress responses in the honey bee // Insects. - 2012. – № 3. – P. 1271-1298. DOI:10.3390/insects3041271
12. Gmeinbauer R., Crailsheim K. Glucose utilization during flight of honeybee (*Apis mellifera*) workers, drones and queens // J. Insect Physiol. – 1993. – Vol.39., № 11. – P. 959–967.
13. Hrassnigg N., Crailsheim K. Differences in drone and worker physiology in honeybees (*Apis mellifera* L.). // Apidologie. – 2005. - Vol. 36. – P. 255–277. DOI: 10.1051/apido:2005015
14. Hroncova Z., Havlik J., Killer J., Dosekocil I., Tyl J. Variation in honey bee gut microbial diversity affected by ontogenetic stage, age and geographic location // PLOS ONE. – 2015. – Vol. 10., № 3. – P. 1– 17 DOI: <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0118707>
15. Mao, W., Schuler, M. A., Berenbaum, M. R. Honey constituents up-regulate detoxification and immunity genes in the western honey bee *Apis mellifera*// Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2013. – Vol. 110, № 22.- P.8842–8846. DOI: 10.1073/pnas.1303884110
16. Margott J. Understanding how honey bee flight and senescence are connected through oxidative stress / UNLV– University of Nevada, 2014. – 145 p. <http://digitalscholarship.unlv.edu/thesedisertations/2119>
17. Nikolenko A. G, Saltykova E. S., Gaifullina L. R. Molecular mechanisms of antioxidant protective processes in honeybee *Apis mellifera*// Oxidative stress in vertebrates and invertebrates: molecular aspects on cell signaling / Tahira Farooqui and Akhlaq A. Farooqui, editors. - New Jersey; Published by John Wiley & Sons, 2012. – P. 279-294.
18. Rovenko B. M., Lushchuk O.V., Lozinsky O.V., Kubrak O.I., Lushchuk V.I. Mild oxidative stress in fruit fly *Drosophila melanogaster* caused by products of sucrose splitting // Ukr. Biochem. J. – 2012. – T.84., № 5. – C.97-104.
19. Ruiz-Matute A., Weiss M., Sammataro D., Finely J., Sanz M. Carbohydrate composition of high-fructose corn syrups (HFCS) used for bee feeding: effect on honey composition // J. Agric. Food Chem. – 2010. – Vol.58, № 12. – P. 7317–7322. DOI: 10.1021/jf100758x
20. Sammataro D., Weiss M. Comparison of productivity of colonies of honey bees, *Apis mellifera*, supplemented with sucrose or high fructose corn syrup // J. Insect Sci. – 2013. – Vol. 13. – P. 1–13. DOI: <http://dx.doi.org/10.1673/031.013.1901>
21. Weirich G., Collins A., Williams V. Antioxidant enzymes in the honey bee, *Apis mellifera* // Apidologie. – 2002. – Vol 33. – № 1. – P. 3 –14. DOI : 10.1051/apido:2001001
22. Wheeler M., Robinson G. Diet-dependent gene expression in honey bees: honey vs. sucrose or high fructose corn syrup // Sci. Rep. – 2014. – № 4. – P. 1-5 DOI: 10.1038/srep05726

References:

1. Aebi H. Catalase in vitro // Methods Enzymol. – 1984. – Vol. 105. – P. 121–126. [http://dx.doi.org/10.1016/S0076-6879\(84\)05016-3](http://dx.doi.org/10.1016/S0076-6879(84)05016-3)

2. Badiou- Bénéteau A., Carvalho S. M., Brunet J-L., Carvalho G.A., Buleté A., Giroud B., Belzunces L.P. Development of biomarkers of exposure to xenobiotics in the honey bee *Apis mellifera*: application to the systemic insecticide thiamethoxam // *Ecotoxicol. Environ. Saf.* – 2012. – Vol. 82. – P. 22-31. DOI: 10.1016/j.ecoenv.2012.05.005
3. Blatt J., Roces F. Haemolymph sugar levels in foraging honeybees (*Apis mellifera carnica*): dependence on metabolic rate and in vivo measurement of maximal rates of trehalose synthesis // *J. Exp. Biol.* – 2001. – Vol. 204., № 15. – P. 2709–2716.
4. Bradford M. M. A rapid and sensitive method for the quantification of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding // *Analyt. Biochem.* – 1976. – Vol.72. – P. 248 – 254.
5. Brodschneider R., Crailsheim K. Nutrition and health in honey bees // *Apidologie.* – 2010. – Vol. 41. – P. 278–294. DOI: <http://dx.doi.org/10.1051/apido/2010012>
6. Corona M., Robinson G.E. Genes of the antioxidant system of the honey bee: annotation and phylogeny // *Insect Mol. Biol.* – 2006. – Vol.15, № 5. – P. 687-701. DOI: 10.1111/j.1365-2583.2006.00695.x
7. Crailsheim, K., Schneider L. H. W., Hrassnigg N., Bühlmann G., Brosch U., Gmeinbauer R., Schöffmann B. Pollen consumption and utilization in worker honeybees (*Apis mellifera carnica*): dependence on individual age and function // *J. Insect Physiol.* – 1992. – Vol. 38., № 6. – P. 409–419.
8. Dainat B, Evans J.D, Chen Y.P, Gauthier L, Neumann P. Predictive markers of honey bee colony collapse// *PLOS ONE.* – 2012. – Vol. 7, № 2. – P. E 32151 . <http://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0032151> DOI: <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0032151>
9. Engel P. The bee microbiome: impact on bee health and model for evolution and ecology of host-microbe interactions. / Engel P., Kwong W.K., McFrederick Q., and other // *mBio.* – 2016 – Vol.7., № 2. – P.1-9:e02164-15. DOI: 10.1128/mBio.02164-15
10. Even N., Devaud J., Barron, A. General stress responses in the honey bee // *Insects.* - 2012. – № 3. – P. 1271-1298. DOI:10.3390/insects3041271
11. Gmeinbauer R., Crailsheim K. Glucose utilization during flight of honeybee (*Apis mellifera*) workers, drones and queens // *J. Insect Physiol.* – 1993. – Vol.39., № 11. – P. 959–967.
12. Hrassnigg N., Crailsheim K. Differences in drone and worker physiology in honeybees (*Apis mellifera* L.). // *Apidologie.* – 2005. - Vol. 36. – P. 255–277. DOI: 10.1051/apido:2005015
13. Hroncova Z., Havlik J., Killer J., Daskocil I., Tyl J. Variation in honey bee gut microbial diversity affected by ontogenetic stage, age and geographic location // *PLOS ONE.* – 2015. – Vol. 10., № 3. – P. 1– 17 DOI: <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0118707>
14. Mao, W., Schuler, M. A., Berenbaum, M. R. Honey constituents up-regulate detoxification and immunity genes in the western honey bee *Apis mellifera*// *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2013. – Vol. 110, № 22.- P.8842–8846. DOI: 10.1073/pnas.1303884110
15. Margott J. Understanding how honey bee flight and senescence are connected through oxidative stress / UNLV– University of Nevada, 2014. – 145 p. <http://digitalscholarship.unlv.edu/thesesdissertations/2119>
16. Nikolenko A. G, Saltykova E. S., Gaifullina L. R. Molecular mechanisms of antioxidant protective processes in honeybee *Apis mellifera*// *Oxidative stress in vertebrates and invertebrates: molecular aspects on cell signaling / Tahira Farooqui and Akhlaq A. Farooqui, editors.* - New Jersey; Published by John Wiley & Sons, 2012. – P. 279-294.
17. Rovenko B. M., Lushchuk O.V., Lozinsky O.V., Kubrak O.I., Lushchuk V.I. Mild oxidative stress in fruit fly *Drosophila melanogaster* caused by products of sucrose splitting // *Ukr. Biochem. J.* – 2012. – T.84., № 5. – C.97-104.
18. Ruiz-Matute A., Weiss M., Sammataro D., Finely J., Sanz M. Carbohydrate composition of high-fructose corn syrups (HFCS) used for bee feeding: effect on honey composition // *J. Agric. Food Chem.* – 2010. – Vol.58, № 12. – P. 7317–7322. DOI: 10.1021/jf100758x
19. Sammataro D., Weiss M. Comparison of productivity of colonies of honey bees, *Apis mellifera*, supplemented with sucrose or high fructose corn syrup // *J. Insect Sci.* – 2013. – Vol. 13. – P. 1–13. DOI: <http://dx.doi.org/10.1673/031.013.1901>
20. Tymochko L.I., Puschuk L.T., Fedoriak M.M. Monitoring of honey bee colony losses in Northern Bukovyna over the 2014-2015 winter // *Sci. Herald Chern. Uni. Biol. (Biol. Sys.).* – 2016. – Vol.8., Is. 1 – P.59-65.
21. Weirich G., Collins A., Williams V. Antioxidant enzymes in the honey bee, *Apis mellifera* // *Apidologie.* – 2002. – Vol 33. – № 1. – P. 3 –14. DOI : 10.1051/apido:2001001
22. Wheeler M., Robinson G. Diet-dependent gene expression in honey bees: honey vs. sucrose or high fructose corn syrup // *Sci. Rep.* – 2014. – № 4. – P. 1-5 DOI: 10.1038/srep057

THE CATALASE ACTIVITY OF *APIS MELLIFERA* L. UPON SUMMER FEEDING WITH VARYING CARBOHYDRATE DIET

L .S. Yazlovitska, M. D. Kosovan, V. F. Cherevatov, R. A. Volkov

In summer, honey bees often do not obtain sufficient amounts of food in nature and require additional feeding. However, the physiological and biochemical consequences of the additional feeding still remain poorly understood. Especially little is known about the possible effects of feeding on the activity of antioxidative enzymes, e.g., catalase (CAT), which is responsible for the scavenging of hydrogen peroxide and, therefore, is involved in the cell protection

against different kinds of stress. The aim of our study was to evaluate the effect of summer feeding with solutions of different carbohydrates on the activity of CAT in foraging bees. The experimental colonies received additional feeding with a 30% sugar solution during two months. Afterwards, these colonies were fed for 4 days with different carbohydrate solutions: the first group was fed with a 30% glucose solution, the second group with a 30% fructose solution, the third group received no feeding, while the fourth group (control) received a 30% sugar solution. After this, all experimental colonies received 30% sugar solution again. The activity of CAT was measured (i) before the beginning of different carbohydrate diets, (ii) after the end of different carbohydrate diets, and (iii) at the 8th day after the colonies were returned on the 30% sugar solution. The highest CAT activity was found in abdomen, and the lowest one was found in thorax demonstrating organ-specificity of CAT activity of foraging bees. Ceasing feeding with sugar reduced catalase activity in all experimental groups. Herein, the highest decrease of CAT activity was observed for the bees of the experimental group, which received additional fructose feeding, whereas the least decrease was found for the bees of group without supplemental feeding, which were eating their own honey. The strongest decrease of CAT activity was detected in the abdominal tissues in all experimental groups. The CAT activity returned to its previous level within a week after termination of the monocarbohydrate diet and return to the feeding with 30% sugar solution. Thus, the lowest values of catalase activity were found for the feeding with 30% fructose solution, and the highest ones for 30% sugar solution. Our data indicate that the consumption of different carbohydrates and the subsequent metabolic changes may affect the redox balance in different body parts of honey bees.

Keywords: Apis mellifera, catalase, carbohydrate diet, foraging bees

Одержано редколлегією 05.12.2016