

УДК 595.42:595.799+591.51

ВОЗМОЖНЫЕ ПУТИ АДАПТАЦИИ *APIS MELLIFERA* (HYMENOPTERA, APIDAE) К ПАРАЗИТИРОВАНИЮ КЛЕЩА *VARROA DESTRUCTOR*

И. А. Акимов, В. Е. Кирюшин

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина
E-mail: kyrya1@yandex.ru

Принято 10 октября 2007

Возможные пути адаптации *Apis mellifera* (Hymenoptera, Apidae) к паразитированию клеща *Varroa destructor*. Акимов И. А., Кирюшин В. Е. — Описаны пути развития адаптации *Apis mellifera* к паразитированию *Varroa destructor*. Показано, что гигиеническое поведение пчел является перспективным для этого процесса. Выявлена связь гигиенического поведения пчел с изменениями численности паразита в пчелиных семьях и показателями их зимостойкости и характер такой связи.

Ключевые слова: *Apis mellifera*, *Varroa destructor*, гигиеническое поведение пчел, зимостойкость.

Possible Ways of Adaptation of *Apis mellifera* (Hymenoptera, Apidae) to Parasitizing of Mite *Varroa destructor*. Akimov I. G., Kiryushin V. E. — Ways of *Apis mellifera* adaptation against *Varroa destructor* parasitizing are described. The hygienic behaviour of bees is shown to be perspective for this process. The hygienic behaviour of bees with changes of the parasite quantity in bees colonies, indexes of their resistance to wintering are found to be correlated, and the character of such correlation is shown.

Key words: *Apis mellifera*, *Varroa destructor*, hygienic behaviour of bees, resistance to wintering.

Введение

Варрооз в Украине стал постоянно действующим негативным фактором пчеловодства.

За более чем 30 лет его изучения не разработаны достаточно радикальные и безвредные для человека меры по борьбе с вызываемым им заболеванием, обеспечивающие выздоровление пчелиных семей.

В то же время известно, что родственная медоносной восковая пчела *Apis cerana* успешно борется с варроозом, сдерживая численность паразита в гнезде.

Очевидно, что подобные различия в резистентности к паразиту обусловлены определенными особенностями биологии этих видов пчел.

Анализ результатов исследований по биологии восковой и медоносной пчелы, различий их резистентности к клещу *Varroa destructor* Anderson et Trulman, 2000 (Peng et al., 1987; Moretto et al., 1993; Chen et al., 2000; Correa-Marques, 1998; Singh, 1962; Кузнецов, 2005) показывает, что причины большей стойкости восковой пчелы к варроозу следует искать в отличиях этологических реакций этих видов, так как на фоне общего межвидового сходства медоносная и восковая пчела отличаются проявлением некоторых поведенческих реакций.

Из таких реакций заслуживает внимания способность к распознаванию и распечатыванию поврежденного расплода так называемые гигиенические реакции (Milne, 1982, 1985; Станімірович та ін., 2004).

Изучению их проявления и связи с другими особенностями пчел посвящена настоящая работа.

Материал и методы

Основные экспериментальные исследования и наблюдения проводили на базе Института зоологии «Теремки» на пчелосемьях научно-экспериментальной пасеки. В опытах по изучению

гигиенических способностей было задействовано 56 пчелиных семей в 2004—2006 гг. В эти же годы определяли зимостойкость основных пчелиных семей пасеки. Популяционную и сезонную динамику численности клеща варроа в течение сезона определяли по численности клещей на имаго пчел и в расплоде в основных семьях пасеки по общепринятым методикам.

Зимовку проводили в приспособленном подвальном помещении с приточно-вытяжной вентиляционной системой. Все подопытные семьи готовили к зимовке одинаково. Количество кормов определяли по занятой медом площади сотов, принимая массу 1 дм² печатного меда (с двух сторон сота) равной 300 г.

Силу семей определяли по количеству занимаемых улочек пчел. Количество расплода измеряли с помощью рамки-сетки, с ячейками со стороной в 5 см. В квадрат такой сетки входит 100 пчелиных или 70 трутневых ячеек.

Для определения зимостойкости пчел применили популяционно-статистический метод, учитывая относительное место пчелиной семьи в общей выборке. Измеряли силу семьи весной (количество улочек), уменьшение силы семьи, потребление кормов улочкой пчел, учитывали опоношенность гнезд (в баллах). Затем определяли место семьи в выборке (Мартынов, Малков, 1983).

Использование такой методики позволяет сравнивать многолетние данные по отдельным семьям, получая более стабильные показатели независимо от условий конкретного года.

Показателями зимостойкости считали расходование кормов в зимний период и потерю пчел во время зимовки (в улочках). В качестве контроля использовали средние показатели по экспериментальной пасеке за те же годы.

Таким образом, проведенная оценка зимостойкости учитывала различия метеорологических и медосборных условий, которые отличаются по годам и оказывают значительное влияние на результаты зимовки.

Фактически, зимостойкость семей пчел, выраженная одним из количественных показателей (потребление кормов за период зимовки, ослабление семей), варьирует, образуя нормальную последовательность. Численно эти показатели изменяются ежегодно, но важно не абсолютное значение показателя, а относительные, т. е. место пчелосемьи сравнительно с другими семьями, которые готовились к зимовке и зимовали в одних условиях.

Это дало нам возможность сравнивать относительные показатели зимостойкости разных лет, что невозможно осуществить при учете количественных показателей зимостойкости или разнообразных индексов.

Гигиенические способности определяли по Милну (Milne, 1982) и Станимировичу (Станимирович, 2004), по способности распознавания убитого замораживанием расплода. Эти измерения проводили в мае—июне, после замены зимовальных пчел на выведенных в год исследований, чтобы предотвратить влияние фактора истощения зимовальных пчел. Гигиенические способности определяли по 3-балльной шкале.

Для изучения популяционной динамики варроа в семьях пчел в течение сезона применяли учеты (см. выше) количества клещей на 100 пчелах индивидуальным осмотром особей пчел при небольшом увеличении, а также учеты количества клещей в 100 ячейках пчелиного и трутневого (при наличии) расплода.

Под общепринятым термином «заклешенность» понимали экстенсивность заражения, т. е. количество клещей варроа, обнаруженных на 100 пчелах, выраженное в процентах.

Результаты

Изучение динамики численности варроа в пчелиных семьях в условиях пасеки показало, что пчелиные семьи значительно различаются по этому показателю. Достаточно четко отличались семьи с относительно высоким (группа 2) и низким (группа 1) темпом увеличения численности клеща.

Была проверена, с учетом литературных данных (Кривцова, 2001), связь этого показателя со способностью распознавать и распечатывать поврежденный расплод в садковых опытах с разновозрастными пчелами. Для этого от каждой семьи отбирали 300 разновозрастных пчел и ставили опыт по распознаванию убитого замораживанием расплода в садках со 100 пчелами (в трех повторностях). Как видно из рисунка 2, имеются четкие отличия между экспериментальными пчелосемьями, различными по динамике заклешенности и способности распознавать распечатанный расплод в садковом опыте. При этом такие различия не обусловлены количеством воспитанного за сезон расплода (рис. 3)

Общее количество расплода, выращенного за сезон пчелиными семьями первой группы, составило 1161 ± 56 , а второй группы 975 ± 49 . Такое различие составляет 19%.

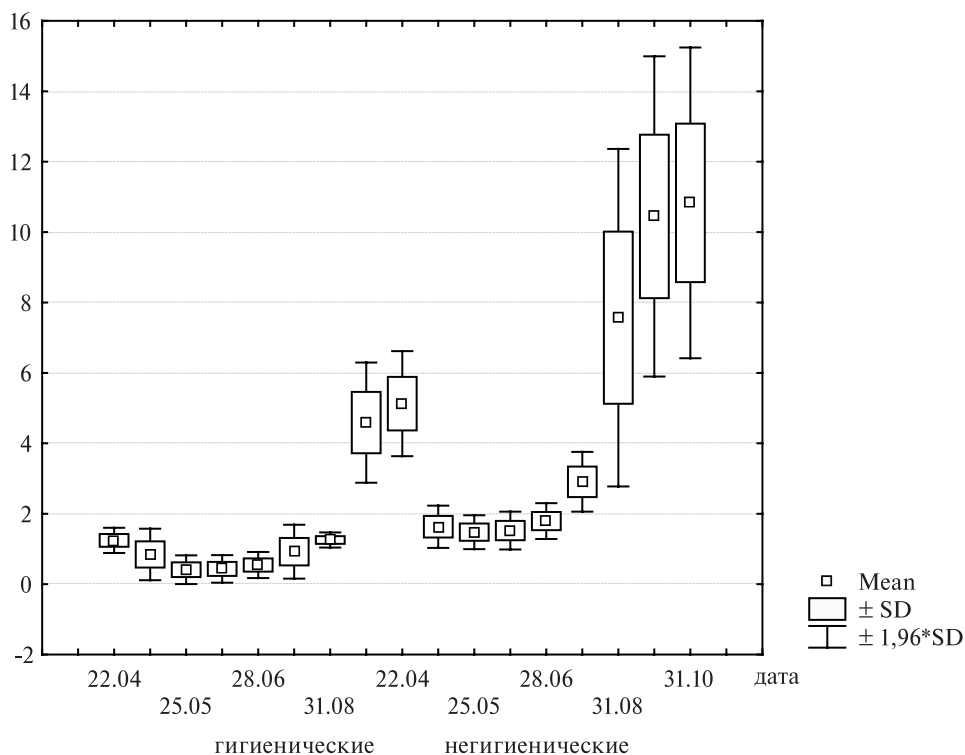


Рис. 1. Заклешенность имаго пчел разных групп в 2005 г. (n = 26).

Fig. 1. Mite invasion extensity of different groups in bee colonies 2005.

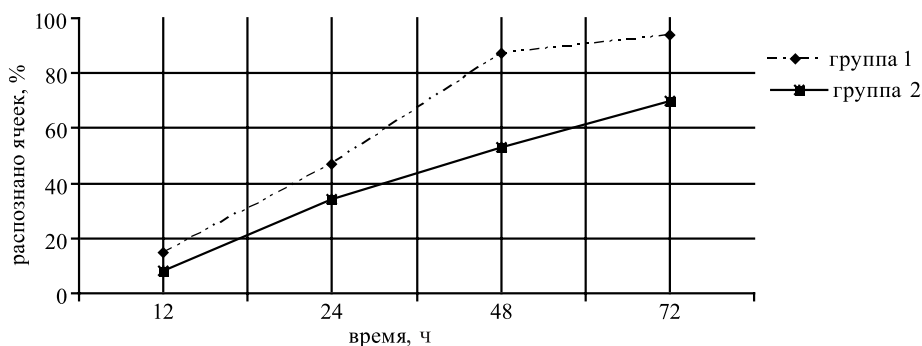


Рис. 2. Распознавание поврежденного расплода пчелами различных групп.

Fig. 2. Recognition of damaged brood by different groups of bees.

В то же время итоговая заклешенность, измеренная на имаго пчел после выхода расплода, составила в семьях первой группы $5,1 \pm 0,18$, а второй — $10,8 \pm 0,62$. Семьи пребывали в одних и тех же природно-климатических условиях. Таким образом, подобные различия были, вероятно, обусловлены исключительно индивидуальными особенностями пчелиных семей. При этом сама динамика заклешенности имаго не отличалась от типовой, описанной в литературе (Немкова, 2003), сохраняется стабильный уровень экстенсивности заражения на протяжении сезона, до тех пор, пока поддерживается высокая численность особей пчелиной семьи, а темпы яйцекладки маток остаются высокими. При снижении численности особей пчелиной семьи в августе, в период окончания медосбора и наращивания зимнего поколения пчел, происходит резкий скачок относительной численности паразита.

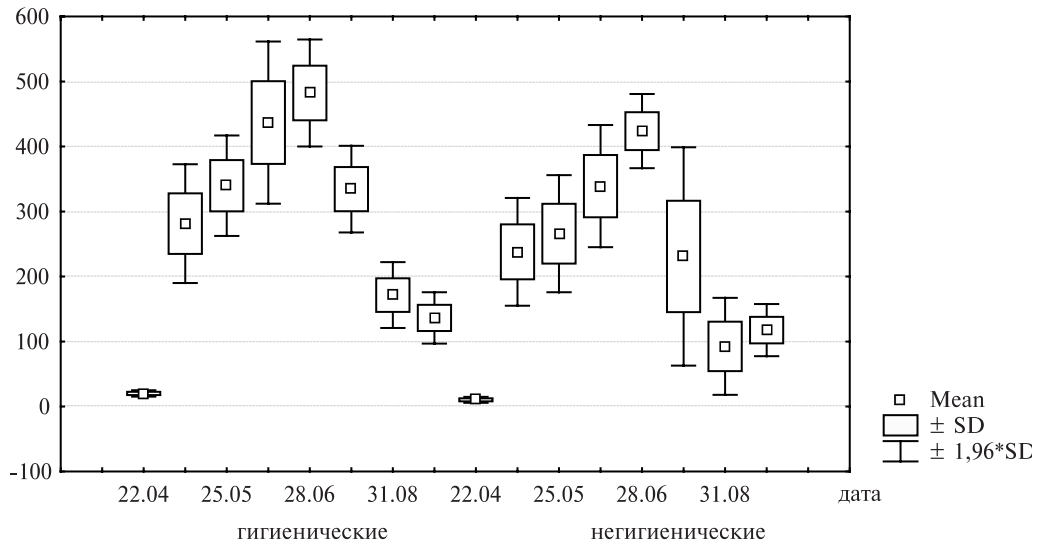


Рис. 3. Динамика количества расплода в пчелиных семьях разных групп в 2005 г. (n = 26).

Fig. 3. Dynamics of brood quantity in different groups of bee colonies in 2005.

Исследуя изменения численности популяции клеща варроа в подопытных пчелиных семьях в 2006 г., получили похожую динамику количества клещей на имаго пчел и в расплоде на протяжении всего сезона, а также их зависимость от гигиенических способностей пчелиных семей (рис. 4). При этом условия 2005 и 2006 гг. несколько отличались. Так, в 2005 г. зима продолжалась 138 сут, первый облет состоялся 19.03.05, зима была сравнительно мягкой, в декабре–январе температура колебалась около 0°C с некоторым похолоданием в феврале.

Зима 2006 г. характеризовалась очень низкими температурами в январе–феврале (до 27°C). Весенний облет состоялся очень поздно, 28.03.06 при безоблетном периоде в 152 сут, в то же время результаты зимовки были значительно лучше, чем 2005, а развитие семей пчел весной – бурным.

Как и в 2005 г., по гигиеническим способностям, можно было выделить 2 группы пчелиных семей: высоко- и низкогигиеничную. Негативная корреляция между гигиеническими способностями пчелиных семей и уровнем заклещенности имаго пчел была ниже, чем для начала сезона 2005 г. и составляла $+0,27-0,6$, т. е. выраженной зависимости не наблюдалось, а для конца сезона пчеловодства (сентябрь–октябрь) такая корреляция составляла $-0,88-0,94$, т. е. наблюдалась выраженная зависимость между финальным количеством клещей в пчелиных семьях и их гигиеническими способностями. Результаты являются достоверными при $p < 0,05$.

Количество расплода в экспериментальных семьях на протяжении сезона практически не отличалось, так как в начале сезона были подобраны семьи-аналоги (рис. 5) по возрасту маток, силе и породной принадлежности.

Следует отметить, что динамика заклещенности имаго пчел в этих группах в 2005 и 2006 гг. также не отличалась. В обоих случаях было характерно некоторое снижение численности клещей в первый месяц после выставки пчел, постепенный небольшой рост этого показателя до августа и резкое увеличение численности в августе–сентябре, связанное с сокращением количества расплода в семьях.

Позитивный коэффициент корреляции Пирсона заклещенности имаго и гигиенических способностей в первые 2 измерения можно объяснить тем, что в апреле большая часть клещей варроа находится в расплоде. Количество расплода в пчелиных семьях двух групп отличалось также незначительно, но увеличение

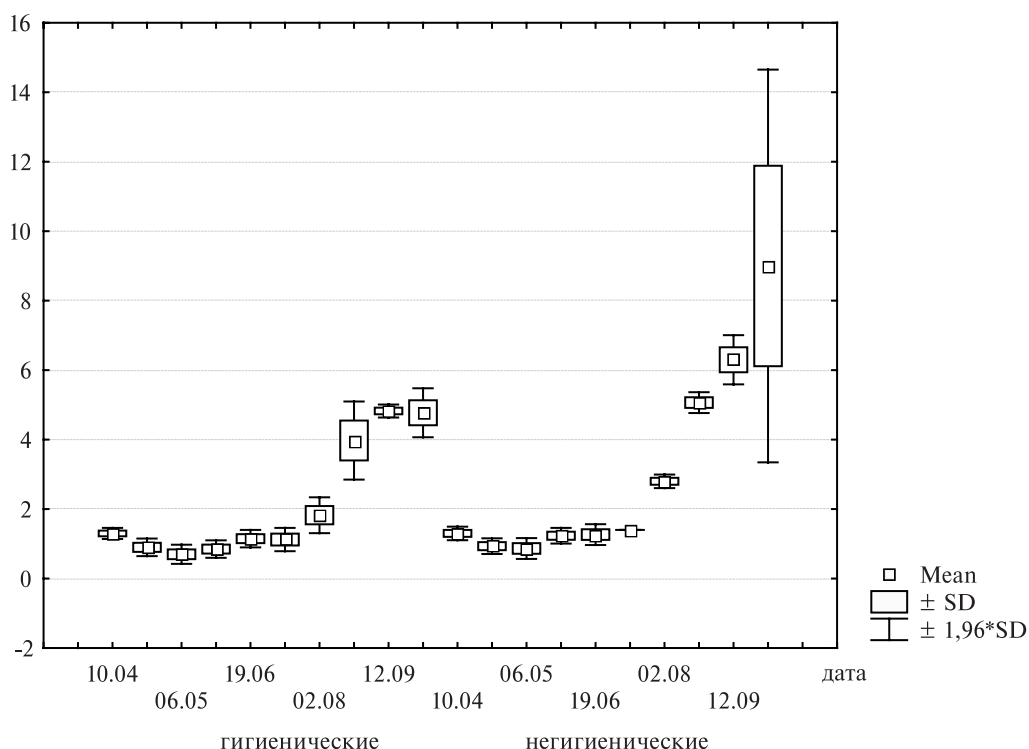


Рис. 4. Динамика заклешенности имаго пчел на протяжении сезона 2006 г. (n = 30).

Fig. 4. Mite invasion extensity in different groups of bee colonies in 2006.

количества яиц, откладываемых маткой в этот период, было больше в семьях гигиенической группы (рис. 5). Это и обусловило то, что численность клещей варроа на пчелах в семьях гигиенической группы в этот период уменьшилась сравнительно с семьями негигиенической группы.

Большой период роста численности клеща в осенний период в негигиенических пчелосемьях может быть обусловлен более растянутым периодом откладывания яиц матками, (как реакция на аномально теплую осень 2006 г.), что привело к преждевременному истощению зимнего поколения пчел. В момент предпоследней проверки — 12.09.06 количество расплода в этих семьях было несколько выше, чем в семьях первой группы.

Наблюдается четкая (коэффициент корреляции Пирсона 0,78—0,84 за 2005 и 2006 гг. соответственно) корреляция между способностью пчел к распознаванию поврежденного расплода и окончательным уровнем заклешенности экспериментальных семей, на которых проводили комплексную оценку этих показателей.

Для изучения связи гигиенических способностей пчел и их зимостойкости мы использовали данные главных осенних и весенних ревизий пасеки. По данным главных весенних и осенних ревизий пасеки с помощью метода Мартынова, Малкова (1983), были определены такие показатели зимостойкости, как расход кормов за зимовку на улочку пчел, ослабление семей. Все экспериментальные группы пчелиных семей, различные по гигиеническим способностям, по силе семей перед зимовкой различались мало. Соотношение силы семей и потребления кормов также совпадали с данными Г. Ф. Таранова (1968).

Несмотря на значительные различия условий и результатов зимовки 2005 и 2006 гг., мы наблюдали схожее распределение результатов зимовки по группам пчелосемей (табл. 1). Так, наиболее ослабленными были семьи пчел с низкими

Таблица 1. Состояние пчелосемей на экспериментальной пасеке в 2005 и 2006 гг.
Table 1. Experimental apiary colonies condition at 2005 and 2006

Группы пчелосемей по гигиеническим способностям	2005		2006	
	Сила семей перед зимовкой, ул.	Ослабление семей за зимовку, ул.	Сила семей перед зимовкой, ул.	Ослабление семей за зимовку, ул.
гигиенические n (2005) = 5 n (2006) = 7	7,9 ± 0,9	1,8 ± 0,3	8,2 ± 0,4	1,5 ± 0,3
средне гигиенические n (2005) = 14 n (2006) = 15	7,0 ± 0,6	1,7 ± 0,2	7,1 ± 0,6	1,3 ± 0,1
негигиенические n (2005) = 7 n (2006) = 8	6,7 ± 0,7	2,4 ± 0,5	7,0 ± 0,4	2,0 ± 0,2
среднее	7,04 ± 0,5	2,05 ± 0,4	7,4 ± 0,8	1,56 ± 0,2

гигиеническими способностями, наименее — семьи со средними гигиеническими способностями, а семьи с высокими — ослабели меньше, чем семьи со средними способностями, но больше, чем с низкими. Соответственно этому менялось и потребление кормов во время зимовки, будучи тесно связанным с ослаблением семей. Более значительно ослабевшие семьи потребили больше кормов на улочку пчел.

Как в 2005 г., так и в 2006 г. гигиеническая группа семей по потреблению кормов улочкой пчел превосходила среднегигиеническую, а наибольшие показатели имела негигиеническая группа семей, показавшая также наихудшие результаты зимовки по ослаблению семей. В целом успешной с хозяйственной точки зрения, зимовка была для первой и второй групп семей, особенно это было заметно после менее благополучной зимовки. Это дает возможность оценить критический уровень гигиенических способностей для зимостойкости пчел, он составляет около 40% очищенных ячеек через 24 ч в опыте с разновозрастными пчелами. Пчелиные семьи с более низкими показателями распознавания поврежденного расплода, как правило, проявляли невысокую зимостойкость.

Обсуждение

Адаптация медоносной пчелы к паразитированию варроа, очевидно, должна сопровождаться уменьшением темпов возрастания численности клеща в весенне—летний период, а также повышением устойчивости пчелиной семьи к действию внешних условий во время зимовки, поскольку именно в этот период наступает гибель пчелиных семей от варрооза.

Анализируя различные причины, по которым восковая пчела более устойчива к варроозу, чем медоносная, можно отметить, что далеко не все условия ее резистентности могут быть смоделированы у медоносной пчелы, так как поздние слеты медоносной пчелы оказываются бесперспективными для выживания пчелосемей в условиях умеренного климата.

Различия в резистентности обусловлены, вероятно, отличиями в биологии этих видов (Moretto et al., 1993; Chen et al., 2000; Correia-Marques, 1998; Кузнецов, 2005).

В первую очередь на ройливость восковой пчелы по сравнению с медоносной, указывает ее способность к слетам из гнезд с пораженным расплодом (Chen et al., 2000; Кузнецов, 2005). Однако в условиях умеренного климата поздний слет пчел из гнезда неминуемо приведет к зимней гибели такой семьи.

Кроме того, у *A. cerana* меньший диаметр ячеек пчелиного и трутневого расплода, а также более высокая скорость развития куколок, что делает невозможным развитие клеща в пчелиных ячейках (Кузнецов, 2005; Peng et al., 1987). К сожалению, существующая географическая изменчивость этих показателей у медоносной пчелы (Алпатов, 1981 цит. по: Лебедев, Биляш, 1991), лежит выше или ниже пределов, указанных для восковой пчелы (Кузнецов, 2005), и не может быть практически использована в селекции.

Восковой и медоносной пчелам присущ, как и многим насекомым, груминг, т. е. механическое очищение тела с помощью особых движений (Peng et al., 1987). Такая активность у восковой пчелы выше и, что особенно важно, более специфична по отношению к паразиту, чем у медоносной.

Наконец, оба вида пчел могут выбрасывать из ячеек мертвый и поврежденный расплод, что служит средством борьбы с некоторыми заболеваниями (Chen et al., 2000).

Исходя из перечисленных особенностей биологии восковой и медоносной пчелы, можно предположить два возможных пути развития адаптаций медоносной пчелы к паразитированию варроа:

1) усиление груминговых реакций имаго пчел и развитие их специфичности по отношению к варроа;

2) распознавание и распечатывание поврежденного клещом расплода (гигиеническая деятельность).

Груминговые реакции пчел изучались нами ранее (Кирюшин, 2005, 2006), поэтому основное внимание обратили на гигиенические способности пчелосемей, показателем которых служит распознавание пчелами поврежденного расплода (Milne, 1982, 1985; Кривцова, 2001). Данный показатель сопоставили с динамикой численности клещей в пчелиных семьях и их зимостойкостью, поскольку гибель пчелосемей от варрооза наступает именно в зимний период.

Полученные результаты, показавшие, что аналогичные популяции клеща в разных пчелосемьях получили разные темпы развития, можно, по всей видимости, объяснить большей или меньшей склонностью пчел разных семей противостоять этому процессу, в том числе, осуществляя очистку пораженных расплодных ячеек. Определенную роль в этом также может играть груминг имаго, что описано ранее (Кирюшин, 2005 а).

Однако, как показано в данной работе, груминг пчел, который проявляется при попадании клеща на пчелу, а также неспецифический груминг при стрессах различной природы имеет эффективность не более 1,5%. Также наблюдается его быстрое, в течение часа, затухание, обусловленное адаптацией ЦНС пчелы к раздражителю. Эти реакции груминга на присутствие клеща аналогичны таковым при механическом либо химическом раздражении, но продолжаются несколько дольше, что может быть связано с постоянным раздражением живым объектом. Поэтому не обладающий специфичностью и достаточной эффективностью по отношению к клещу груминг имаго пчел не может являться эффективным механизмом контроля роста популяции паразита в пчелосемьях, хотя и обладает некоторым потенциалом в этом отношении.

В то же время, как показывают наши исследования, наблюдаются четкие корреляционные связи между способностью пчел распознавать и распечатывать поврежденный расплод и темпами увеличения популяции клеща в семьях

Гибель пчелиных семей от варрооза наступает в зимний период – критический для жизни пчел, при этом наиболее уязвимы семьи с наибольшей заклещенностью осенью (Мартынов, 1983). При ежегодных обработках акарицидами, практикуемых в настоящее время, наибольшая популяция клеща будет находиться в семьях с максимальными темпами ее прироста. Это подтвер-

ждает предположение С. Н. Немковой (2003) о том, что период осеннего наращивания силы семей перед зимовкой является ключевым для их выживания в условиях присутствия варроа, поскольку именно в августе—сентябре формируется зимняя популяция как пчел, так и *V. destructor*. Поскольку наибольшие показатели осенней заклещенности наблюдались в семьях с минимальными гигиеническими способностями пчел, было проведено изучение связи гигиенических способностей пчелиных семей и некоторых показателей их зимостойкости при аналогичной заклещенности пчел после обработки бипином в безрасплодный период. Последнее было необходимо для нивелирования непосредственного истощающего влияния клеща на пчел в зимний период (Немкова, 2003).

В то же время в период наращивания зимних пчел (август—сентябрь), в экспериментальных семьях сохранился достаточно высокий уровень заклещенности — до 10%.

Анализ взаимосвязи темпов роста популяции клеща в пчелиной семье, активности распознавания пчелами поврежденного расплода и показателей, характеризующих зимостойкость пчелиных семей, позволяет в целом представить различия между пчелиными семьями в виде трех градаций высоко, средне- и низкогигиенических семей (по: Kefuss et al., 2004).

Такое разделение пчелиных семей по показателям зимостойкости не на 2, а на 3 группы отражает различную природу ослабления семей за зимний период и повышенного расхода кормов в отдельных группах пчелиных семей.

Семьи первой группы, так называемые гигиенические, начинают раньше выращивать расплод, раньше активизируются для выполнения ульевых работ. При этом поддерживается высокая температура гнезда, необходимая для выращивания расплода, и потребляется большее количество кормов. Это сопоставимо с данными литературы о том, что выращивание расплода пчелами является одной из основных причин, сокращающей срок их жизни (Жеребкин, 1979).

Таким образом, выращивание расплода семьями первой группы объективно может приводить к уменьшению их силы ранней весной и стремительному росту в течение апреля—мая, что обусловлено ранним омоложением семьи.

Семьи второй группы, с наивысшими показателями зимостойкости, в течение благополучной зимовки не начинают раннее выращивание расплода и потребляют корм лишь для поддержания собственной жизнедеятельности.

В то же время уменьшение силы семьи, которое происходило в семьях этой группы в неблагополучный 2005 г., незначительно отличалось от такого в семьях первой и несколько больше — в благополучный 2006 г., когда активизация семей могла наступить раньше.

Семьи третьей группы, с наиболее низкими гигиеническими способностями, имели самые высокие потери пчел во время зимовки, однако разница между ними и другими группами в 2005 и 2006 гг., почти не отличалась и составляла около 25% (между первой и третьей группой), невзирая на разницу абсолютных показателей.

Учитывая как собственные, так и литературные данные, можно допустить, что все показатели гигиенических способностей пчел, то есть такие, которые выражают их склонность поддерживать гнездовое пространство в чистоте, в целом коррелируют с их жизнеспособностью. К тому же это подтверждается тем, что коэффициент корреляции между силой семьи после зимовки и гигиеническими способностями составил 0,48. В то же время гигиенические способности изучали в садковом опыте, в условиях которого непосредственное влияние семьи пчел было нивелировано как равным количеством особей в садках, так и использованием в садковых опытах пчел весеннего вывода, что исключало их зимнее истощение (Немкова, 2003).

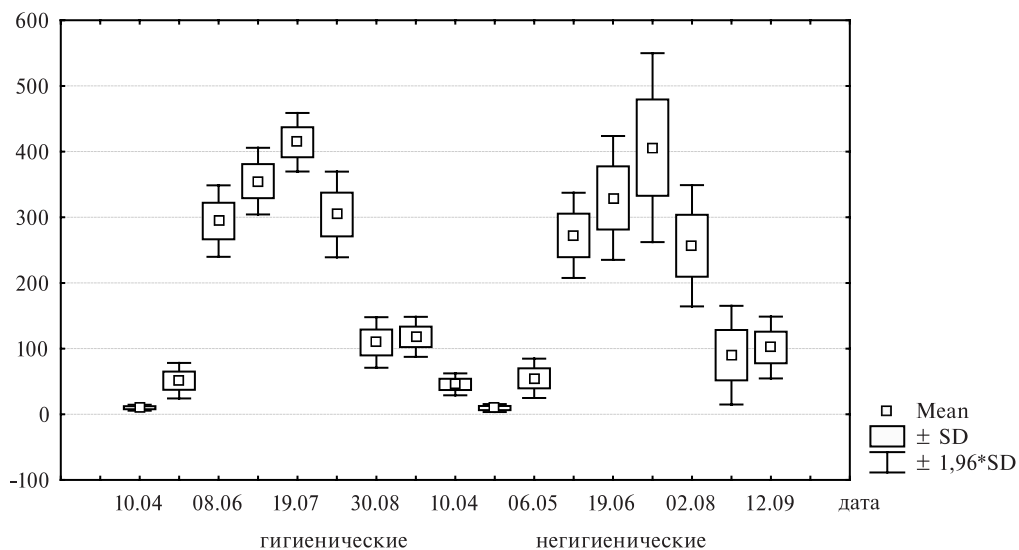


Рис. 5. Количество расплода в различных группах семей в 2006 г. (n = 30)

Fig. 5. Dynamics of brood quantity in different groups of bee colonies in 2006.

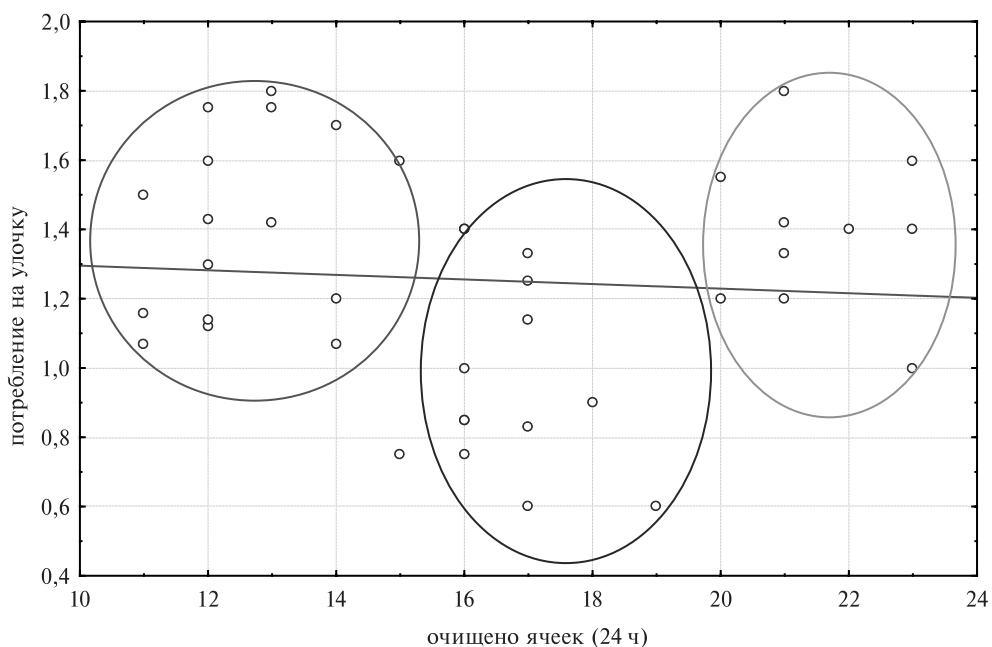


Рис. 6. Расход кормов на улочку пчел по группам (n = 56).

Fig. 6. Expenditure of the forage by group of bee colonies.

С другой стороны, возможно и обратное объяснение этому феномену — семьи с высшей зимостойкостью раньше активизируются для выполнения ульевых работ, в том числе и для поддержки санитарного состояния гнезда. Тогда это означает лучшее поддержание санитарного состояния гнезда весной более зимостойкими семьями, поскольку ослабление семей за зимний период — один из основных критериев оценки их зимостойкости. При этом потребление кормов в первой группе семей было высоким, но эти семьи раньше, чем семьи среднегигиенической группы, еще до облета, начинали выращивание расплода.

Таким образом, природа такого явления в семьях первой и третьей групп была различной: в первой группе — раннее выращивание расплода в результате благополучной зимовки, во второй — благополучная зимовка и активизация после облета, в третьей — наихудшие результаты зимовки, высокое потребление кормов и ослабление пчелиных семей как следствие этого.

Не исключено также, что в семьях с более высокими гигиеническими способностями «зимние» пчелы оказываются менее истощены клещом в августе—сентябре, чем в негигиенических. При этом промежуточная группа семей по результатам зимовки приближается к гигиеническим, однако их развитие несколько запаздывает по сравнению с последними.

Как следует из вышеизложенного, реакция пчел на паразитирование на них варроа осуществляется в рамках развития общей адаптации к неблагоприятным факторам среды и лишь модифицируется в зависимости от особенностей этих факторов. Именно поэтому особое значение приобретают такие общие характеристики жизнеспособности, как гигиеническая деятельность, зимостойкость, груминговые реакции. Особенно важно подчеркнуть это в связи с тем, что некоторые особенности естественной резистентности восковой пчелы, известной устойчивостью к варроозу, в принципе не могут быть воспроизведены у медоносной пчелы из-за своеобразия ее биологии, условий местообитания и хозяйственной целесообразности содержания. Это канализирует направление для селекции резистентности медоносной пчелы параллельно по двум хозяйственно полезным признакам — гигиеническим способностям пчелиных семей и их зимостойкости.

Выводы

1. У медоносной пчелы существуют компенсаторные, снижающие влияние на них паразитического клеща варроа, реакции, уменьшающие численность паразита на взрослых пчелах и снижающие темпы его размножения в расплоде. Такие реакции, представляя собой преадаптации, базируются на уже существующих формах борьбы пчел с болезнями и паразитами, но их уровень недостаточен для полноценного контроля численности паразита в гнезде.

2. Гигиеническое поведение пчел по отношению к поврежденному расплоду и их груминг служат примерами преадаптаций к паразитированию *V. destructor*.

3. Вызываемые раздражающим влиянием варроа груминговые реакции имаго пчел обладают низкой эффективностью, а сами такие реакции остаются неспецифическими и индуцируются любыми раздражающими факторами.

4. В пчелосемьях прослеживается зависимость между гигиеническим поведением пчел в летний период, темпами увеличения популяции *V. destructor* и зимостойкостью пчелиных семей.

5. В рамках проявления резистентности к варроозу наблюдается общее повышение жизнеспособности пчелиных семей, связанное с увеличением зимостойкости, однако причинно-следственные связи этого явления требуют дальнейшего изучения.

Жеребкин М. В. Зимовка пчел. — М. : Россельхозиздат, 1979. — 148 с.

Кирюшин В. Е. Роль вікового поліетизму бджіл у розвитку грумінга // Наук. вісник НАУ. — 2005. — № 86. — С. 34—37.

Кирюшин В. Е. Залежність грумінгових реакцій бджіл від температури, взятку, наявності кліщів *Varroa destructor* // Вестн. зоології. — 2006. — Отд. вып. № 19, ч. 1. — С. 173—175.

Кривцова Л. С. Корреляция признаков гигиенической способности пчел // Пчеловодство. — 2001. — № 7. — С. 35.

Кузнецов В. Н. Китайская восковая пчела (*Apis cerana cerana* F., Hymenoptera, Apidae) на Дальнем Востоке России. — М. : Тов-во научных изданий КМК, 2005. — 111 с.

Лебедев В. И., Билаш Н. Г. Биология медоносной пчелы. — М. : Агропромиздат, 1991. — 239 с.

- Мартынов А. Г., Малков В. В. Комплексная оценка зимостойкости // Пчеловодство. — 1983. — № 9. — С. 2—13.
- Мартынов А. Г. Зимовка при варроатозе // Пчеловодство. — 1983. — № 8. — С. 17—18.
- Немкова С. Н. Влияние паразитического клеща Варроа на медоносную пчелу *A. mellifera* L. 1758 и пути его минимизации в условиях Украины : Дис. ... канд. биол. наук. — Харьков, 2003. — 238 с.
- Станімірович С., Пейович Д., Стеванович Е. Гігієнічна поведінка бджіл // Пасіка. — 2004. — № 9. — С. 18—19.
- Таранов Г. Ф. Биология пчелиной семьи. — М. : Наука, 1968. — 274 с.
- Chen Y. W., Wang C. H., An J., Ho K. K. Susceptibility of the Asian honey bee, *Apis cerana*, to American foulbrood, *Paenibacillus larvae* larvae // J. Apicultural Research. — 2000. — **39** (3—4). — P. 169—175.
- Correa-Marques, de Jong D. Uncapping of worker bee brood, a component of hygienic behaviour of Africanized honey bees against *Varroa jacobsoni* // Apidologie. — 1998. — **29**. — P. 283—289.
- Kefuss J., Vanpouske J., Lahitte D. et al. *Varroa toleranse* in France of *Intermissa* bees from Tunisia and their natural limated descendants: 1993—2004 // ABJ. — 2004. — **144**. — P. 563—568.
- Milne C. P. Laboratory measurement of brood disease resistance in honey bee // J. Apicultural Research. — 1982. — **21**, N 2. — P. 111—114.
- Milne C. P. Estimates of the heritabilities of the genetic correlation between two components of honey bee hygienic behaviour: uncapping and removing // Ann. of the entomol. Soc. Of America. — 1985. — **78**, N 6. — P. 841—844.
- Moretto G. Gonsalves L. S., Jong. De D. Heritability of Africanized and European honey bee defensive behaviour against the mite *V. jacobsoni* // Revista Brasilia de genetica. — 1993. — **16**. — P. 71—77.
- Peng Y. S., Fang Y., Xu S., De L. The resistant mechanism of Asia honeybee *A. cerana* Fabr. To an ectoparasite mite *Varroa jacobsoni* // J. invert. Pathol. — 1987. — **19**. — P. 54—60.
- Singh S. Beekeeping in India. — Calcutta : Univ. press, 1962. — 214 p.