

Науковий вісник Львівського національного університету  
ветеринарної медицини та біотехнологій імені С.З. Гжицького.  
Серія: Сільськогосподарські науки

Scientific Messenger of Lviv National University  
of Veterinary Medicine and Biotechnologies.  
Series: Agricultural sciences

ISSN 2519-2698 print  
ISSN 2707-5834 online

doi: 10.32718/nvlvet-a10026  
<https://nvlvet.com.ua/index.php/agriculture>

UDC 638.19:638.1:633.31

## Features of digestion in the middle intestine of the honey bee

Yu. Kovalskyi<sup>✉</sup>, R. Gavdan

Stepan Gzhytskyi National University of Veterinary Medicine and Biotechnologies Lviv, Ukraine

### Article info

Received 21.02.2024  
Received in revised form  
25.03.2024  
Accepted 26.03.2024

Stepan Gzhytskyi National  
University of Veterinary Medicine  
and Biotechnologies Lviv,  
Pekarska Str., 50, Lviv,  
79010, Ukraine.  
Tel.: +38-067-938-54-13  
E-mail: prikarpatmed@ukr.net

**Kovalskyi, Yu., & Gavdan, R. (2024). Features of digestion in the middle intestine of the honey bee. Scientific Messenger of Lviv National University of Veterinary Medicine and Biotechnologies. Series: Agricultural sciences, 26(100), 167–172. doi: 10.32718/nvlvet-a10026**

The midgut of the honey bee is considered the only midgut. Processes related to digestion take place in this department. At the same time, the middle intestine takes part in the processes that indicate the immune status. The purpose of the research was to study the effect of protein feed on the morphometric parameters of the epithelium of the midgut of honeybees and the peritrophic membrane. Two groups of families participated in the study. The first group received bee pollen collected from winter rape with a protein content of 25 % as protein feed. The second group consumed dandelion meal with a protein content of 15 %. After reaching the required age, the insects were taken from the nest, and the midgut was dissected. The conducted studies indicate that the length of the enterocytes of the midgut of a honey bee at the age of 10 days ranges from 18.89 to 34.11  $\mu\text{m}$ . Morphometric differences of midgut enterocytes in the experimental groups did not reveal any significant difference. It has been proven that the thickness of the peritrophic membrane in hive bees is greater than that of flying bees by 22.7 % ( $P < 0.001$ ). This value depends on the area where it is placed. In particular, in the caudal part, the thickness of the peritrophic membrane is more significant on average by 25.0 % compared to the cranial part ( $P < 0.01$ ). The decrease in the thickness of the midgut of flying bees is related to the nature of nutrition. Older bees consume less pollen and eat more carbohydrate feed. Along with this, it has been proven that the thickness of the peritrophic membrane depends on the composition of the diet. In hive bees that consumed protein-enriched feed, the thickness of the peritrophic membrane in the caudal part of the midgut is 22.1 % greater ( $P < 0.001$ ).

**Key words:** honey bees, honey, pollen, digestion, midgut, epithelium, peritrophic membrane.

## Особливості травлення в середньому відділі кишечника медоносної бджоли

Ю. В. Ковальський<sup>✉</sup>, Р. І. Гавдан

Львівський національний університет ветеринарної медицини та біотехнологій імені С. З. Гжицького, м. Львів, Україна

Середня кишка медоносної бджоли вважається єдиною кишкою середнього відділу кишечника. У цьому відділі відбуваються процеси пов'язані з травленням. При цьому середня кишка бере участь у процесах, які формують імунний статус. Метою досліджень було вивчення впливу протеїнового корму на морфометричні показники епітелію середньої кишки медоносних бджіл та перитрофічної мембрани. У дослідженні брали участь дві групи сімей. Перша група отримала як протеїновий корм бджолине обніжжя, зібране з ріпаку озимого з вмістом протеїну 25 %. Друга група споживала кульбабове обніжжя з вмістом протеїну 15 %. Після досягнення необхідного віку комах відбирали з гнізда і препарували середню кишку. Проведені дослідження вказують на те, що висота ентероцитів середньої кишки медоносної бджоли у віці 10 діб коливається в межах від 18,89 до 34,11 мкм. Морфометричні показники ентероцитів середньої кишки у піддослідних групах не виявили суттєвої різниці. Доведено, що у вуликових бджіл товщина перитрофічної мембрани є більшою порівняно з льотними на 22,7 % ( $P < 0,001$ ). Її товщина також залежить від ділянки, де вона розміщена. Зокрема в каудальній частині товщина перитрофічної мембрани більша в середньому на 25,0 % ( $P < 0,01$ ) порівняно з краніальною частиною. Зменшення показників її товщини в середній кишці льотних бджіл, очевидно, пов'язана з характером живлення. Старші бджоли менше споживають квіткового пилку, а більшою мірою поїдають вуглеводні корми. Поряд з цим доведено, що товщина перитрофічної мембрани залежить від складу раціону. У вуликових бджіл, які споживали корми, збагачені протеїном, в каудальній частині середньої кишки товщина перитрофічної мембрани є більшою на 22,1 % ( $P < 0,001$ ).

**Ключові слова:** медоносні бджоли, мед, квітковий пилок, травлення, середня кишка, епітелій, перитрофічна мембрана.

## Вступ

Медоносна бджола, на відміну від інших видів тварин, відрізняється вузькоспеціалізованим раціоном (Tarasov, 2020). Він складається з нектару, квіткового пилку і води. Травна система медоносної бджоли складається з трьох відділів: переднього, середнього та заднього. Корм через ротовий отвір потрапляє в глотку, а потім у стравохід. Він являє собою довгу трубку, яка через увесь грудний відділ впадає в медовий зобик. Він вважається резервом для перенесення та фільтрування нектару. У своєму складі він має проміжну кишку. Вона починається у зобику і закінчується в середній кишці. Середній відділ представлений тільки однією середньою кишкою. У склад заднього відділу входить тонка і пряма кишка. Порівняно з ссавцями травна система порівняно простіша. Однак вона здатна забезпечити організм усіма необхідними нутрієнтами. Дослідження основних закономірностей травлення і факторів, які впливають на засвоєння корму, відіграють фундаментальну роль у життєдіяльності організму медоносної бджоли. Своєю чергою це впливає на ріст і розвиток бджолиної сім'ї та дозволяє отримувати максимальну кількість продукції (Kovalskyi et al., 2021, 2023).

## Мета дослідження

Метою досліджень було вивчення впливу протейнового корму на морфометричні показники епітелію середньої кишки медоносних бджіл і перитрофічної мембрани.

## Матеріал і методи досліджень

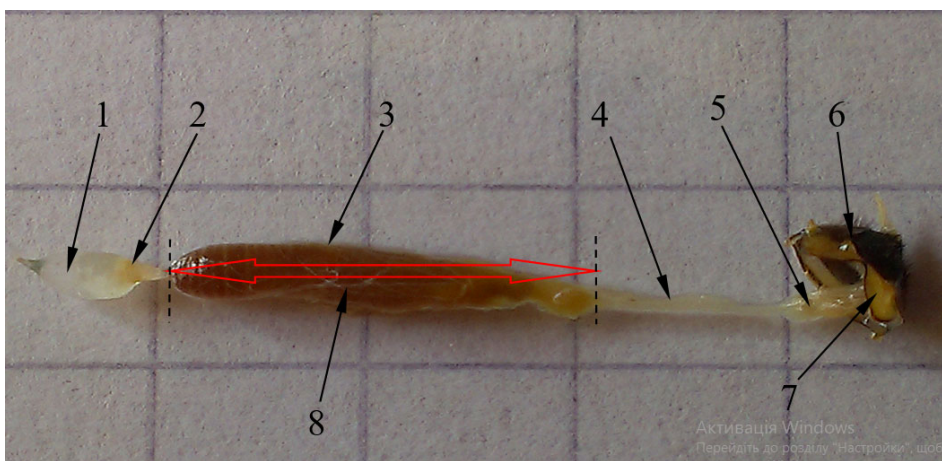
Робота виконана впродовж 2022–2024 років на кафедрах: 1) технології виробництва та переробки продукції дрібних тварин; 2) нормальної та патологічної морфології і судової ветеринарії Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнологій імені С. З. Гжицького. Для досліджень використовували бджіл карпатської породи. Матеріалом для дослідження були дорослі бджоли. Для цього розплідні рамки, після запечатування личинок виймалися з вулика і поміщалися в інкубатор, в якому підтримувалась температура 35 °С. Бджіл після виходу з комірок у кількості по 20 особин мітили для ідентифікації віку та поміщали у гніздо бджолиної сім'ї. У дослідженні брали участь дві групи сімей. Перша група отримала як протейновий корм бджолине обніжжя, зібране з ріпаку озимого з вмістом протейну 25 %. Друга група споживала кульбабове обніжжя з вмістом протейну 15 %. Після досягнення необхідного віку комах відбирали з гнізда і поміщали в морозильну камеру для знерухомлення. Після цього проводили фіксацію бджіл у рідкому воску тергітами черевця до низу для анатомування. Розтин проводили по лінії плеїральних мембран, які сполучають тергіти і стерніти черевця. Стерніти за допомогою ентомологічних голок фіксували у товщі воску. Після цього препару-

вали кишковий тракт. Матеріалом для дослідження був кишечник не тільки робочих бджіл, а й трутнів. Експериментальна робота стосувалась дослідження середньої кишки. Вивчення складок середньої кишки проводилося на парафінових зрізах, виготовлених за стандартними методиками зі зразків кишки, відібраної і зафіксованої у фіксаторі Буена. Зафіксовані зразки заливали в парафінові блоки за методом Horal's'kyu et al. (2005). Зрізи товщиною 7 мкм готували на санному мікроскопі. Довжиною складки вважалась відстань від базальної мембрани до апікальної поверхні ентероцитів. Морфометричні показники ентероцитів отримували шляхом вимірювання їх висоти, ширини та площі. Весь цифровий матеріал досліджень піддавали статистичній обробці з використанням стандартного програмного забезпечення "StatPlus 2008". Відмінності між середніми показниками бджіл другої групи до першої вважали статистично достовірними при  $P < 0,05$  – \*;  $P < 0,01$  – \*\*;  $P < 0,001$  – \*\*\*.

## Результати та їх обговорення

Середня кишка вважається найбільшою кишкою кишечника медоносної бджоли. Топографічно вона розміщена під 3–5 тергітами черевця. Проте середня кишка при інтенсивному медозборі має властивість змінювати своє місце розташування. Це відбувається внаслідок того, що наповнення медового зобика викликає тиск на деякі органи травлення. Посередині середня кишка має характерний S-подібний згин. Середню кишку можна поділити на умовних три відділи: передній, середній, задній. Кожен з них має своє функціональне призначення. Анатомічно передня частина найбільш складна. Це пов'язано з тим, що проміжна кишка переднього відділу кишечника частково впадає в середню. Проміжна кишка складається з головки, шийки і рукава, який закінчується в середній кишці (рис. 1).

Відпрепарована кишка робочої бджоли світло-коричневого кольору циліндричної форми діаметром 2,0–2,5 мм. Її довжина у нормі становить: у робочих бджіл 10–11 мм, у матки – 13, у трутня – 19 мм. Незброєним оком видно характерну складчастість, що передбачає збільшення площі поверхні всмоктування поживних речовин. Рух корму здійснюється за допомогою скорочення мускулатури повздожних і колових м'язів, які оточують кишку. Їхня товщина становить від 3 до 13 мкм. Після анатомування кишка має певну тенденцію до розтягування. Довжина складок у бджіл 10-добового віку коливається в межах від 150 до 205 мкм. Епітелій середньої кишки складається з трьох типів клітин: травних, ендокринних і регенеративних. Основною функцією травних клітин є синтез травних ферментів і всмоктування поживних речовин. Ендокринні клітини виробляють гормони. Регенеративні клітини розташовані серед травних і диференціюються на травні та ендокринні клітини (Martins et al., 2006).



**Рис. 1** Середній відділ кишечника медоносної бджоли:

1 – медовий зобик; 2 – проміжна кишка; 3 – середня кишка; 4 – тонка кишка; 5 – пряма кишка, 6 – останній сегмент черевця; 7 – воскові дзеркальця, 8 – трахеї. (Нативний макропрепарат)

Речовини, які потрапляють всередину, такі як кол-хіцин, метоксифенозид, тетрациклін, кумафос і тау-флувалінат, значно знижують швидкість регенеративної проліферації клітин у середній кишці медоносних бджіл (Forkpah et al., 2014). Слизова оболонка середньої кишки представлена ентероцитами. Їхнє формування починається в криптах кишки. У товщі складки виявлено клітини Кахеля (телоцити), які, очевидно, відіграють важливу роль у процесі їхньої регенерації (Paula et al., 2015). У ділянках крипт ентероцити мають найменший розмір. У міру дозрівання клітини збільшуються в розмірах і набувають булавоподібного вигляду. Разом з клітиною збільшується розмір ядра. У середині клітини ядро овальне з рідкими гранулами хроматину. У його протоплазмі виробляються гранули секрету, яких багато на поверхневій частині клітин. Клітини, які розміщені на поверхні складки, вкриті мікрівійками, які відповідають за процеси пристінкового травлення. Функція ентероцитів полягає у виробництві та виділенні ферментів (Lehane & Billingsley, 2012), а також у виділенні хітину. Крім того, ентероцити виробляють і секретують речовини імунологічного захисту при виявленні патогенів у просвіті, включаючи антимікробні пептиди і активні форми кисню (Buchon et al., 2009). Зокрема при зараженні *N. ceranae* відбувається активізація антиоксидантних і детоксикаційних ферментів (супероксиди-

смутази, глутатіонпероксидази, глутатіонредуктази та глутатіон-S-трансферази) (Dussaubat et al., 2012). Виявлено, що ентероцити виділяють білок вітелогенін, який впливає на антимікробну активність. Він може функціонувати як частково антимікробний механізм захисту від проковтнутих патогенів. Середня кишка є ключовим імунологічним органом, а вітелогенін може зв'язуватися з грамнегативними і грампозитивними патогенами (Li et al., 2008). Цей білок бере участь у захисті пошкоджених ентероцитів і тим самим продовжує життя клітин середньої кишки (Salmela et al., 2016).

Деякі дослідники вважають, що хімічний склад корму може впливати на інтересні показники розвитку бджіл. Тому мета досліджень полягала у тому, щоб дізнатись, як впливає різний вид бджолиного обніжжя на формування слизової оболонки. Відомо, що вміст протеїну в ріпаковому обніжжі становить 25,0 %. Водночас кульбабове обніжжя вважається біднішим щодо амінокислотного складу. Кількість протеїну становить близько 15 %. На формування слизової оболонки кишечника впливає рівень протеїнового забезпечення. Тому наступний етап досліджень полягав у вивченні впливу різноманітного бджолиного обніжжя на розмір ентероцитів середньої кишки (табл. 1).

**Таблиця 1**

Розмір ентероцитів середньої кишки у медоносних бджіл (M ± m)

Назва корму	Розмір ентероцитів					
	висота, мкм		ширина, мкм		площа, мкм <sup>2</sup>	
	M ± m	lim	M ± m	lim	M ± m	lim
Озимий ріпак	29,34 ± 2,224	18,89–34,11	10,98 ± 0,634	7,33–15,67	340,76 ± 17,128	154,40–530,69
Кульбаба	27,02 ± 2,166	19,44–32,93	9,09 ± 0,431	6,94–15,50	328,01 ± 27,010	136,06–516,08

Проведені дослідження вказують на те, що висота ентероцитів середньої кишки медоносної бджоли у віці 10 діб коливається в межах від 18,89 до 34,11 мкм. Морфометричні відмінності ентероцитів піддослідних бджіл не виявили суттєвої різниці.

Оскільки у бджіл шлунок відсутній, основні процеси виділення ферментів здійснює краніальна частина середньої кишки. У її товщі виявлена активність низки ферментів. Зокрема ентероцити виробляють інвертазу, діастазу, амілазу, каталазу, ліпазу та ін. (Tarano, 2020). Завдяки наявності амілази в середній

кишці бджола може перетравлювати квітковий пилок, який містить крохмаль. Каталаза є специфічним секретом бджоли та трутня. Цей відділ кишечника виробляє його безперервно протягом року. Каталаза бере участь у регуляції різних окислювальних процесів і руйнує надлишок пероксидів у міжклітинному обміні. У медоносних бджіл досліджено активність трипсиноподібних, хімотрипсиноподібних ферментів та сумарну казеїнолітичну активність. Вони не залежали від  $\text{Ca}^{2+}$  і демонстрували оптимальну активність при значеннях рН вище 7. Протеолітична активність обмежена у лялечок і новонароджених бджіл, потім швидко зростає в перші години стадії імаго. Найбільшу протеолітичну активність виявляють бджоли-годувальниці. Залежні від віку розподіли ферментативної активності в ендо- та ектоперитрофічному просторі вказують на те, що перитрофічна мембрана створює компартменти всередині просвіту середньої кишки. Аналогічна тенденція виявлена щодо активності ліпаз (Bolognesi et al., 2008). У процесах травлення важливу роль відіграють пероксисоми. Це органели кулястої форми оточені однією мембраною. У них містяться каталаза і низка ферментів, які регулюють метаболізм ліпідів, пуринів, ксенобіотиків, ейкозаноїдів і фосфоліпідів. Поряд з цим вони також здатні розщеплювати токсичний для клітини пероксид гідрогену  $\text{H}_2\text{O}_2$  до кисню та води. Хоча пероксисоми визнані основними компонентами клітин мікроорганізмів, рослин і ссавців, мало відомо про їх спеціалізовані функції в метаболізмі медоносних бджіл. Пероксисомна ацил-КоА-оксидаза (АСО) – це пов'язаний з флавіном фермент, що продукує  $\text{H}_2\text{O}_2$ , який регулює β-окислення довголанцюгових жирних кислот. Активність АСО досягають піку у молодих робочих бджіл, які перетравлюють і засвоюють поживні речовини з пилку. У міру старіння бджіл активність АСО знижується. Активність каталази зростає в міру старіння бджіл і досягає найвищого рівня у найстаріших бджіл (Jimenez & Gilliam, 1996). Активність АСО підтверджує роль пероксисом середньої кишки в проміжному метаболізмі ліпідів, а зростання активності каталази свідчить про те, що епітелій середньої кишки може метаболізувати шкідливі прооксиданти аеробного метаболізму, пов'язані з пошуком їжі та старінням.

Стінка середнього відділу кишечника, на відміну від інших його частин, не має інтими. Інтима представляє собою тонкий шар кутикули. Однак ентероцити виробляють так звану перитрофічну мембрану (ПМ). Вважається, що це неклітинна напівронічна мембрана. Перитрофічна мембрана складається з білків (перитрофінів), зв'язаних з фібрилами хітину. Цю анатомічну структуру іноді також називають перитрофічним матриксом. Ця пухка плівка бере участь у процесах травлення і виконує кілька функцій. Епітелій середньої кишки комах не має слизового покриття, тому одна із функцій перитрофічної мембрани є аналогічними функціям слизу. Вона захищає слизову оболонку від механічного ушкодження твердих елементів екзани квіткового пилку. Хітин є основним компонентом перитрофічного матриксу личинок медоносної бджоли. Хітин є гомополімером β-(1,4)-N - ацетил-D-глюкозаміну і виробляється мембранно-

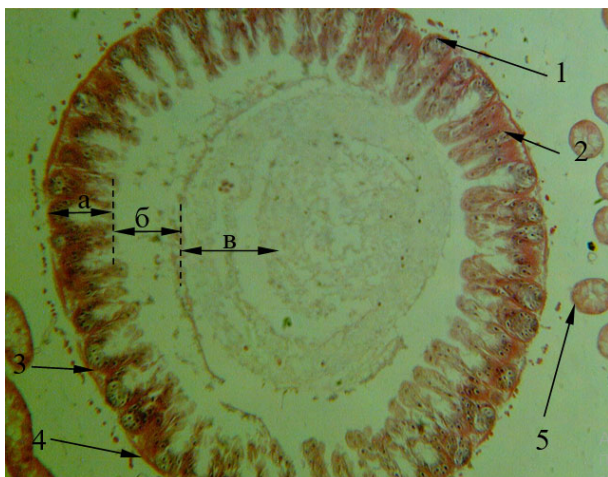
асоційованими синтазами хітину (Hegedus et al., 2019). Хітин становить від 3 до 13 % маси перитрофічної мембрани. Для виживання личинок наявність перитрофічної мембрани відіграє вирішальну роль. У випадку відсутності протеїнових кормів в раціоні або за наявності речовин, що її руйнують, наприклад флуорохрому або бактеріальної ендохітинази, які блокують утворення перитрофічного матриксу, імунна стійкість зменшується. Личинки, інфіковані *P. larvae*, продемонстрували повну деградацію перитрофічного матриксу, що дозволило бактеріям безпосередньо атакувати епітеліальні клітини (Garcia-Gonzalez & Genersch, 2013).

Два білки перитрофінін-44 і перитрофінін-48 становлять приблизно 70 % маси білка, який міститься в перитрофічній мембрані. Перитрофінін-55 виробляється травними клітинами у всій середній кишці в грубому ендоплазматичному ретикулумі після перенесення в апарат Гольджі та вивільняється секреторними везикулами, які зливаються з плазматичною мембраною та мікрроворсинками (Teixeira et al., 2015).

Деякі автори припускають, що перитрофічна мембрана за функціональним призначенням схожа з муцином ссавців. Вони відрізняються білками високої молекулярної маси з високим вмістом дисульфідних зв'язків зі схильністю до агрегації. Муцини багаті проліном, серином, треоніном, які сильно глікозиловані та багаті залишками цистеїну (Ibrahim et al., 2023). Муцини ссавців присутні на поверхні епітеліальних клітин, що вистилають різні органи. Муциноподібні перитрофініни медоносних бджіл, ймовірно, мають низку функціональних подібностей з муцинами ссавців. Біологічна роль перитрофінів недостатньо визначена, але, ймовірно, ці білки сприяють основним структурним характеристикам ПМ, тобто міцності, еластичності та пористості.

На **рисунку 2** показано, що перитрофічна мембрана розділяє просвіт середньої кишки на (а) власне епітелій, (б) ектоперитрофічний простір (простір між перитрофічною мембраною і середньою кишкою), (в) ендоперитрофічний простір (між перитрофічною мембраною і простором кишки).

Перитрофічний матрикс здійснює просторове розділення в процесі травлення, утримуючи макромолекули в ендоперитрофічному просторі, які частково перетравлюються здійснюючи первинне травлення. Ці продукти травлення, а також вода та солі проходять через перитрофічний матрикс до ектоперитрофічного простору, де відбуваються завершальні стадії травлення. Таким чином, перитрофічний матрикс є напівпроникним, контролюючи проходження молекул між ендо- та ектоперитрофічними відділами в середній кишці. Проникність перитрофічного матриксу важлива для його функцій, слугуючи ультрафільтром, регулюючим обмін поживних речовин і травних ферментів, утримуючи неперетравлені частинки їжі, мікроорганізми та токсини в ендоперитрофічному просторі (Martins et al., 2006). Однак проникність перитрофічного матриксу може змінюватися в різних ділянках середньої кишки, що може бути пов'язаним з різними структурними організаціями (Hegedus et al., 2019).

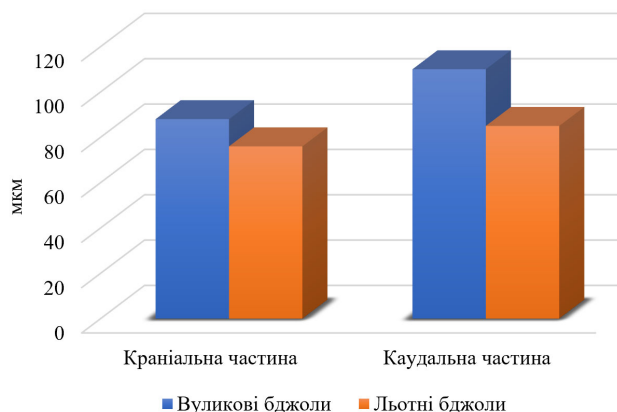


**Рис. 2** Поперечний зріз середньої кишки медоносної бджоли:

1 – зовнішній повздожній зовнішній м’язовий шар, 2 – внутрішній коловий м’язовий шар, 3 – кишкові складки, 4 – крипти, 5 – мальпігієві судини, (а) власне епітелій, (б) ектоперитрофічний простір, (в) ендoperитрофічний простір. (Збільшення: об. 8 х ок. 7, фарбування: гематоксилін-еозин)

Перитрофічна мембрана забезпечує захист від роєслинних і бактеріальних токсинів, інсектицидів, важких металів. Вона проявляє одну з основних бар’єрних функцій, пов’язаних з запобіганням проникненню патогенів. Біологічна особливість перитрофічної мембрани полягає у тому, що вона виробляється ентероцитами постійно. Під час прийому їжі вона відшаровується та разом із вмістом потрапляє у тонку кишку. Таке явище сприяє зниженню прикріпленню мікроорганізмів. Незважаючи на те, що середня кишка вважається найбільшим органом черевної порожнини, кількість мікроорганізмів становить лише 4 % від загальної мікробіоти усього кишечника (Martinson et al., 2012). Причому їхня основна кількість міститься в каудальній частині середньої кишки. Очевидно, туди вони проникають з тонкої кишки. Наявність травних ферментів і перитрофічної мембрани може бути причиною збідненості середньої кишки щодо мікроорганізмів. Середня кишка з’єднується з тонкою за допомогою пілоричного клапана. Його м’язові волокна регулюють подачу корму в каудальному напрямку. Незначна кількість речовини, які не всмоктались у середній кишці, всмоктуються у тонкій. Вона також має глибокі складки для збільшення поверхні всмоктування.

У просвіті кишечника були помітні пилокві зерна, які оточені перитрофічними мембранами. Низка дослідників вважає, що середня кишка може мати ділянки без перитрофічної мембрани, які покриті желеподібним матеріалом, відомим як перитрофічний гель (Ibrahim et al., 2023). Особливо це стосується передньої частини кишки. Проникність перитрофічного матриксу, необхідна для його функціонування, залежить від його хімічного складу (Oliveira et al., 2019). Проведені нами дослідження вказують на те, що товщина перитрофічної мембрани середньої кишки різна (рис. 3).



**Рис. 3.** Товщина перитрофічної мембрани середньої кишки медоносної бджоли

Варто зауважити, що у вуликових бджіл товщина перитрофічної мембрани є більшою порівняно з льотними в середньому на 22,7 % ( $P < 0,001$ ). Ця величина залежить від ділянки, де вона розміщена. Зокрема в каудальній частині товщина перитрофічної мембрани більша в середньому на 25,0 % порівняно краніальною частиною. Зменшення показників її товщини в середній кишці льотних бджіл, очевидно, пов’язана з характером живлення. Старші бджоли менше споживають квіткового пилку, а більшою мірою поїдають вуглеводні корми. Поряд з цим доведено, що товщина перитрофічної мембрани залежить від складу раціону. У вуликових бджіл, які споживали корми, збагачені протеїном, в каудальній частині середньої кишки товщина перитрофічної мембрани є більшою на 22,1 % ( $P < 0,001$ ).

Для практичного бджільництва рекомендуємо балансувати раціон за вмістом протеїну не тільки у весняний період, а й у час підготовки бджіл до періоду гіпобіозу.

### Висновки

Товщина перитрофічної мембрани середньої кишки залежить від віку бджіл, місця розташування, стрес-фактора та рівня кормозабезпечення. У вуликових бджіл товщина перитрофічної мембрани є більшою порівняно з льотними на 22,7 % ( $P < 0,001$ ). З віком у льотних бджіл спостерігається її потоншення. У каудальній частині товщина перитрофічної мембрани більша в середньому на 25,0 % ( $P < 0,01$ ) порівняно краніальною частиною. Швидкість синтезу перитрофічної мембрани у бджіл, які споживали корми, збагачені протеїном, є більшою на 22,1 % ( $P < 0,001$ ).

### Відомості про конфлікт інтересів

Автори стверджують про відсутність конфлікту інтересів.

### References

Agrawal, S., Kelkenberg, M., Begum, K., Steinfeld, L., Williams, C., Kramer, K., Beeman, R., Park, Y., & Muthukrishnan, S. (2014). Two essential peritrophic matrix proteins mediate matrix barrier functions in the

- insect midgut. *Journal of Insect Physiology*, 49, 24–34. DOI: 10.1016/j.ibmb.2014.03.009.
- Bolognesi, R., Terra, W., & Ferreira, C. (2008). Peritrophic membrane role in enhancing digestive efficiency: Theoretical and experimental models. *Journal of Insect Physiology*, 54(10-11), 1413–1422. DOI: 10.1016/j.jinsphys.2008.08.002.
- Buchon, N., Broderick, N. A., Poidevin, M., Pradervand, S., & Lemaitre, B. (2009). *Drosophila* intestinal response to bacterial infection: activation of host defense and stem cell proliferation. *Cell Host Microbe*, 5(2), 200–211. DOI: 10.1016/j.chom.2009.01.003.
- Dussaubat, C., Brunet, J.-L., Higes, M., Colbourne, J. K., Lopez, J., Choi, J.-H., Martín-Hernández, R., Botías, C., Cousin, M., McDonnell, C., Bonnet, M., Belzunces, L. P., Moritz, R. F. A., Le Conte, Y., & Alaux, C. (2012). Gut Pathology and Responses to the Microsporidium *Nosema ceranae* in the Honey Bee *Apis mellifera*. *PLoS ONE*, 7, 37017. DOI: 10.1371/journal.pone.0037017.
- Fiandra, L., Casartelli, M., Cermentati, G., Burlini, N., Giordana, B. (2009). The intestinal barrier in lepidopteran larvae: Permeability of the peritrophic membrane and of the midgut epithelium to two biologically active peptides. *Journal of Insect Physiology*, (55)1, 10–18. DOI: 10.1016/j.jinsphys.2008.09.005.
- Forkpah, C., Dixon, L. R., Fahrbach, S. E., & Rueppell, O. (2014). Xenobiotic effects on intestinal stem cell proliferation in adult honey bee (*Apis mellifera* L.) workers. *PLoS One*, 9, e91180. DOI: 10.1371/journal.pone.0091180.
- Garcia-Gonzalez, E., & Genersch, E. (2013). Honey bee larval peritrophic matrix degradation during infection with *Paenibacillus larvae*, the aetiological agent of American foulbrood of honey bees, is a key step in pathogenesis. *Invertebrate–Microbe*, 15(11), 2894–2901. DOI: 10.1111/1462-2920.12167.
- Hegedus, D., Toprak, U., & Erlandson, M. (2019). Peritrophic matrix formation. *Journal of Insect Physiology*, 117, 103898. DOI: 10.1016/j.jinsphys.2019.103898.
- Horals'kyy, L. P., Khomych, V. T., Konons'kyy, O. I. (2008). *Osnovy histolohichnoyi tekhniky i morfofunktsional'ni metody doslidzhennya u normi ta pry patolohiyi*. Zhytomyr: Polissya (in Ukrainian).
- Ibrahim, S., Dias, R., Ferreira, C., Silva, C., & Terra, W. (2023). W. Histochemistry and transcriptomics of mucins and peritrophic membrane (PM) proteins along the midgut of a beetle with incomplete PM and their complementary function. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 162, 104027. DOI: 10.1016/j.ibmb.2023.104027.
- Jimenez, D. R., & Gilliam, M. (1996). Peroxisomal enzymes in the honey bee midgut. *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 31(1), 87–103. DOI: 10.1002/(SICI)1520-6327(1996)31:1<87::AID-ARCH6>3.0.CO;2-U.
- Kovalskiy, Y., Kovalska, L., Druzhibiak, A., Zhmur, V., Gavdan, R., & Klym, O. (2023). Improvement of honey bees for intensification of wax production. *Scientific Messenger of LNU of Veterinary Medicine and Biotechnologies. Series: Agricultural Sciences*, 25(98), 83–86. DOI: 10.32718/nvlvet-a9814.
- Kovalskiy, Y., Gutyj, B., Fedak, V., Kovalska, L., & Druzhibiak, A. (2021). The influence of feed quality on the development and productivity of bee queens. *Scientific Messenger of LNU of Veterinary Medicine and Biotechnologies. Series: Agricultural Sciences*, 23(95), 71–75. DOI: 10.32718/nvlvet-a9510.
- Lehane, M., & Billingsley, P. (2012). *Biology of the Insect Midgut*. Springer Science & Business Media. Springer Dordrecht. DOI: 10.1007/978-94-009-1519-0.
- Li, Z., Zhang, S., & Liu, Q. (2008). Vitellogenin Functions as a Multivalent Pattern Recognition Receptor with an Opsonic Activity. *PLoS ONE*, 3(4), 1940. DOI: 10.1371/journal.pone.0001940.
- Martins, G. F., Neves, C. A., Campos, L. A. O., & Serrão, J. E. (2006). The regenerative cells during the metamorphosis in the midgut of bees. *Micron*, 37(2), 161–168. DOI: 10.1016/j.micron.2005.07.003.
- Martinson, V., Moy, J., & Moran, N. (2012). Establishment of Characteristic Gut Bacteria during Development of the Honeybee Worker. *Appl Environ Microbiol.*, 78(8), 2830–2840. DOI: 10.1128/AEM.07810-11.
- Oliveira, A., Fernandes, K., Gonçalves, W., Zanuncio, J., & Serrão, J. (2019). A peritrophin mediates the peritrophic matrix permeability in the workers of the bees *Melipona quadrifasciata* and *Apis mellifera*. *Arthropod Structure & Development*, 53, 100885. DOI: 10.1016/j.asd.2019.100885.
- Paula, J., Doelo, C., Mesas, C., Kapravelou, G., Cornet, A., Orantes, F., Martinez, R., Linares, F. (2015.) Exploring Honeybee Abdominal Anatomy through MicroCT and Novel Multi-Staining Approaches. *Insects*, 13(6), 556. DOI: 10.3390/insects13060556.
- Salmela, H., Stark, T., Stucki, D., Fuchs, S., Freitak, D., Dey, A., Kent, C. F., Zayed, A., Dhaygude, K., Hokkanen, H., & Sundström, L. (2016). Ancient Duplications Have Led to Functional Divergence of Vitellogenin-Like Genes Potentially Involved in Inflammation and Oxidative Stress in Honey Bees. *Genome Biol. Evol.*, 8(3), 495–506. DOI: 10.1093/gbe/evw014.
- Taranov, G. F. (2020). *Anatomy and physiology of honey bees*. Kyiv: Knygonosha (in Ukrainian).
- Teixeira, A., Doello, K., Mesas, C., Kapravelou, G., Cornet, A., Orantes, F., Martinez, R., & Linares, F. (2015.) Peritrophic membrane origin in adult bees (Hymenoptera): Immunolocalization. *Micron.*, 68, 91–97. DOI: 10.1016/j.micron.2014.09.009.
- Tellam, R., Wijffels, G., & Willadsen, P. (1999). Peritrophic matrix proteins. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, (29)2, 87–101. DOI: 10.1016/S0965-1748(98)00123-4.
- Yue, D., Nordhoff, M., Wieler, L. H., & Genersch, E. (2008). Fluorescence *in situ* hybridization (FISH) analysis of the interactions between honeybee larvae and *Paenibacillus larvae*, the causative agent of American foulbrood of honeybees (*Apis mellifera*). *Environ. Microbiol.*, 10(6), 1612–1620. DOI: 10.1111/j.1462-2920.2008.01579.x.