

## ТВАРИННИЦТВО

DOI: 10.32636/01308521.2020-(67)-2-17

УДК 577.115.3:638.141.7

**І. І. САРАНЧУК**, кандидат сільськогосподарських наук

Буковинська державна сільськогосподарська дослідна станція

Інституту сільського господарства Карпатського регіону НААН

вул. Богдана Крижанівського, 21 а, м. Чернівці, 58025,

e-mail: saranchukiv@gmail.com

### **РІВЕНЬ НЕЕСТЕРИФІКОВАНИХ ЖИРНИХ КИСЛОТ У ТКАНИНАХ ЧЕРЕВЦЯ ТА ПРОДУКТИВНІ ОЗНАКИ БДЖІЛ ЗА ЗГОДОВУВАННЯ РІЗНОЇ КІЛЬКОСТІ ЛЛЯНОЇ ОЛІЇ**

Метою досліджень є встановлення зв'язку між складом неестерифікованих жирних кислот у тканинах черевця та продуктивними ознаками медоносних бджіл за різної кількості лляної олії в кормовій добавці.

Експериментальну роботу проведено у весняно-літній період на клінічно здорових медоносних бджолах карпатської породи. Було сформовано 3 групи бджолиних сімей (по 3 бджолосім'ї в кожній), відібраних за принципом аналогів. Бджолині сім'ї контрольної групи впродовж 36 діб щотижня отримували кормову добавку, яка складалася з 100 г знежиреного борошна з бобів натуральної сої та 100 г цукрового сиропу (співвідношення цукру до води 1:1). Бджолині сім'ї I і II дослідних груп додатково до цієї кормової добавки отримували лляну олію в кількості відповідно 10 і 20 г/бджолосім'ю/тиждень. Під час проведення дослідів контролювали відтворну здатність маток і медову продуктивність робочих бджіл. Після завершення підгодівлі для лабораторних досліджень було відібрано зразки тканин медоносних бджіл. У тканинах черевця методом газо-рідинної хроматографії визначали вміст неестерифікованих жирних кислот.

Встановлено, що внаслідок додавання до кормової добавки, яка складається зі знежиреного соєвого борошна та цукрового сиропу, лляної олії в кількості 10 і 20 г в ній дозозалежно зростає вміст насичених, мононенасичених і особливо поліненасичених жирних кислот як у складі жирних кислот загальних ліпідів, так і в складі неестерифікованих жирних кислот. Згодовування кормової добавки, збагаченої лляною олією, приводить до зменшення концентрації неестерифікованих насичених з парною і непарною кількістю атомів Карбону в ланцюгу, мононенасичених жирних кислот родин  $\omega$ -7 і  $\omega$ -9 та поліненасичених жирних кислот родини  $\omega$ -6 у тканинах черевця медоносних бджіл I та II дослідних груп, водночас у наведених вище бджіл зростає вміст неестерифікованих жирних кислот родини  $\omega$ -3 та співвідношення концентрації неестерифікованих поліненасичених жирних кислот родини  $\omega$ -3 до поліненасичених жирних

кислот родини  $\omega$ -6. У кінцевому підсумку у бджолиних маток згадуваних груп зростає яйцекладка, а в робочих бджіл – медова продуктивність.

**Ключові слова:** медоносні бджоли, кормова добавка, лляна олія, жирні кислоти, відтворна здатність маток, медова продуктивність бджіл.

**Ivan Saranchuk**

Bukovinian state agricultural experimental station of Institute of agriculture of Carpathian region of NAAS

**Unesterified fatty acids level in abdomen tissues, and bees' productive traits at feeding various quantity of linseed oil**

The research goal is to establish a connection between the composition of unesterified fatty acids in abdomen tissues and honey bees productive traits at various quantity of linseed oil in a feed additive.

The experimental studies were conducted in spring-summer period on clinically healthy Carpathian breed honey bees. There were three groups of bee families (3 bee colonies in each group), selected by analogues principle. Bee colonies of the control group were receiving a feed additive, consisting of 100 g of defatted flour of natural soybeans and 100 g of sugar syrup (the ratio of sugar to water 1:1) weekly for 36 days. Bee colonies of I and II experimental groups additionally to this supplement were having linseed oil in the amount of 10 and 20 g/bee colony/week, respectively. While performing the research, queen bee's reproductive capacity and workers honey productivity were controlled. Bee tissue samples were selected for laboratory trials after feeding completion. The content of unesterified fatty acids was determined by gas-liquid chromatography method in honey bee abdominal tissues.

It is established, that as a result of adding to the feed supplement linseed oil in the amount of 10 and 20 g, consisting of defatted soybean flour and sugar syrup, it dose-dependently increases the content of saturated, monounsaturated, and, particularly, polyunsaturated fatty acids in fatty acids composition of total lipids, as well as in composition of unesterified fatty acids. Feeding of the food supplement enriched with linseed oil causes decrease in concentration of unesterified saturated with an even and odd number of Carbon atoms in a link, monounsaturated fatty acids of  $\omega$ -7 and  $\omega$ -9 families, and polyunsaturated fatty acids of  $\omega$ -6 family in honey bee abdominal tissues of I and II experimental groups. Herewith, in the mentioned bees' abdomen tissues, the content of unesterified fatty acids of  $\omega$ -3 family increases, as well as the ratio of unesterified polyunsaturated fatty acids concentration of the  $\omega$ -3 family to polyunsaturated fatty acids of the  $\omega$ -6 family. As a final result, the queen bees of the mentioned groups increase oviposition, and the working bees increase the honey productivity.

**Key words:** honey bees, feed additive, linseed oil, fatty acids, queen bee's reproductive ability, honey productivity of bees.

**Вступ.** Аналіз наявної наукової літератури свідчить, що кількість і склад жирних кислот у кормі прямо та дуже швидко впливає на жирнокислотний склад і функціональну активність

клітинних мембран медоносних бджіл [7, 12, 17, 24, 25, 27, 28]. Зокрема жирнокислотний склад клітинних мембран є основним фактором, що впливає на інтенсивність переходу різноманітних сполук, зокрема важких металів і різних форм жирних кислот, шляхом активного та пасивного транспорту, в тканини бджіл. У свою чергу від вмісту різних форм жирних кислот у тканинах бджіл залежить функціонування їх нервової, імунної, відтворної та окисної систем. Організм бджіл дуже сильно реагує на кількість та склад жирних кислот у кормі [5, 16, 22, 23, 28]. Проблема жирних кислот у системі корм – тканини бджіл – функціональна активність тканин полягає в такому. Згадувані жирні кислоти в кормі і тканинах медоносних бджіл причетні до росту, відтворної здатності та продуктивних ознак [8, 11, 25, 27–31]. Жирні кислоти залежно від кількості та складу можуть змінювати забезпеченість організму бджіл енергетичним, структурним і біологічно активним матеріалом [6, 9, 13, 16, 17, 20, 21, 29]. Це зумовлено тим, що тканини бджіл за допомогою ензимних систем здатні синтезувати тільки насичені та мононенасичені довголанцюгові жирні кислоти. Тканини бджіл не здатні синтезувати довголанцюгові поліненасичені жирні кислоти [3, 7, 19, 28]. Тому такі поліненасичені жирні кислоти, як лінолева та ліноленова, мають надходити в їх організм з кормом. Основним джерелом незамінних (есенціальних) лінолевої та ліноленової кислот у раціонах для бджіл є корм [10, 14, 18, 20, 21, 26, 28]. У жирнокислотному складі корму наведені вище поліненасичені жирні кислоти є домінуючими [4, 17, 28]. Загальною ознакою дефіциту  $\alpha$ -лінолевої та  $\alpha$ -ліноленової кислот в організмі бджіл є зниження темпів росту, ефективності засвоєння поживних речовин корму, пригнічення імунітету та зниження продуктивних ознак і відтворної здатності [7, 20, 22, 27, 28].

У літературі відсутні дані щодо вмісту найбільш активних неестерифікованих насичених, мононенасичених і поліненасичених жирних кислот у тканинах медоносних бджіл залежно від їх кількості та складу в кормі. Цим обумовлена актуальність обраної теми роботи.

Метою досліджень є встановлення зв'язку між складом неестерифікованих жирних кислот у тканинах черевця та продуктивними ознаками медоносних бджіл за різної кількості лляної олії в кормовій добавці.

**Матеріали і методи.** Експериментальні дослідження проведено у весняно-літній період на приватній пасіці в Заставнівському районі Чернівецької області на клінічно здорових медоносних бджолах карпатської породи (*Apis mellifera* (L.) *carpatica*).

За принципом аналогів було сформовано 3 групи бджолиних сімей (по 3 бджолосім'ї в кожній), однакових за віком бджолиних маток, силою, кількістю запечатаного розплоду та кормових запасів. Бджолині сім'ї контрольної групи впродовж 36 діб щотижня отримували кормову добавку, яка складалася з 100 г знежиреного борошна з бобів нативної сої сорту Чернівецька-9 і 100 г цукрового сиропу (співвідношення цукру до води 1:1). Бджолині сім'ї I і II дослідних груп додатково до цієї кормової добавки отримували лягну олію в кількості відповідно 10 і 20 г/бджолосім'ю/тиждень. Під час проведення досліду контролювали відтворну здатність маток і медову продуктивність робочих бджіл.

Дослідження яйцекладки бджолиних маток проводили за Ф. А. Лаврьохіним і С. В. Панковою [2]. Для цього обліковували кількість печатного розплоду через кожні 12 діб за допомогою спеціальної рамки-сітки з розміром квадратів 5×5 см. Кількість одержаного товарного меду від бджолиних сімей за сезон визначали методом зважування відібраних із гнізд медових стільників до й після відкачування.

Після завершення підгодівлі для лабораторних досліджень було відібрано зразки тканин медоносних бджіл. У тканинах черевця методом газо-рідинної хроматографії за Й. Ф. Рівісом зі співавторами [1] визначали вміст неестерифікованих жирних кислот. Зокрема вміст неестерифікованих жирних кислот у досліджуваному біологічному матеріалі визначали шляхом екстракції ліпідів сумішшю хлороформ-метанол (2:1 за об'ємом). Звільнені від хлороформу ліпіди розчиняли в гексані та до отриманого розчину додавали метилат натрію. Після цього вміст пробірки інтенсивно струшували і після розділення його на верхній та нижній шари водоструминною помпою відкидали верхній шар, а до нижнього додавали льодяну оцтову кислоту та гексан. Гексановий розчин жирних кислот переносили в пробірку для метилювання та після цього випаровували гексан. До звільнених від гексану жирних кислот додавали метанол та як каталізатор хлористий ацетил. Після закінчення метилювання метилові естери жирних кислот вводили в випаровувач газо-рідинного хроматографічного апарата. Розділення метилових естерів жирних кислот проводили на хроматографі «Chrom-5» («Laboratorni přístroje», Praha).

Отриманий цифровий матеріал опрацьовували методом варіаційної статистики з використанням критерію Стьюдента. Обчислювали середні арифметичні величини (M) та похибки середніх

арифметичних ( $\pm m$ ). Зміни вважали вірогідними при  $p < 0,05$ ,  $p < 0,01$  і  $p < 0,001$ . Для розрахунків використали комп'ютерну програму Origin 6.0, Excel (Microsoft, USA).

**Результати та обговорення.** Встановлено, що в натуральній кормовій добавці, яка складається зі знежиреного соєового борошна та цукрового сиропу, є певна кількість жирних кислот загальних ліпідів і легкодоступних для організму бджіл неестерифікованих жирних кислот (табл. 1).

### 1. Вміст жирних кислот у кормовій добавці без та з лляною олією, г/кг натуральної маси

Жирні кислоти та їх код	Кормова добавка (КД)	КД + 10 г лляної олії	КД + 20 г лляної олії
<b>Жирні кислоти загальних ліпідів</b>			
Лауринова, 12:0	0,01	0,06	0,11
Міристинова, 14:0	0,02	0,12	0,22
Пентадеканова, 15:0	0,04	0,24	0,46
Пальмітинова, 16:0	0,49	2,70	5,32
Пальмітоолеїнова, 16:1	0,04	0,24	0,45
Стеаринова, 18:0	0,39	2,00	3,94
Олеїнова, 18:1	1,61	10,28	20,01
Лінолева, 18:2	4,72	6,85	9,28
Ліноленова, 18:3	0,23	36,95	72,70
Арахінова, 20:0	0,04	0,38	0,74
Ейкозаснова, 20:1	0,03	0,21	0,40
<b>зокрема неестерифіковані жирні кислоти</b>			
Лауринова, 12:0	сліди	0,002	0,004
Міристинова, 14:0	0,001	0,006	0,010
Пентадеканова, 15:0	0,002	0,011	0,017
Пальмітинова, 16:0	0,023	0,117	0,231
Пальмітоолеїнова, 16:1	0,002	0,011	0,018
Стеаринова, 18:0	0,013	0,089	0,165
Олеїнова, 18:1	0,141	0,489	0,968
Лінолева, 18:2	0,184	0,321	0,345
Ліноленова, 18:3	0,010	1,542	2,978
Арахінова, 20:0	0,002	0,012	0,022
Ейкозаснова, 20:1	0,001	0,008	0,014

Внаслідок додавання до згадуваної кормової добавки лляної олії, яка містить 65,1 % біологічно активної ліноленової кислоти, в кількості 10 і 20 г в ній суттєво зростає вміст лауринової, міристинової, пентадеканової, пальмітинової, пальмітоолеїнової, стеаринової, олеїнової, лінолевої, ліноленової, арахінової та ейкозаєнової кислот як у складі жирних кислот загальних ліпідів, так і в складі неестерифікованих жирних кислот.

Зростання вмісту жирних кислот загальних ліпідів і неестерифікованих жирних кислот у кормовій добавці приводить до зменшення концентрації неестерифікованих жирних кислот у тканинах черевця медоносних бджіл (табл. 2).

Наведене у таблиці 2 вказує на значне збільшення використання жирних кислот кормової добавки для забезпеченості тканин черевця медоносних бджіл енергетичним і структурним матеріалом [16] та субстратом для синтезу воску в воскових залозах [30]. З табл. 2 видно, що зменшення концентрації неестерифікованих жирних кислот у тканинах черевця медоносних бджіл I і II дослідних груп порівняно з тканинами черевця медоносних бджіл контрольної групи відбувається за рахунок насичених і мононенасичених жирних кислот. Зокрема зменшення вмісту неестерифікованих насичених жирних кислот спостерігається з боку жирних кислот з парною (у I і II дослідних групах відповідно до 117,6 і 115,3 проти 121,7  $\text{г} \cdot 10^{-3}/\text{кг}$  сирової маси) і непарною (4,6 і 4,4 проти 4,8) кількістю атомів Карбону в ланцюгу, мононенасичених жирних кислот родин  $\omega$ -7 (3,0 і 2,8 проти 3,2) і  $\omega$ -9 (177,0 і 173,0 проти 183,5) та поліненасичених жирних кислот родини  $\omega$ -6 (284,4 і 279,9 проти 290,4  $\text{г} \cdot 10^{-3}/\text{кг}$  сирової маси). При цьому в тканинах черевця медоносних бджіл I і II дослідних груп порівняно з контрольною групою зростає вміст дуже цінних поліненасичених жирних кислот родини  $\omega$ -3 (у I і II дослідних групах відповідно до 346,2 і 354,9 проти 336,9  $\text{г} \cdot 10^{-3}/\text{кг}$  сирової маси).

Одночасно в наведених вище тканинах, що дуже важливо, зростає співвідношення вмісту неестерифікованих поліненасичених жирних кислот родини  $\omega$ -3 до поліненасичених жирних кислот родини  $\omega$ -6 (табл. 2).

З табл. 2 видно, що у тканинах черевця медоносних бджіл II дослідної групи порівняно з контрольною групою вірогідно зростає вміст таких неестерифікованих поліненасичених жирних кислот, як докозатриєнова, докозапентаєнова та докозагексаєнова.

## 2. Концентрація неестерифікованих жирних кислот у тканинах черевця медоносних бджіл ( $M \pm m$ , $n=3$ ), $г \cdot 10^{-3}/кг$ сирової маси

Жирні кислоти та їх код	Контрольна група (кормова добавка – КД)	I дослідна (КД + 10 г лляної олії)	II дослідна (КД + 20 г лляної олії)
Каприлова, 8:0	1,8±0,06	1,7±0,06	1,6±0,06
Капринова, 10:0	1,7±0,06	1,6±0,06	1,5±0,06
Лауринова, 12:0	2,2±0,11	2,0±0,11	1,8±0,11
Міристинова, 14:0	2,3±0,11	2,1±0,11	1,9±0,11
Пентадеканова, 15:0	4,8±0,11	4,6±0,11	4,4±0,11
Пальмітинова, 16:0	50,4±1,24	49,1±1,21	48,6±1,19
Пальмітоолеїнова, 16:1	3,2±0,11	3,0±0,11	2,8±0,11
Стеаринова, 18:0	56,1±1,53	54,2±1,45	53,2±1,46
Олеїнова, 18:1	173,8±3,67	167,7±4,08	164,0±3,67
Лінолева, 18:2	125,4±2,25	123,2±2,29	121,6±2,22
Ліноленова, 18:3	178,5±3,23	181,3±3,09	184,2±2,68
Арахінова, 20:0	7,2±0,17	6,9±0,18	6,7±0,14
Ейкозаєнова, 20:1	9,7±0,26	9,3±0,23	9,0±0,23
Ейкозадиснова, 20:2	11,8±0,49	11,3±0,43	11,0±0,42
Ейкозатриєнова, 20:3	5,2±0,14	4,8±0,14	4,6±0,15
Арахідонова, 20:4	136,4±2,14	133,8±2,40	131,6±2,35
Ейкозапентаєнова, 20:5	90,5±1,67	93,2±1,79	96,2±1,64
Докозадиснова, 22:2	11,6±0,20	11,3±0,21	11,1±0,18
Докозатриєнова, 22:3	12,5±0,20	13,1±0,18	13,5±0,24*
Докозатетраєнова, 22:4	12,6±0,20	12,3±0,21	12,0±0,20
Докозапентаєнова, 22:5	20,5±0,72	22,1±0,32	23,2±0,37*
Докозагексаєнова, 22:6	22,3±0,89	24,2±0,84	25,8±0,70*
Загальна концентрація НЕЖК	940,5	932,8	930,3
з них насичені	126,5	122,2	119,7
мононенасичені	186,7	180,0	175,8
поліненасичені	627,3	630,6	634,8
ω-3/ω-6	1,16	1,22	1,27

Примітка. У цій та наступній таблиці: \*  $p < 0,05$ ; \*\*  $p < 0,01$ .

Як видно із наведених вище даних, у тканинах черевця медоносних бджіл у першу чергу зменшується вміст неестерифікованих насичених і мононенасичених жирних кислот. Як відомо, насичені і меншою мірою мононенасичені жирні кислоти найбільш повно забезпечують організм медоносних бджіл енергетичним матеріалом, потрібним для високої відтворної здатності бджолиних маток [8, 16, 17] і медової продуктивності робочих бджіл [13, 15]. З табл. 2 також видно, що в тканинах черевця медоносних бджіл I і II дослідних груп істотно зростає вміст найбільш цінних неестерифікованих поліненасичених жирних кислот родини  $\omega$ -3 – докозатриєнової, докозапентаєнової та докозагексаєнової. Видно, це пов'язано з більшим їх надходженням із травного каналу.

Зміни вмісту неестерифікованих жирних кислот тканин черевця медоносних бджіл I та особливо II дослідних груп порівняно з контрольною групою викликають зміни відтворної здатності маток і медової продуктивності робочих бджіл. Зокрема у бджолиних маток II та особливо I дослідних груп порівняно з контрольною у дослідний період зростає яйцекладка (табл. 3).

### 3. Відтворна здатність бджолиних маток ( $M \pm m$ , $n=3$ ), яєць за добу

Контрольна група (кормова добавка – КД)	I дослідна (КД + 10 г ляної олії)	II дослідна (КД + 20 г ляної олії)
1	2	3
Підготовчий період, 31 березня		
211,7±6,01	212,2±12,01	210,1±7,94
Дослідний період, 12 квітня		
419,5±11,17	482,6±16,93*	420,0±16,59
Дослідний період, 24 квітня		
529,5±18,14	599,6±10,34*	542,3±17,06
1	2	3
Дослідний період, 6 травня		
846,1±16,97	988,5±25,23**	947,3±26,66*
Разом за дослідний період, 12 квітня – 6 травня		
1795,1	2070,7	1909,6

Разом з тим у робочих бджіл II (11,4±0,23,  $p<0,05$ ) та особливо I (12,1±0,20 кг,  $p<0,01$ ) дослідних груп порівняно з контрольною групою



(10,3±0,19 кг) підвищується медова продуктивність. Рівень відтворної здатності маток і медової продуктивності робочих бджіл I та II дослідних груп, можливо, пов'язаний з жирнокислотним складом тканин організму.

**Висновки.** Внаслідок додавання до кормової добавки, яка складається зі знежиреного соєвого борошна та цукрового сиропу, лляної олії в кількості 10 і 20 г в ній дозозалежно зростає вміст насичених, моновенасичених і особливо поліненасичених жирних кислот як у складі жирних кислот загальних ліпідів, так і в складі неестерифікованих жирних кислот.

Згодовування кормової добавки, збагаченої лляною олією в кількості 10 і 20 г, приводить до зменшення концентрації неестерифікованих насичених, моновенасичених та поліненасичених жирних кислот родини  $\omega$ -6 у тканинах черевця медоносних бджіл I та II дослідних груп, водночас зростає вміст неестерифікованих жирних кислот родини  $\omega$ -3 та співвідношення концентрації неестерифікованих поліненасичених жирних кислот родини  $\omega$ -3 (ліноленового ряду) до поліненасичених жирних кислот родини  $\omega$ -6 (лінолевого ряду).

Зміни вмісту неестерифікованих жирних кислот тканин черевця медоносних бджіл I та особливо II дослідних груп супроводжуються змінами відтворної здатності маток і медової продуктивності робочих бджіл. Зокрема у маток згадуваних груп зростає яйцекладка, а в робочих бджіл – медова продуктивність.

#### Список використаної літератури

1. Кількісні хроматографічні методи визначення окремих ліпідів і жирних кислот у біологічному матеріалі: метод. посіб. / Й. Ф. Рівіс та ін. 2-ге вид., уточн. та доп. Львів: СПОЛОМ, 2017. 160 с.
2. Лаврехин Ф. А., Панкова С. В. Біологія медоносної пчели. 3-е изд., перераб. и доп. Москва: Колос, 1983. 303 с.
3. Abedi E., Sahari M. A. Long-chain polyunsaturated fatty acid sources and evaluation of their nutritional and functional properties. *Food Sci. Nutr.* 2014. Vol. 2, Is. 5. P. 443–463.
4. AL-Kahtani S. N. Fatty acids and B vitamins contents in honey bee collected pollen in relation to botanical origin. *Scientific Journal of King Faisal University (Basic and Applied Sciences)*. 2017. Vol. 18,

#### References

1. Quantitative chromatographic methods for determination of individual lipids and fatty acids in biological material: method. manual. / J. F. Rivis et al. 2nd edition, revised and supplemented. Lviv: SPOLOM, 2017. 160 p.
2. Lavrekhin F. A., Pankova S. V. Biology of the honeybee. 3rd edition, revised and supplemented. Moscow: Kolos, 1983. 303 p.
3. Abedi E., Sahari M. A. Long-chain polyunsaturated fatty acid sources and evaluation of their nutritional and functional properties. *Food Sci. Nutr.* 2014. Vol. 2, Is. 5. P. 443–463.
4. AL-Kahtani S. N. Fatty acids and B vitamins contents in honey bee collected pollen in relation to botanical origin. *Scientific Journal of King Faisal University*

№ 2. P. 41–48.

5. Antibacterial immune competence of honey bees (*Apis mellifera*) is adapted to different life stages and environmental risks / H. Gättschenberger et al. *PLoS One*. 2013. Vol. 8, Is. 6. DOI: 10.1371/journal.pone.0066415.

6. A pollen fatty acid enhances learning and survival in bumblebees / F. Muth et al. *Behavioral Ecology*. 2018. Vol. 29, Is. 6. P. 1371–1379.

7. Arien Y., Dag A., Shafir S. Omega-6:3 ratio more than absolute lipid level in diet affects associative learning in honey bees. *Front. Psychol.* 2018. Vol. 9. P. 1–8.

8. Arrese E. L., Soulaiges J. L. Insect fat body: energy, metabolism, and regulation. *Annu. Rev. Entomol.* 2010. Vol. 55. P. 207–225.

9. Brodschneider R., Craillshheim K. Nutrition and health in honey bees. *Apidologie*. 2010. Vol. 41, Is. 3. P. 278–294.

10. Cohen A. C. Insect diets: science and technology. Boca Raton, Florida, USA : CRC Press, 2004. 324 p.

11. Comparative transcriptome analysis on the synthesis pathway of honey bee (*Apis mellifera*) mandibular gland secretions / Y. Wu et al. *Scientific Reports*. 2017. Vol. 7 (1), 4530. DOI: 10.1038/s41598-017-04879-z.

12. Couture P., Hulbert A. J. Membrane fatty acid composition is related to body mass in mammals. *The Journal of Membrane Biology*. 1995. Vol. 148, Is. 1. P. 27–39.

13. Effect of industry on the content of fatty acids in the tissues of the honey-bee head / V. Y. Vishchur et al. *Ukrainian Journal of Ecology*. 2019. Vol. 9, № 3. P. 174–179.

14. Fat metabolism in insects / L. E. Canavoso et al. *Annual Review of Nutrition*. 2001. Vol. 21. P. 23–46.

15. Fatty acid and proximate composition of bee bread / M. Kaplan et al. *Food Technol. Biotechnol.* 2016. Vol. 54, № 4. P. 497–504.

16. Giri S., Dillon M. E. Seasonal and altitudinal variation in fatty acid composition of native bees. *UW NPS Annu. Rep.* 2012. Vol. 35, Is. 1. P. 23–30.

17. Gooley Z. C., Gooley A. C.

(*Basic and Applied Sciences*). 2017. Vol. 18, No 2. P. 41–48.

5. Antibacterial immune competence of honey bees (*Apis mellifera*) is adapted to different life stages and environmental risks / H. Gättschenberger et al. *PLoS One*. 2013. Vol. 8, Is. 6. DOI: 10.1371/journal.pone.0066415.

6. A pollen fatty acid enhances learning and survival in bumblebees / F. Muth et al. *Behavioral Ecology*. 2018. Vol. 29, Is. 6. P. 1371–1379.

7. Arien Y., Dag A., Shafir S. Omega-6:3 ratio more than absolute lipid level in diet affects associative learning in honey bees. *Front. Psychol.* 2018. Vol. 9. P. 1–8.

8. Arrese E. L., Soulaiges J. L. Insect fat body: energy, metabolism, and regulation. *Annu. Rev. Entomol.* 2010. Vol. 55. P. 207–225.

9. Brodschneider R., Craillshheim K. Nutrition and health in honey bees. *Apidologie*. 2010. Vol. 41, Is. 3. P. 278–294.

10. Cohen A. C. Insect diets: science and technology. Boca Raton, Florida, USA : CRC Press, 2004. 324 p.

11. Comparative transcriptome analysis on the synthesis pathway of honey bee (*Apis mellifera*) mandibular gland secretions / Y. Wu et al. *Scientific Reports*. 2017. Vol. 7 (1), 4530. DOI: 10.1038/s41598-017-04879-z.

12. Couture P., Hulbert A. J. Membrane fatty acid composition is related to body mass in mammals. *The Journal of Membrane Biology*. 1995. Vol. 148, Is. 1. P. 27–39.

13. Effect of industry on the content of fatty acids in the tissues of the honey-bee head / V. Y. Vishchur et al. *Ukrainian Journal of Ecology*. 2019. Vol. 9, No 3. P. 174–179.

14. Fat metabolism in insects / L. E. Canavoso et al. *Annual Review of Nutrition*. 2001. Vol. 21. P. 23–46.

15. Fatty acid and proximate composition of bee bread / M. Kaplan et al. *Food Technol. Biotechnol.* 2016. Vol. 54, No 4. P. 497–504.

16. Giri S., Dillon M. E. Seasonal and altitudinal variation in fatty acid composition of native bees. *UW NPS Annu. Rep.* 2012. Vol. 35, Is. 1. P. 23–30.

Temporal variation of fatty acid composition and pesticides in honeybees *Apis mellifera* and beebread. *bioRxiv*. 2019. DOI: <https://doi.org/10.1101/572149>.

18. Honey bees dance faster for pollen that complements colony essential fatty acid deficiency / S. Zarchin et al. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 2017. Vol. 71, Is. 12. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00265-017-2394-1>.

19. Hulbert A. J. Metabolism and longevity: Is there a role for membrane fatty acids? *Integrative and Comparative Biology*. 2010. Vol. 50, Is. 5. P. 808–817.

20. Hulbert A. J., Abbott S. K. Nutritional ecology of essential fatty acids: an evolutionary perspective. *Australian Journal of Zoology*. 2011. Vol. 59, № 6. P. 369–379.

21. Hulbert A. J., Kelly M. A., Abbott S. K. Polyunsaturated fats, membrane lipids and animal longevity. *Journal of Comparative Physiology B: biochemical, systemic, and environmental physiology*. 2014. Vol. 184, Is. 2. P. 149–166.

22. Influence of pollen nutrition on honey bee health: do pollen quality and diversity matter? / G. Di Pasquale et al. *PLoS One*. 2013. Vol. 8, Is. 8. e72016. DOI: [10.1371/journal.pone.0072016](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0072016).

23. Lipid storage and mobilization in insects: current status and future directions / E. L. Arrese et al. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*. 2001. Vol. 31. P. 7–17.

24. Loidl A., Crailsheim K. Free fatty acids digested from pollen and triolein in the honeybee (*Apis mellifera carnica* Pollmann) midgut. *Journal of Comparative Physiology B*. 2001. Vol. 171, Is. 4. P. 313–319.

25. Manning R. Artificial feeding of honeybees based on an understanding of nutritional principles. *Animal Production Science*. 2016. Vol. 58, № 4. P. 689–703.

26. Nutritional aspects of honey bee-collected pollen and constraints on colony development in the eastern Mediterranean / D. Avni et al. *Journal of Insect Physiology*. 2014. Vol. 69. P. 65–73.

27. Nutritional effect of alpha-linolenic acid on honey bee colony development (*Apis mellifera* L.) / L. Ma et al. *Journal of*

17. Gooley Z. C., Gooley A. C. Temporal variation of fatty acid composition and pesticides in honeybees *Apis mellifera* and beebread. *bioRxiv*. 2019. DOI: <https://doi.org/10.1101/572149>.

18. Honey bees dance faster for pollen that complements colony essential fatty acid deficiency / S. Zarchin et al. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 2017. Vol. 71, Is. 12. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00265-017-2394-1>.

19. Hulbert A. J. Metabolism and longevity: Is there a role for membrane fatty acids? *Integrative and Comparative Biology*. 2010. Vol. 50, Is. 5. P. 808–817.

20. Hulbert A. J., Abbott S. K. Nutritional ecology of essential fatty acids: an evolutionary perspective. *Australian Journal of Zoology*. 2011. Vol. 59, No 6. P. 369–379.

21. Hulbert A. J., Kelly M. A., Abbott S. K. Polyunsaturated fats, membrane lipids and animal longevity. *Journal of Comparative Physiology B: biochemical, systemic, and environmental physiology*. 2014. Vol. 184, Is. 2. P. 149–166.

22. Influence of pollen nutrition on honey bee health: do pollen quality and diversity matter? / G. Di Pasquale et al. *PLoS One*. 2013. Vol. 8, Is. 8. e72016. DOI: [10.1371/journal.pone.0072016](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0072016).

23. Lipid storage and mobilization in insects: current status and future directions / E. L. Arrese et al. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*. 2001. Vol. 31. P. 7–17.

24. Loidl A., Crailsheim K. Free fatty acids digested from pollen and triolein in the honeybee (*Apis mellifera carnica* Pollmann) midgut. *Journal of Comparative Physiology B*. 2001. Vol. 171, Is. 4. P. 313–319.

25. Manning R. Artificial feeding of honeybees based on an understanding of nutritional principles. *Animal Production Science*. 2016. Vol. 58, No 4. P. 689–703.

26. Nutritional aspects of honey bee-collected pollen and constraints on colony development in the eastern Mediterranean / D. Avni et al. *Journal of Insect Physiology*. 2014. Vol. 69. P. 65–73.

27. Nutritional effect of alpha-linolenic acid on honey bee colony development (*Apis*

*Apicultural Science*. 2015. Vol. 59, № 2. P. 63–72.

28. Omega-3 deficiency impairs honey bee learning / Y. Arien et al. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2015. Vol. 112, № 51. P. 15761–15766.

29. Rabiee F., Modaresi M., Gheisari A. The effect to various oleic acid levels on reproductive parameters in queen bee. *Der Pharmacia Lettre*. 2015. Vol. 7, Is. 12. P. 326–331.

30. Standard methods for *Apis mellifera* beeswax research / L. Svečnjak et al. *Journal of Apicultural Research*. 2019. Vol. 58, Is. 2. P. 1–108.

31. Ziegler R., van Antwerpen R. Lipid uptake by insect oocytes. *Insect Biochem. Mol. Biol.* 2006. Vol. 36, Is. 4. P. 264–272.

*mellifera* L.) / L. Ma et al. *Journal of Apicultural Science*. 2015. Vol. 59, No 2. P. 63–72.

28. Omega-3 deficiency impairs honey bee learning / Y. Arien et al. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2015. Vol. 112, No 51. P. 15761–15766.

29. Rabiee F., Modaresi M., Gheisari A. The effect to various oleic acid levels on reproductive parameters in queen bee. *Der Pharmacia Lettre*. 2015. Vol. 7, Is. 12. P. 326–331.

30. Standard methods for *Apis mellifera* beeswax research / L. Svečnjak et al. *Journal of Apicultural Research*. 2019. Vol. 58, Is. 2. P. 1–108.

31. Ziegler R., van Antwerpen R. Lipid uptake by insect oocytes. *Insect Biochem. Mol. Biol.* 2006. Vol. 36, Is. 4. P. 264–272.

Отримано 03.06.2020