

Черник М.И., кандидат ветеринарных наук, доцент¹
Звягинцев В.Б., кандидат биологических наук, доцент¹
Ивашенко Л.О., магистр биологических наук¹
Насонов И.В., доктор ветеринарных наук, профессор²
Гуринович О.Л., магистр биологических наук²

¹УО «Белорусский государственный технологический университет», г. Минск, Республика Беларусь

²РУП «Институт экспериментальной ветеринарии им. С.Н. Вышеселеского», г. Минск, Республика Беларусь

ИСТОРИЯ ОТКРЫТИЯ И ТАКСОНОМИЧЕСКОЙ ИДЕНТИФИКАЦИИ *PAENIBACILLUS LARVAE* – ВОЗБУДИТЕЛЯ АМЕРИКАНСКОГО ГНИЛЬЦА ПЧЁЛ

Резюме

Американский гнилец является одним из наиболее опасных бактериальных заболеваний медоносных пчёл (*Apis mellifera*), вызывающих значительные экономические потери в пчеловодстве по всему миру. Несмотря на то, что клинические проявления заболевания были известны пчеловодам ещё в античные времена, его микробная природа оставалась неясной до конца XIX века. В данной статье представлено историко-научное исследование этапов открытия возбудителя американского гнильца и его таксономической идентификации. Показано, что формирование современного представления о возбудителе американского гнильца пчёл являлось длительным и многоэтапным процессом, включавшим эмпирические наблюдения, методологические ограничения ранней микробиологии и последующий пересмотр систематики на основе молекулярно-генетических данных.

Ключевые слова: *Paenibacillus larvae*, американский гнилец, *Apis mellifera*, история микробиологии, бактерий.

Summary

American foulbrood is one of the most devastating bacterial diseases of honeybees (*Apis mellifera*), causing significant economic losses in beekeeping worldwide. Although the clinical manifestations of the disease were known to beekeepers as early as antiquity, its microbial nature remained unclear until the late 19th century. This article presents a historical and scientific study of the stages of discovery of the causative agent of American foulbrood and its taxonomic identification. It demonstrates that the development of the modern understanding of the causative agent of American foulbrood was a lengthy and multi-stage process, including empirical observations, methodological limitations of early microbiology and the subsequent revision of taxonomy based on molecular genetic data.

Keywords: *Paenibacillus larvae*, American foulbrood, *Apis mellifera*, history of microbiology, bacterial taxonomy.

Поступила в редакцию 26.02.2026 г.

ВВЕДЕНИЕ

Медоносные пчёлы (*Apis mellifera*) играют ключевую роль в поддержании биоразнообразия и функционировании агроэкосистем, обеспечивая опыление значительной части сельскохозяйственных культур и производство продуктов пчеловодства. Снижение численности пчелиных семей вследствие заболеваний представляет серьёзную угрозу устойчивому развитию сельского хозяйства и рассматривается как один из факторов риска утраты биоразнообразия и глобальной продовольственной безопасности [18, 19].

Среди инфекционных заболеваний пчёл американский гнилец, вызываемый

возбудителем *Paenibacillus larvae*, занимает особое место как высококонтагиозная и трудноискоренимая бактериальная болезнь расплода, способная привести к полной гибели пчелиной семьи и требующая строгих карантинных мер [1, 2, 33, 34]. Заболевание характеризуется поражением личинок, куколок и образованием большого количества высокоустойчивых эндоспор, сохраняющихся во внешней среде десятилетиями [33, 34].

Несмотря на современный уровень знаний, формирование научных представлений об этиологии американского гнильца происходило поэтапно и отражало смену методологических подходов в микроби-

ологии и ветеринарной науке. На докоховском этапе заболевание расплода пчёл интерпретировалось в рамках господствующих философских и медицинских концепций – от миазматических теорий до представлений об «ослаблении семьи» и неблагоприятных условиях содержания – без выделения специфического этиологического агента. С развитием микроскопии и бактериологии в конце XIX века были предприняты первые попытки связать заболевание с конкретными бактериальными формами на основе преимущественно морфологических критериев, что нередко приводило к противоречивым и ошибочным выводам. Экспериментально-этиологический этап, реализованный в начале XX века с применением постулатов Коха, позволил доказать причинную роль спорообразующей бактерии *Bacillus larvae* и сформировать инфекционную модель американского гнильца. На последующем этапе классической фенотипической систематики возбудитель был закреплён в составе рода *Bacillus*, однако внедрение молекулярно-филогенетических методов в конце XX века выявило филогенетическую неоднородность данного таксона и обосновало перенос *Bacillus larvae* в род *Paenibacillus*. Современный этап исследований характеризуется полифазным подходом, уточнением внутривидовой структуры *Paenibacillus larvae* и использованием таксономических данных при разработке молекулярных методов диагностики и эпизоотологического надзора за американским гнильцом.

Целью данной работы является подробное изложение истории открытия возбудителя американского гнильца пчел, анализ эволюции научных представлений о его природе и освещение ключевых этапов таксономической переклассификации возбудителя американского гнильца *Paenibacillus larvae*.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Работа выполнена в формате историко-научного и аналитического обзора, направленного на комплексное осмысление эволюции представлений о бактериальных заболеваниях пчёл и их таксономической интерпретации в контексте развития смежных областей знания. Исследование носит междисциплинарный характер и основано на интеграции подходов микробиологии,

эпизоотологии, апидологии, молекулярной биологии и систематики прокариот.

В качестве материалов были использованы оригинальные научные публикации XIX–XXI веков, отражающие различные этапы формирования научных концепций в области ветеринарной микробиологии и апидологии, а также современные исследования, посвящённые молекулярно-генетическим и филогенетическим аспектам классификации возбудителей болезней пчёл. Дополнительно использовались монографии, обзорные работы и нормативные документы, регламентирующие принципы бактериальной систематики и номенклатуры.

Методологическую основу исследования составили методы ретроспективного анализа первоисточников и сравнительного анализа таксономических концепций, направленные на выявление взаимосвязи между развитием диагностических, эпизоотологических и классификационных подходов. В работе использован междисциплинарный синтез данных микробиологии, эпизоотологии и молекулярной систематики, что позволило сопоставить фенотипические, патогенетические и филогенетические критерии, применявшиеся на различных этапах развития научного знания. Анализ научной литературы проводился с учётом исторического и научного контекста, а также влияния внедрения молекулярно-генетических методов на пересмотр традиционных таксономических схем и этиологических представлений.

Номенклатура микроорганизмов приведена в соответствии с требованиями Международного кодекса номенклатуры прокариот с учётом актуальных таксономических ревизий и валидированных названий [24].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Американский гнилец (лат. *Histoly-sis infectiosa perniciosa larvae*, англ. *American foulbrood*, AFB; синонимы «устар.»: злокачественный гнилец, бранденбургский гнилец, печатный гнилец) [6, 9] является одним из наиболее опасных инфекционных заболеваний медоносной пчелы (*Apis mellifera*), известных человечеству на протяжении многих веков. Несмотря на древность наблюдений, понимание истинной этиологии данного заболевания стало воз-

можным лишь с развитием микробиологии в конце XIX – начале XX века [19, 30].

Заболевание, поражающее расплод пчёл, было известно с глубокой древности. Пчеловоды разных эпох описывали сходные клинические признаки: массовую гибель личинок, характерный гнилостный запах, а также образование тёмной вязкой массы в ячейках сотов. Однако причины этих явлений на протяжении столетий оставались неизвестными и объяснялись в рамках господствующих в то время представлений о природе болезней – от «дурных миазмов» и неблагоприятных условий содержания до мистических и религиозных интерпретаций [26].

История борьбы с болезнями пчёл, в частности с американским гнильцом, начинается задолго до появления микроскопии и научной диагностики. Древние пчеловоды, основываясь исключительно на эмпирических наблюдениях, отмечали, что благополучие пчелиных семей может внезапно нарушаться эпизоотиями, приводящими к их полному вымиранию.

Заболевания расплода были известны с глубокой древности, и многие описания, дошедшие до наших дней, с удивительной точностью соответствуют современному клиническому представлению об американском гнильце, хотя его возбудитель, разумеется, не мог быть идентифицирован. К числу характерных признаков относили:

- гибель личинок, в том числе под запечатанными крышечками;
- специфический гнилостный, кислый запах, позднее описываемый как «запах столярного клея»;
- потемнение и разжижение тканей личинок с образованием тягучей слизистой массы;
- формирование плотных высохших остатков («корочек») на дне ячеек;
- постепенное ослабление и гибель пчелиных семей [13, 18, 27].

Первые письменные упоминания о болезнях пчёл встречаются у античных авторов. Аристотель (IV в. до н. э.) в трактате «*Historia animalium*» отмечал случаи гибели пчёл и расплода, связывая их с холодом, голодом и «вредными испарениями» [11]. Хотя описания не позволяют однозначно идентифицировать американский гнилец, они свидетельствуют о существовании се-

рьёзных заболеваний расплода уже в античности (рисунок 1).

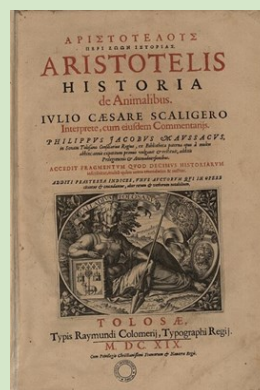


Рисунок 1 – Трактат «*Historia animalium*» Аристотеля

Публий Вергилий Марон (I в. до н. э.) в IV книге «*Георгик*» художественно, но весьма точно описывает эпизоотию, поражающую пчелиные семьи, сопровождающуюся гибелью расплода и коллапсом колонии (рисунок 2). Особого внимания заслуживают его рекомендации по уничтожению поражённых ульев путём сжигания, что удивительным образом совпадает с современными карантинными мерами при американском гнильце [29].

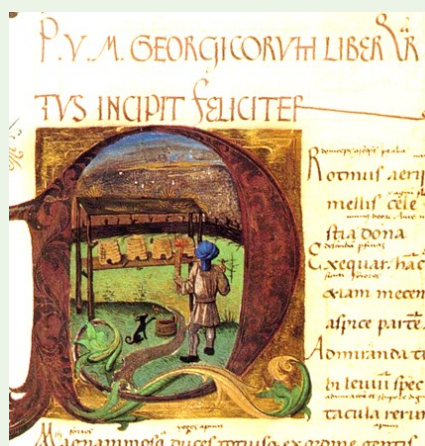


Рисунок 2 – Фрагмент IV книги «*Георгик*» Вергилия

Римский писатель и агроном Колумелла (I в. н. э.) в труде «*De re rustica*», Liber IX «*Aribus*», или «Как следует наблюдать и содержать пчёл», также упоминал увядание личинок и предлагал санитарные меры, включая очистку ульев и их перенос на «здоровые пастбища» [16]. Плиний Старший в «*Naturalis historia*» обобщил знания своих предшественников, не выходя, однако, за рамки натурфилософских представлений [25].

В эпоху Возрождения и раннего Нового времени интерес к пчеловодству возрос. В 1609 г. Чарльз Батлер опубликовал труд «The Feminine Monarchie, or the History of Bees» («Женская монархия, или история пчел»), в котором подробно описал состояние, обозначенное как «foul brood», с характерным зловонным запахом и гибелью личинок. Несмотря на отсутствие понимания этиологии, Батлер рекомендовал санитарные меры, включая удаление поражённых сотов и уничтожение больных семей [14].

Описания гнильцовых заболеваний расплода, представленные в трудах пчеловодов XVIII–XIX вв. [5, 7, 8], свидетельствуют о достаточно высоком уровне клинических и эпизоотологических наблюдений в домикробиологический период. Авторы того времени подробно фиксировали внешние проявления болезни, особенности её течения, сезонную приуроченность, а также пути распространения между пчелиными семьями, включая перенос заражённого мёда и роль пчёл-воровок. Вместе с тем интерпретация причин заболевания основывалась преимущественно на представлениях о разложении органических веществ, брожении и «закваске», что не позволяло выявить истинную этиологию процесса.

Таким образом, до формирования микробной теории болезней пчеловоды могли достаточно точно описывать клиническую картину гнильца и его хозяйственно значимые последствия, однако не располагали знаниями о специфическом инфекционном агенте. В этот период заболевание было известно под названиями «чёрная гниль», «гнилец расплода» и других терминов, отражавших преимущественно морфологические и органолептические признаки поражения, тогда как его инфекционная природа и роль конкретного возбудителя оставались неизвестными [17].

Ситуация изменилась с развитием микроскопии и работами Л. Пастера и Р. Коха, заложивших основы бактериологии. В 1877 г. У. Хилл описал нитевидные структуры в погибших личинках, но не смог установить их природу [22]. В 1885 г. Ф.Р. Чешир и У.У. Чейн описали бактерию *Bacillus alvei*, ошибочно считая её возбудителем гнильца [15]. Позднее было установ-

лено, что данный микроорганизм является вторичным агентом и чаще ассоциирован с европейским гнильцом.

Одним из первых отечественных исследователей, подошедших к изучению гнильцовых заболеваний пчёл с позиций систематического наблюдения и практической ветеринарной логики, был Пётр Иванович Прокопович (1775–1850) – выдающийся русский пчеловод-практик и основоположник рационального рамочного пчеловодства. В своей работе «О гнильце пчёл», опубликованной в 1827 г., Прокопович впервые в отечественной литературе последовательно и аргументированно обосновал заразную природу гнильца, что стало принципиально новым подходом для первой трети XIX века, когда в пчеловодстве преобладали миазматические и так называемые «конституциональные» представления о происхождении болезней пчёл [7].

На основании многолетних наблюдений за состоянием пасек и анализа повторяющихся случаев заболевания Прокопович показал, что гнилец распространяется не стихийно, а закономерно – при переносе заражённых сотов, мёда и пчёл из больных семей в здоровые. Им было установлено, что пересадка пчёл из поражённого улья в чистый, предварительно подготовленный улей с новыми сотами приводила к прекращению заболевания, тогда как сохранение старых сотов почти неизбежно вызывало рецидив гнильца. Эти наблюдения позволили Прокоповичу сделать ключевое для своего времени заключение о существовании специфического заразного начала, сохраняющегося в материалах улья, прежде всего в сотах и мёде.

Особое значение имеет предложенный Прокоповичем санитарно-профилактический приём борьбы с гнильцом, заключающийся в пересадке пчелиной семьи с обязательным уничтожением (сжиганием) поражённых сотов и тщательной очисткой ульев. По своей сути данный метод полностью соответствует современным принципам эпизоотологического контроля бактериальных инфекций, включающим разрыв путей передачи возбудителя, устранение источника инфекции и проведение профилактических санитарных мероприятий. Таким образом, задолго до формулировки

микробной теории болезней и постулатов Коха Прокопович интуитивно пришёл к мерам, которые в настоящее время считаются базовыми в борьбе с американским гнильцом.

Следует отметить, что работы П.И. Прокоповича не содержали микробиологической идентификации возбудителя, что было объективно невозможно в докоховский период. Однако их научная ценность заключается в раннем признании инфекционной природы заболевания, чётком разграничении причин его возникновения и разработке практических методов локализации и профилактики.

Существует обоснованная научно-историческая гипотеза, согласно которой Пётр Иванович Прокопович разработал и внедрил рамочный улей не только как технологическое усовершенствование пчеловодства, но прежде всего как инструмент для регулярного и контролируемого осмотра состояния расплода и санитарного состояния пчелиной семьи. В начале XIX века традиционные неразборные ульи (колоды, дуплянки, сапетки) не позволяли проводить визуальную диагностику расплода без разрушения гнезда, что существенно затрудняло раннее выявление заболеваний, в том числе гнильцовых поражений.

В своих трудах Прокопович подчёркивал важность наблюдения за развитием расплода, его окраской, целостностью ячеек и поведением пчёл, рассматривая эти признаки как ключевые индикаторы физиологического и санитарного состояния семьи. В этой связи рамочный улей следует рассматривать не только как средство повышения продуктивности пчеловодства, но и как раннюю форму биотехнического и ветеринарно-профилактического контроля. Возможность извлечения отдельных рамок без разрушения гнезда создавала условия для систематического осмотра расплода, своевременного выявления патологических изменений и принятия адекватных мер по их локализации.

Таким образом, гипотеза о том, что изобретение рамочного улья было во многом обусловлено стремлением Прокоповича к контролю физиологического и санитарного состояния пчелиной семьи, представляется логически и исторически обоснованной и согласуется с его представлени-

ями о пчеловодстве как о рациональной, наблюдаемой и управляемой системе, что значительно опередило своё время. В этом контексте вклад П.И. Прокоповича следует рассматривать как один из первых этапов формирования отечественной эпизоотологии болезней пчёл и важную веху в истории изучения и профилактики американского гнильца.

Значительный вклад в практическое осмысление болезни внёс Н.Н. Сербинов, чьи труды конца XIX – начала XX века были ориентированы на широкое сообщество пчеловодов [8]. Сербинов рассматривал гнилец как заразное заболевание расплода, подчёркивал роль повторного использования сотов и улёв в его распространении и настаивал на строгом соблюдении санитарных мер. Его работы сыграли важную роль в популяризации представлений о гнильце как инфекционной болезни и подготовили практическую основу для внедрения в пчеловодство научных рекомендаций.

В начале XX века вопросы инфекционных болезней пчёл получили развитие в трудах И.И. Логинова, автора систематических руководств по санитарии пасек. Логинов обобщил практический опыт борьбы с гнильцом, уделяя особое внимание профилактике, изоляции неблагополучных семей и дезинфекции пчеловодного инвентаря. Его работы способствовали стандартизации санитарных мероприятий и формированию эпизоотологического подхода к болезням пчёл в дореволюционной России [4].

К числу отечественных ветеринарных специалистов, рассматривавших гнилец в контексте инфекционной патологии животных, относится П.Н. Горбачёв. В своих публикациях он анализировал гнилец как эпизоотию, подчёркивая необходимость государственного контроля, надзора за пасаками и просветительской работы среди пчеловодов [2]. Такой подход отражал сближение пчеловодства с ветеринарной наукой и подготовил почву для последующего включения американского гнильца в перечень карантинных болезней.

Особое место в истории изучения гнильцовых заболеваний принадлежит В.С. Якубовскому, автору фундаменталь-

ных работ начала XX века, посвящённых гнильцу и нозематозу пчёл [10]. Он систематизировал клинические признаки заболевания, пути его распространения и меры борьбы, опираясь на достижения микробиологии и эпизоотологии того времени. Его труды не только обобщили и адаптировали для отечественной науки накопленные к началу XX века представления о гнильцовых заболеваниях пчёл, но и органично вписались в общий контекст формирования международной концепции инфекционной природы американского гнильца (рисунок 3).



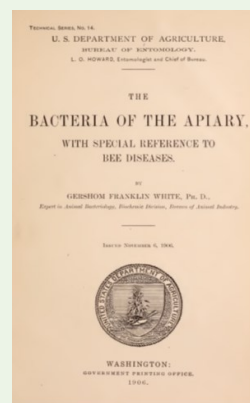
**Рисунок 3 – Титульный лист
раритетного издания В.С. Якубовского
«Новые исследования по болезням
пчёл – нозематозу и гнильцу» (1925)**

Формирование современного научного представления об американском гнильце пчёл стало результатом последовательных и взаимодополняющих исследований Э. Цандера и Г.Ф. Уайта, каждый из которых внёс принципиально важный вклад на своём этапе развития ветеринарной микробиологии и эпизоотологии [31, 32, 34].

Ранний фундамент был заложен работами Эриха Цандера, который в конце XIX – начале XX века одним из первых систематически исследовал гнильцовые заболевания пчёл с использованием микроскопических и экспериментально-биологических методов. Цандер показал, что американский гнилец имеет бактериальную природу, выявил характерные палочковидные микроорганизмы в поражённом расплоде и указал на их спорообразование, что объясняло исключительную устойчи-

вость болезни во внешней среде. Хотя он ещё не смог в полной мере реализовать требования постулатов Коха, его работы стали решающим шагом от описательной патологии к экспериментальной этиологии гнильца и позволили отделить американский гнилец от других форм заболеваний расплода [34].

Окончательный прорыв был достигнут благодаря исследованиям Герберта Франклина Уайта (рисунок 4). В 1904–1907 гг. Уайт впервые строго применил постулаты Коха и экспериментально доказал, что единственным возбудителем американского гнильца является спорообразующая бактерия *Bacillus larvae* [30, 31, 32]. Он не только подтвердил выводы Цандера о бактериальной природе заболевания, но и придал им окончательную доказательную форму, устранив существовавшие ранее сомнения и альтернативные гипотезы. Кроме того, Уайт чётко разграничил американский и европейский гнилец как самостоятельные нозологические единицы и подробно описал эпизоотологическое значение спор, объяснив хроническое течение и склонность болезни к повторным вспышкам [19, 32].



**Рисунок 4 – Титульный лист работы
Г.Ф. Уайта «The Bacteria of the Apiary,
with Special Reference
to Bee Diseases» (USDA, 1906)**

Таким образом, вклад Цандера и Уайта следует рассматривать как единый научный континуум – от первичного распознавания бактериальной и заразной природы американского гнильца до её строгого экспериментального доказательства. Работы этих исследователей заложили фундаментальные основы современной диа-

гностики, профилактики и санитарного контроля заболевания, а также стали краеугольным камнем формирования эпизоотологии и микробиологии болезней пчёл [19, 31, 32, 33, 34].

Экспериментальные выводы Уайта получили широкое подтверждение в последующих исследованиях и на десятилетия определили направление изучения американского гнильца как самостоятельной нозологической формы. Его работы до настоящего времени рассматриваются как классический пример методологической строгости в ветеринарной микробиологии, а последующая таксономическая переклассификация возбудителя из рода *Bacillus* в род *Paenibacillus* отражает эволюцию научных представлений и развитие методов биологической систематики [12, 20].

В советский период развитие учения о болезнях пчёл было связано с именами А.М. Смирнова и В.И. Полтева. Их исследования были направлены на внедрение ветеринарно-санитарных норм, разработку инструкций по диагностике и ликвидации очагов американского гнильца, а также интеграцию пчеловодства в общую систему ветеринарного надзора сельскохозяйственных животных. Работы данного периода характеризуются переходом от описательных подходов к системной эпизоотологической модели [9, 6].

Завершающим этапом формирования отечественной школы ветеринарной апидалогии стало создание фундаментальных справочных и учебных изданий во второй половине XX века. Особое место здесь занимают труды О.Ф. Грובה, выполненные в соавторстве с А.М. Смирновым и другими исследователями, представляющие собой комплексную систематизацию инфекционных, инвазионных и различных болезней пчёл. Эти работы до настоящего времени сохраняют методологическое значение и используются в образовательной и практической ветеринарной деятельности [3, 9].

Одновременно с обобщением клинических и эпизоотологических данных в апидапатологии происходило развитие и уточнение микробиологической систематики возбудителей болезней пчёл, что обусловило необходимость критического анализа их таксономического положения.

Возбудитель американского гнильца медоносных пчёл в начале XX века был отнесён к виду *Bacillus larvae* на основании совокупности морфологических, культуральных и физиолого-биохимических признаков, типичных для грамположительных спорообразующих бактерий [30]. В рамках микробиологической систематики того периода такая классификация рассматривалась как обоснованная. Однако позднее было установлено, что род *Bacillus* является таксономически неоднородным и объединяет филогенетически разнородные группы микроорганизмов [28]. Дополнительные трудности в классификации возникли после описания близкородственного патогена расплода пчёл – *Bacillus pulvifaciens*, вызывавшего сходные клинические проявления заболевания. В различные периоды оба таксона рассматривались либо как самостоятельные виды, либо как варианты одного вида, что указывало на нестабильность существующей таксономической схемы и ограниченность морфологических критериев идентификации [28, 30].

Принципиальный пересмотр систематического положения *B. larvae* стал возможен с внедрением молекулярно-генетических методов, прежде всего анализа последовательностей гена 16S рРНК. Филогенетические исследования показали, что ряд видов, ранее включённых в род *Bacillus*, образуют самостоятельную эволюционную линию, филогенетически удалённую от типового вида *Bacillus subtilis* [12].

Ключевым этапом в таксономической ревизии стало исследование С. Ash, F.G. Priest и M.D. Collins, в котором на основе сравнительного анализа 16S рРНК было предложено выделить новый род – *Paenibacillus* (от лат. *paene* – почти, приблизительно), отражающий близость, но не тождественность данной группы роду *Bacillus* [12]. Несмотря на морфологическое сходство (грамположительные палочковидные спорообразующие бактерии), представители нового рода существенно отличались от истинных бацилл на генетическом уровне. В рамках данной ревизии *Bacillus larvae* был перенесён в новый род и получил валидное название *Paenibacillus larvae*.

В результате этой переклассификации *Bacillus pulvifaciens* также был отнесён к роду *Paenibacillus* и первоначально рассматривался как самостоятельный вид. Позднее на основе полифазного таксономического анализа, включавшего фенотипические характеристики, электрофоретический анализ белков и генетическое типирование, *P. pulvifaciens* был понижен в ранге до подвида – *Paenibacillus larvae* subsp. *Pulvifaciens* [21]. Наряду с ним был выделен подвида *Paenibacillus larvae* subsp. *larvae*, ассоциированный с классическим течением американского гнильца.

Однако дальнейшие комплексные исследования показали, что различия между подвидами формами носят ограниченный характер. В работе Е. Genersch были применены методы ERIC-PCR, PFGE, секвенирование гена 16S рРНК, а также биологические тесты на личинках медоносных пчёл [20]. Полученные результаты продемонстрировали отсутствие стабильных генетических, фенотипических и патогенных признаков, которые могли бы обоснованно поддерживать подвиговое деление.

На основании этих данных было предложено отказаться от подвиговой классификации и рассматривать все изоляты в рамках единого вида – *Paenibacillus larvae* без подразделения на подвиды, что в настоящее время признано международным научным сообществом и закреплено в современной бактериальной номенклатуре и международных диагностических стандартах [20, 23].

Таким образом, таксономическая переклассификация *Bacillus larvae* и формирование рода *Paenibacillus* стали ключевыми этапами в истории изучения возбудителя американского гнильца. Эти изменения обеспечили филогенетически обоснованную номенклатуру и заложили основу для развития современных методов диагностики, молекулярной эпизоотологии и изучения патогенности *Paenibacillus larvae*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

История открытия *Paenibacillus larvae* представляет собой наглядный пример того, как развитие научной методологии и технологический прогресс позволили перейти от эмпирических догадок к строгому пониманию природы возбудителя инфекционного заболевания. Путь от ранних, нередко ошибочных идентификаций патогена к его окончательному распознаванию и последующей таксономической ревизии подчёркивает ключевую роль последовательного накопления и пересмотра научных знаний в формировании эффективных стратегий борьбы с болезнями, угрожающими медоносным пчёлам.

Фундаментальное значение в этом процессе имели исследования Э. Цандера и Г.Ф. Уайта, которые заложили экспериментальные основы учения об американском гнильце и впервые убедительно связали заболевание с конкретным бактериальным агентом. Их работы стали краеугольным камнем в понимании этиологии американского гнильца и сформировали научную базу для последующих исследований. Развитие молекулярно-генетических методов в конце XX – начале XXI века позволило существенно уточнить таксономическое положение возбудителя и глубже раскрыть особенности его биологии и патогенности.

Несмотря на более чем вековую историю изучения, *Paenibacillus larvae* остаётся высокоспециализированным и чрезвычайно опасным патогеном пчёл, а американский гнилец – одной из наиболее серьёзных угроз мировому пчеловодству. В связи с этим перспективные исследования должны быть направлены на углублённое изучение молекулярных механизмов патогенности возбудителя, разработку новых экологически безопасных методов контроля, включая биологические препараты и фаготерапию, а также на совершенствование систем мониторинга и ранней диагностики, направленных на защиту медоносных пчёл как ключевых опылителей агро- и экосистем.

СПИСОК ЦИТИРОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Брюхоненко, А. П. Основы ветеринарной апиопатологии / А. П. Брюхоненко. – М. : Колос, 1962. – 214 с.
2. Горбачёв, П. Н. Инфекционные болезни пчёл и их предупреждение / П. Н. Горбачёв. – Петроград : Госиздат, 1915. – 132 с.
3. Гробов, О. Ф. Болезни пчёл: учеб. пособие для ветеринарных врачей / О. Ф. Гробов. – М. : Агропромиздат, 1987. – 240 с.

4. Логинов, И. И. Болезни пчёл и санитария пчел: практическое руководство / И. И. Логинов. – М. : Сельхозгиз, 1911. – 148 с.
5. Покорский-Жоравко, А. И. Пчелы: о том, как они живут, как их размножать и как от них получить пользу: нар. руководство / А. И. Покорский-Жоравко. – СПб. : Тип. В. Безобразова и К°, 1868. – 320 с.
6. Полтев, В. И. Болезни пчёл и основы санитарии пчел / В. И. Полтев. – М. : Колос, 1936. – 204 с.
7. Прокопович, П. И. О гнильце пчёл / П. И. Прокопович // Труды Императорского Вольного экономического общества. – 1827. – Ч. 24. – С. 112–134.
8. Сербинов, И. А. Болезни пчёл и меры борьбы с ними / И. А. Сербинов. – СПб. : Типография Министрства земледелия, 1898. – 176 с.
9. Смирнов, А. М. Болезни пчёл / А. М. Смирнов. – М. : Сельхозгиз, 1957. – 256 с.
10. Якубовский, В. С. Гнильцы пчёл и нозематоз: клиника, эпизоотология и меры борьбы / В. С. Якубовский. – М. : Новая деревня, 1920. – 96 с.
11. Aristotle. *Historia Animalium* / Aristotle. – Oxford : Clarendon Press, 1910. – 404 p.
12. Ash, C. Molecular identification of rRNA group 3 bacilli and proposal for the creation of the genus *Paenibacillus* / C. Ash, F. G. Priest, M. D. Collins // *Antonie van Leeuwenhoek*. – 1993. – Vol. 64, № 3–4. – P. 253–260. – DOI: 10.1007/BF00873085.
13. Bailey, L. *Honey Bee Pathology* / L. Bailey, B. V. Ball. – London : Academic Press, 1991. – 193 p.
14. Butler, C. *The Feminine Monarchie, or the History of Bees* / C. Butler. – London : Printed by John Haviland, 1609. – 163 p.
15. Cheshire, F. R. The bacterial origin of foul brood / F. R. Cheshire, W. W. Cheyne // *Journal of the Royal Microscopical Society*. – 1885. – Vol. 5. – P. 581–601.
16. Columella, L. J. M. *De re rustica* / L. J. M. Columella. – London : William Heinemann, 1941. – 560 p.
17. Crane, E. *A Short History of Knowledge about Honey Bees* / E. Crane. – Cardiff : International Bee Research Association, 1983. – 190 p.
18. Ellis, J. D. The worldwide health status of honey bees / J. D. Ellis, P. A. Munn // *Bee World*. – 2005. – Vol. 86, № 4. – P. 88–101.
19. Genersch, E. American foulbrood in honeybees and its causative agent *Paenibacillus larvae* / E. Genersch // *Journal of Invertebrate Pathology*. – 2010. – Vol. 103, Suppl. 1. – P. 10–19.
20. Genersch E. Reclassification of *Paenibacillus larvae* subspecies as *Paenibacillus larvae* without subspecies differentiation / E. Genersch, E. Forsgren, J. Pentikäinen [et al.] // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. – 2006. – Vol. 56, № 3. – P. 501–511. – DOI: 10.1099/ijss.0.63928-0.
21. Heyndrickx, M. Reclassification of *Paenibacillus* (formerly *Bacillus*) *pulvificiens* as a subspecies of *Paenibacillus larvae* / M. Heyndrickx, K. Vandemeulebroecke, B. Hoste [et al.] // *International Journal of Systematic Bacteriology*. – 1996. – Vol. 46, № 1. – P. 270–279. – DOI: 10.1099/00207713-46-1-270.
22. Hill, W. Observations on bee diseases / W. Hill // *Journal of the Royal Agricultural Society*. – 1877. – Vol. 13. – P. 245–261.
23. *Manual of Diagnostic Tests and Vaccines for Terrestrial Animals. Chapter 3.2.2. American foulbrood of honey bees (Paenibacillus larvae)*. – Paris : World Organisation for Animal Health, 2023. – URL: <https://www.woah.org> (дата обращения: 09.02.2026).
24. Parker, C. T. International Code of Nomenclature of Prokaryotes (2008 Revision) / C. T. Parker, B. J. Tindall, G. M. Garrity // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. – 2019. – Vol. 69, № 1 A. – P. S1–S111. – DOI: 10.1099/ijsem.0.000778.
25. Pliny the Elder. *Naturalis Historia*. – Cambridge : Harvard University Press, 1938. – Vol. 2. – 512 p.
26. Porter, R. *The Greatest Benefit to Mankind: A Medical History of Humanity* / R. Porter. – London : Harper Collins, 1997. – 831 p.
27. Ratnieks, F. L. W. Clarity on honey bee collapse? / F. L. W. Ratnieks, N. L. Carreck // *Science*. – 2010. – Vol. 327. – P. 152–153.
28. Skerman, V. B. D. Approved lists of bacterial names / V. B. D. Skerman, V. McGowan, P. H. A. Sneath // *International Journal of Systematic Bacteriology*. – 1980. – Vol. 30, № 1. – P. 225–420. – DOI: 10.1099/00207713-30-1-225.
29. Virgil. *Georgics. Book IV* / Virgil. – Cambridge : Harvard University Press, 1916. – 92 p.
30. White, G. F. *The bacteria of the apiary, with special reference to bee diseases* / G. F. White. – Washington : U.S. Department of Agriculture, 1906. – 50 p.
31. White, G. F. The cause of American foulbrood / G. F. White // *U.S. Department of Agriculture. Bureau of Entomology Bulletin*. – 1906. – № 55. – 22 p.
32. White, G. F. The production of American foulbrood / G. F. White // *U.S. Department of Agriculture Bulletin*. – 1907. – № 68. – 31 p.
33. Zander, E. *Krankheiten und Schädlinge der Honigbiene* / E. Zander. – Leipzig : Verlag von Theodor Steinkopff, 1909. – 312 p.
34. Zander, E. Tierische Parasiten als Krankheitserreger bei der Honigbiene / E. Zander // *Zeitschrift für angewandte Entomologie*. – 1905. – Bd. 1. – P. 1–38.