УЧЕБНИКИ ДЛЯ ТЕХНИКУМОВ

ЗООТЕХНИЯ

В.И.ЛЕБЕДЕВ, Н.Г.БИЛАШ

БИОЛОГИЯ МЕДОНОСНОЙ ПЧЕЛЫ

УЧЕБНИКИ И УЧЕБНЫЕ ПОСОБИЯ
ДЛЯ УЧАЩИХСЯ ТЕХНИКУМОВ

В. И. ЛЕБЕДЕВ, Н. Г. БИЛАШ

БИОЛОГИЯ МЕДОНОСНОЙ ПЧЕЛЫ

Допущено Главным управлением высших учебных заведений при Государственной комиссии Совета Министров СССР по продовольствию и закупкам в качестве учебника для учащихся средних специальных учебных заведений по специальности „Пчеловодство"

МОСКВА ВО „АГРОПРОМИЗДАТ" 1991

ББК 46.91–2
Л33
УДК 639.12(075.3)

Редактор *Е. В. Мухортова*

Рецензенты: *Э. А. Харитонова* – преподаватель ВЗСХТ (Загорск),
Н. Н. Гранкин – доцент кафедры основ сельского хозяйства Орловского ГПИ

Лебедев В. И., Билаш Н. Г.

Л33 Биология медоносной пчелы. – М.: Агропромиздат, 1991. – 239 с.: ил. – (Учебники и учеб. пособия для учащихся техникумов).

ISBN 5–10–000721–4

Освещены вопросы происхождения, морфологии, анатомии и физиологии медоносной пчелы, приведены закономерности общественного образа жизни пчелиной семьи как целостной биологической единицы. Даны контрольные вопросы и методики проведения лабораторных работ и практических занятий.

Для учащихся техникумов по специальности „Пчеловодство".

Л $\frac{3705021000-225}{035(01)-91}$ 269–91 ББК 46.91–2

ISBN 5–10–000721–4

© В. И. Лебедев, Н. Г. Билаш, 1991

ПРЕДИСЛОВИЕ

Курс „Биология медоносной пчелы" занимает особое место в ряду учебных предметов, изучаемых при подготовке техника-пчеловода. Вся длительная история развития пчеловодства убедительно показывает, что глубокие знания биологии пчел служат теоретической основой научно обоснованной технологии ухода за семьями пчел. Чем полнее познавались закономерности жизни и работы пчелиной семьи, тем больше возникало возможностей воздействия на нее с целью увеличения продуктивности. В частности, рамочный улей изобретен после того, как Ф. Губер и П. И. Прокопович глубоко изучили строение естественного гнезда пчел и основные закономерности строительства сотов. Разработка метода искусственного вывода маток, формирование отводков как надежного способа борьбы с роением стали возможными после изучения закономерностей развития маток, трутней и рабочих пчел.

Пчелиная семья, состоящая из нескольких десятков тысяч рабочих пчел, матки, а в летнее время и нескольких сотен трутней, представляет собой единое целое. Вместе с тем это не простая сумма особей, а особая форма существования некоторых видов насекомых, организм и функции которых приспособлены к общественному образу жизни. Указанное вносит определенную особенность в рассмотрение и изучение данного курса. Это вызвало необходимость весь курс „Биология медоносной пчелы" делить на три самостоятельных больших раздела: в первом разделе рассматривать вопросы морфологии, во втором – анатомии и физиологии отдельных особей, составляющих семью пчел, в третьем – разбирать закономерности общественного образа жизни пчелиной семьи.

После каждой главы приведен материал для лабораторных работ и практических занятий, способствующий углублению и закреплению знаний, полученных на теоретических занятиях. На лабораторных работах учащиеся вырабатывают практические навыки по препарированию хитиновых покровов и внутренних органов матки, трутня и рабочей пчелы, изготовлению временных и постоянных препаратов. В результате отработки практических занятий учащиеся должны уметь: определять признаки отсутствия матки в пчелиной семье, отличать рабочую пчелу от матки и трутня, оценивать физиологическое состояние особей семьи пчел в различные периоды года и состояние семьи в целом. Каждая глава заканчивается контрольными вопросами.

ВВЕДЕНИЕ

Систематическое положение медоносной пчелы

Насекомые (Insecta), класс животных типа членистоногих. Этот класс включает в себя всех трахейнодышащих, имеющих три пары ног. Их принято разделять на первичнобескрылых и крылатых. Насекомые – очень богатая видами группа древних животных, известных еще с девона. Филогенетически насекомые близки к многоножкам. Кратко класс насекомых можно охарактеризовать следующим образом. Это членистоногие, чрезвычайно разнообразные по размерам, окраске, строению, адаптации. Тело у насекомых сегментированное и подразделено на голову, грудь и брюшко, служащие для передвижения конечности (три пары) находятся на грудном отделе. У большинства высших (крылатых) насекомых во взрослом состоянии развиты две (или только одна) пары крыльев.

Положение медоносных пчел в систематике следующее:

Тип Arthropoda – членистоногие
Класс Insecta – насекомые
Отряд Hymenoptera – перепончатокрылые
Семейство Apidae – пчелиные
Род Apis – пчела
Вид mellifera – медоносная

Из рода Apis в наши дни в мире встречаются четыре вида. Из них три вида индийских пчел: гигантская индийская пчела (Apis dorsata), карликовая индийская пчела (Apis florea), средняя индийская пчела (Apis indica) и четвертый вид – пчела медоносная (Apis mellifera).

Гигантская индийская пчела. Распространена в Юго-Восточной Азии. Длина тела рабочих особей 18–20 мм, трутней – 16 мм. Гигантская пчела строит свое гнездо из одного двустороннего сота длиной до 2 м и шириной 70–90 см, который подвешивается к ветви дерева или выступу скалы. В верхней части толщина сота достигает 13 см, в месте выращивания расплода – 3,4 см. Все ячейки этого сота одинакового размера и используются как для вывода рабочих пчел, так и трутней, и маток. Медовая продуктивность семей гигантских индийских пчел очень незначительна и в среднем составляет 4–6 кг. В отдельных слу-

чаях достигает 10–15 кг. Пчелы этого вида чрезвычайно злобливы. Очень часто оставляют свое гнездо. Мигрируют в связи с приспособлением к муссонам. Большого хозяйственного значения не имеют. Приручить человеку гигантскую индийскую пчелу не удалось.

Карликовая, или малая индийская, пчела. Значительно мельче медоносной пчелы. Длина рабочей пчелы – 7–8 мм, матки – 13, трутня – 12 мм. Семья этих пчел строит один сот под открытым небом. Размер сота не превышает площади ладони человеческой руки. Для ячеек характерна четкая дифференциация. Практического значения не имеет из-за низкой медопродуктивности. Сотик содержит всего 200–300 г меда.

Средняя индийская, или индийская, пчела. Кроме Индии, она распространена в Китае, на Японских островах, в Корее, Вьетнаме. В диком состоянии встречается в Приморском крае.

Индийская пчела по своей биологии близка к пчеле медоносной. Она отстраивает в дуплах деревьев несколько параллельных рядов сотов с ячейками разных размеров. Печатка меда белая. Высота сотов достигает 80 см, толщина медовых сотов – 4 см; расплодных – 1,8–2 см.

Рабочие пчелы, матки и трутни по своим размерам меньше соответствующих особей медоносной пчелы. Размеры ячеек также меньше соответствующих ячеек медоносных пчел. Трутневый расплод запечатывается крышечкой, имеющей форму конуса с отверстием на его вершине.

В Индии, Китае, Японии индийскую пчелу содержат в ульях разных систем. Максимальные сборы меда семьями этого вида достигают 25–30 кг.

Индийская пчела обладает рядом преимуществ перед медоносной пчелой. На очистительный облет они вылетают при нулевой и более низкой температуре. Способны собирать нектар при температуре 10°С в туманную и дождливую погоду.

Вместе с тем при содержании индийских пчел встречается ряд трудностей. Они часто оставляют свое гнездо и неспособны воспитывать свищевых маток.

Медоносная пчела. Распространилась по большей части земного шара и образовала много подвидов, или иначе групп, пчел, которые отличаются одним или несколькими биологическими и морфологическими признаками. Эти подвиды скрещиваются между собой. Существует несколько африканских подвидов, которые распространены в Африке и на Мадагаскаре. Наиболее типична для Африки *адонсоновая пчела* (Apis mellifera adonsonii). В основном обитает в южной части пустыни Сахара, в саванне, поросшей колючим кустарником и высокой травой.

Для этой пчелы характерна широкая гамма окраски хитина. Разнообразен цвет маток и трутней. У маток он варьирует от светло-желтого

до черного. У трутней встречаются цветные полоски на брюшных сегментах, окраска груди от желтого до черного цвета. Рабочие пчелы встречаются со всеми вариантами окраски, но преобладают темные тона.

Длина хоботка рабочих особей 5,8–5,9 мм; длина переднего крыла – 8,1–8,7 мм. Продолжительность развития рабочей пчелы 19–20 дней. Ячейки для рабочих пчел в диаметре 4,8 мм, тогда как у европейских подвидов – 5,4–5,7 мм.

Пчелы очень злобливы. Характеризуются стремительным полетом. Работать с ними трудно. Кроме того, африканская пчела чувствительна к беспокойству семьи и реагирует массовым нападением на того, кто его вызывает.

По таким показателям, как плодовитость и продуктивность, между семьями наблюдаются существенные различия.

В 50-х годах было отмечено ее появление в Бразилии, где она вступила в конкуренцию с европейской A. mellifera, завезенной раньше, а к 1971 г. эта „африканизированная медоносная пчела" расселилась по всей стране.

В Южной Африке распространена *капская пчела* (Apis mellifera capensis). Она темного цвета, с белыми волосками на брюшке. Наблюдаются существенные различия в величине сперматеки, длине волосков брюшка, цвету тергитов по сравнению с близкими подвидами.

Ареал *египетской пчелы* (Apis mellifera lamarekii) – долина реки Нила. Эта пчела похожа на светлых представителей адонсоновой пчелы. Для этой пчелы характерны склонность к роению и пониженная продуктивность.

В горных и лесных возвышенных местах (на высоте от 2400 до 3100 м) обитает *темная африканская пчела* (Apis mellifera monticola).

В Центральной Африке в районах с примесью вечнозеленых и листопадных тропических деревьев обитает подвид A. m. sentella.

Особенности этих подвидов заключаются в том, что у них как ячейки, так и рабочие особи мельче по сравнению с европейскими подвидами. Гнезда они устраивают в любых местах, защищенных от непогоды. Поведение, связанное с зимовкой, у них отсутствует. Легко оставляют старое место и перебираются на новое. Являются активными фуражирами.

Весьма многочисленные подвиды медоносной пчелы населяют территорию Советского Союза.

Среднерусская пчела (Apis mellifera mellifera L.) встречается в центральной и северной зонах европейской части СССР; за Урал пчелы впервые проникли во второй половине XX в. Окраска тела темно-серая без желтизны. Длина хоботка рабочих особей от 5,9 до 6,3 мм, ширина третьего тергита от 4,8 до 5,2 мм, масса пчел при выходе из ячейки 110 мг. По сравнению с остальными породами пчел в СССР у среднерусской пчелы самый высокий кубитальный и самый низкий торзальный индексы.

Пчелы злобливы, сильно беспокоятся при осмотре гнезд, сбегают вниз и повисают гроздьями на нижних брусках рамок. Гнезда от нападения пчелы защищают слабо. Сильно привязаны к однажды выявленному источнику медосбора. Склонность к флоромиграции выражена меньше, чем у других пород пчел. Хорошо используют медосбор с липы и гречихи. Мед складывают сначала в магазинную надставку, а потом в гнездо. Печатка меда белая (сухая). Гнезда прополисуют слабо. По зимостойкости не имеют себе равных. Очень ройливы. В роевое состояние приходят 50–70%, а иногда до 100% пчел. Трудно переключаются из роевого состояния в рабочее.

Весеннее развитие семей начинается сравнительно поздно, заканчивается около середины июля. Наступление медосбора не ограничивает выращивание расплода. Плодовитость маток 1600–1800 яиц в сутки в период интенсивного развития, иногда достигает 2000 яиц.

Одну из популяций среднерусской пчелы представляет собой *башкирская бортевая пчела.* Ареал этой пчелы совпадает с территорией Бурзянского района Башкирии. Здесь пчелы живут в дуплах на высоте 15–20 м при зимней температуре –35...–38°С (рис. 1). По ряду морфологических признаков (а именно: длина крыла, ширина третьего тергита, длина воскового зеркальца) башкирская бортевая пчела несколько отличается от степных среднерусских.

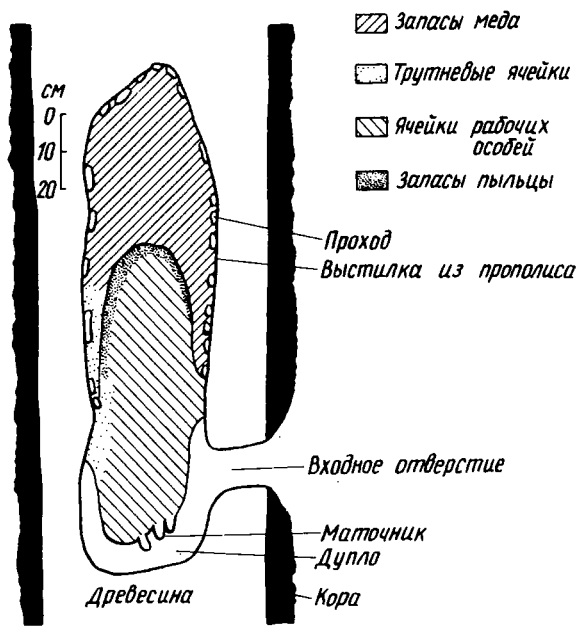


Рис. 1. Гнездо медоносной пчелы в дупле дерева

Пчелы чрезвычайно злобливы. Лёт и работу в поле начинают при более низкой температуре и раньше, чем пчелы степной популяции, и позже заканчивают. Кроме того, башкирские бортевые пчелы работают в поле и в пасмурную погоду. Все это способствует росту их продуктивности, которая достигает 60–80 кг.

Первая экспедиция с целью изучения пчел, населяющих горные районы Башкирии, была организована в 1928 г. Академией наук СССР. Руководил экспедицией профессор МГУ Г. А. Кожевников.

В настоящее время изучением башкирской бортевой пчелы занимаются сотрудники Башкирской опытной станции пчеловодства и Башкирского государственного заповедника „Прибельский".

Украинская пчела обитает в степных районах Украины. По происхождению представляет собой южную ветвь среднерусской породы, с которой имеет много общего в своих признаках. Окраска тела пчел чисто-серого цвета, несколько светлее среднерусской. Длина хоботка от 6,3 до 6,7 мм, ширина третьего тергита от 4,6 до 5,1 мм, масса пчел при выходе из ячейки 105 мг.

Поведение пчел при открывании гнезда более миролюбивое, чем среднерусских. Печатка меда в основном белая, но встречаются промежуточные варианты. Зимостойкость и устойчивость к заболеваниям довольно высокие, почти такие же, как у среднерусских пчел. Менее ройливы, чем среднерусские пчелы, и легче переключаются из роевого состояния в рабочее (для этого бывает достаточно сорвать маточники). По воскопродуктивности уступают пчелам среднерусской породы. Отличаются высокой медопродуктивностью в тех же условиях медосбора, что и среднерусские пчелы. Плодовитость маток 1100–1700 яиц в сутки в период интенсивного развития.

Серые горные кавказские пчелы (Apis mellifera caucasica) обитают в горных и высокогорных районах Грузии, Армении, Азербайджана и Северного Кавказа. Серые горные кавказские пчелы превосходят среднерусских по длине хоботка (6,9–7,2 мм), длине и ширине передних крыльев. Однако уступают им по массе и размерам третьего и четвертого тергитов.

Чрезвычайное миролюбие пчел серой кавказской породы впервые было подмечено А. М. Бутлеровым (1891). При осмотре гнезд они продолжают спокойно работать на сотах, вынутых из улья. Печатка меда темная (мокрая). Исключительно сильно выражено прополисование гнезд.

При наступлении медосбора серые горные кавказские пчелы складывают мед сначала в расплодную часть гнезда, а затем в магазинную надставку.

У кавказских пчел отмечена склонность к пчелиному воровству. Они предприимчивы в отыскании новых источников медосбора.

Серые горные кавказские пчелы малоройливы, при подготовке к роению отстраивают небольшое количество маточников. Наблюдается самосмена маток. У себя на родине зимуют хорошо.

Для этого подвида характерно наличие нескольких популяций (мегрельской, абхазской, карталинской, кахетинской и др.), отличающихся друг от друга рядом морфологических и биологических признаков.

Итальянские пчелы (Apis mellifera ligustica) по распространенности и популярности занимают первое место в мире. Их естественный ареал – Италия. В настоящее время встречаются от Канады до Аргентины, от Финляндии до Австралии. Известно три вида этой популяции: темная итальянская – совершенно без желтизны, итальянская трехполосая и итальянская золотистая, выведенная на основе скрещивания итальянской трехполосой и кипрской золотистой и дальнейшего одностороннего отбора по окраске тела.

Самой высокой хозяйственной ценностью отличается итальянская трехполосая. Длина хоботка – 6,2–6,4 мм, средняя масса 1-дневной пчелы – 100–120 мг (самая крупная в мире пчела).

Пчелы этой породы миролюбивы, но в меньшей мере, чем серые горные кавказские. Спокойно продолжают работать на сотах при их осмотре. Предприимчивы в отыскании новых источников медосбора, легко переключаются с худшего источника медосбора на лучший.

Печатка меда светлая (сухая). Гнездо прополисуют умеренно. Случаи тихой смены и сожительства маток наблюдаются редко. Сильно выражена склонность к пчелиному воровству. Гнезда от воровок защищают хорошо. При наступлении медосбора нектар складывают сначала в магазинную надставку, в потом в расплодную часть гнезда.

Зимостойкость слабая. Очень чувствительны к нозематозу и к падевому токсикозу. К европейскому гнильцу зта порода более устойчива, чем среднерусская. По устойчивости к акарапидозу не имеет себе равных. Весеннее развитие пчелиных семей начинается поздно, протекает долго и на высоком уровне. Заканчивается к середине лета, когда семьи достигают большой силы.

По плодовитости итальянские матки не имеют себе равных. В период интенсивного развития семей они откладывают 2000–2500 яиц в сутки. Вследствие этой особенности развития пчелиных семей итальянские пчелы собирают очень мало меда в местностях, где имеется только ранний главный медосбор. В местностях со среднелетним и позднелетним главным медосбором они не знают себе равных по продуктивности.

Пчелы итальянской породы умеренно ройливы. В роевое состояние приходит не более 30% пчелиных семей.

Карника, или крайнская, пчела (Apis mellifera carnica) обитает в Югославии, Болгарии, некоторых районах Австрии. По популярности и распространенности занимает третье место после итальянской и серой горной кавказской породы.

Окраска тела в основном чисто-серая, хотя встречаются отдельные линии с наличием желтизны на первых двух-трех тергитах. Масса пчелы при выходе из ячейки 80–90 мг, длина хоботка 6,5–6,7 мм.

Пчелы этой породы миролюбивы, спокойно ведут себя на сотах, вынутых для осмотра. Предприимчивы в отыскании источников нектара. Печатка меда темная (мокрая). Прополисование гнезда умеренное. При наступлении медосбора нектар складывают в магазинную надставку. Довольно часто, но реже, чем в семьях серой горной кавказской породы, наблюдается сожительство маток.

По зимостойкости уступают пчелам среднерусской породы, но превосходят пчел серой горной кавказской породы.

Устойчивы к падевому токсикозу. По устойчивости к нозематозу и гнильцам уступают пчелам среднерусской породы и несколько превосходят пчел серой горной кавказской.

Весеннее развитие пчелиных семей начинается очень рано, протекает бурно и заканчивается сравнительно быстро, вследствие чего пчелы данной породы лучше используют ранний главный медосбор. По плодовитости незначительно уступают среднерусской породе. Если по окончании весеннего развития семей в природе не имеется медосбора, то значительная часть из них может прийти в роевое состояние. Однако карника легко переключается из роевого состояния в рабочее (если сорвать маточники и сформировать отводки). Если же к этому моменту имеется слабый медосбор, то карника практически не роится. В роевое состояние приходит не более 3% семей.

Карпатские пчелы по своим признакам близки к крайнским. Ареал – Карпаты. Окраска тела светло-серая. Длина хоботка в среднем 6,6 мм, масса 1-дневной пчелы – 110 мг.

Семьи этих пчел миролюбивы и малороиливы. Матки отличаются высокой плодовитостью. По зимостойкости превосходят южных пчел.

История развития научных знаний о пчеле

Медоносные пчелы еще в глубокой древности вызывали интерес у человека. Началом их научного изучения можно считать XVII в., когда были выполнены работы голландским ученым Сваммердамом (1637–1680) по изучению анатомии и метаморфоза насекомых. Во втором томе его трудов „Библия природы" дается достаточно научное по тем временам описание медоносной пчелы с рисунками.

Крупный естествоиспытатель Франции XVIII в. Реомюр (1683–1757) изучал биологию насекомых и составил шесть томов под названием „Мемуары к истории насекомых". Почти весь пятый том посвящен медоносной пчеле, в котором ученый рассматривает ее строение.

Знаменитый швейцарский ученый Губер (1750–1831) показал возможность развития матки из личинки рабочих пчел и окончательно установил, что спаривание матки с трутнем происходит вне гнезда, а

без спаривания матка кладет неоплодотворенные яйца. Губер установил, что усики являются органами обоняния и осязания пчел, что главной пищей личинок старшего возраста служит пыльца. Он впервые сделал попытку искусственного осеменения маток.

Свои многолетние наблюдения Губер изложил в книге „Новейшие наблюдения над пчелами", которая на протяжении многих лет была основным руководством по биологии пчел.

В середине XIX в. Джерзоном (1811–1906) было сделано крупное открытие партеногенетического развития трутней медоносной пчелы. Он описал ход оплодотворения яиц, причины появления пчел-трутовок и происхождение маток и рабочих пчел из одинаковых яиц, но при различном кормлении. В этот же период американский ученый Лангстрот (1810–1895) сделал открытие „пчелиного пространства". Он установил, что пчелы оставляют пространство в улье от 4,8 до 9,5 см; более широкие проходы они застраивают сотами, более узкие заклеивают прополисом. Это позволило ему изобрести рамочный улей, открывающийся сверху. Классический труд Лангстрота „Пчела и улей" переведен на все европейские языки.

Огромную и плодотворную работу по подъему и развитию пчеловодства в России провел академик, выдающийся ученый-химик, творец теории строения органических веществ А. М. Бутлеров (1828–1886). Он организовал издание журнала „Русский пчеловодный листок" и был первым его редактором. Он созывал и проводил совещания и съезды пчеловодов, устраивал выставки, охотно читал популярные лекции. Велика заслуга А. М. Бутлерова и в том, что он открыл в 1885 г. Бурашевскую народную школу пчеловодства.

Огромной популярностью пользовались труды А. М. Бутлерова, написанные для пчеловодов простым языком, но на строго научных основах. Его книга „Пчела, ее жизнь и главные правила толкового пчеловодства", вышедшая в 1871 г., выдержала 12 изданий и удостоена золотой медали. Его руководство „Как водить пчел" переиздавалось 11 раз. Кроме того, академик А. М. Бутлеров изобрел роевню, которая входит в набор современного пасечного инвентаря, маточную клеточку для колодного пчеловодства. Он является первооткрывателем для русских и зарубежных пчеловодов кавказской пчелы, указав на ее большое будущее.

Во второй половине XIX – начале XX в. широкий размах получили научные исследования по биологии медоносной пчелы в связи с достижениями в области общих биологических наук и созданием совершенной микроскопической техники.

Значительный вклад в развитие научных исследований по пчеловодству внес основатель русской школы зоологов в Московском университете К. Ф. Рулье (1814–1858). Он изобрел павильонный улей и описал условия содержания пчел в закрытом помещении. Им написана увлекательнейшая научно-популярная книга „Три открытия в естественной истории пчелы".

Продолжателем работ К. Ф. Рулье на кафедре зоологии Московского университета стал его ближайший ученик – профессор А. П. Богданов (1834–1896). Он известен в науке как выдающийся зоолог и антрополог.

А. П. Богданов принимал активное участие в деятельности отдела пчеловодства, открытого при Русском обществе акклиматизации растений и животных. Он был одним из инициаторов организации Измайловской пасеки в Москве – первого научного центра по пчеловодству в России, на которой лично проводил ряд исследований по биологии пчелиной семьи, организовывал курсы и выставки по пчеловодству.

Особая заслуга А. П. Богданова состоит в том, что он, как виднейший ученый, указывал на необходимость изучения биологии пчелиной семьи и самого пчеловодства и сумел привить интерес к этой области знаний своим ученикам. Из школы А. П. Богданова вышли такие крупные русские зоологи и деятели пчеловодства, как Н. М. Кулагин, Г. А. Кожевников, Н. В. Насонов.

Академику Н. М. Кулагину (1859–1940) принадлежит большое число трудов по зоологии, энтомологии, пчеловодству. Ученого волновали такие глобальные проблемы биологии, как эволюция животного мира, процесс размножения, зародышевое развитие, старение организма.

Пчеловодством Н. М. Кулагин занялся с первых же дней своей научной деятельности. Его перу принадлежат очерки „К биологии пчел", „Кормление пчел", „Роение пчел", „О выборе рамочного улья", монография „Современное положение вопроса о русском воске" и др.

Н. М. Кулагин был глубоко убежден в том, что наука должна служить и решать вопросы практического пчеловодства. Он понимал, что пчеловодство не любительское занятие, а серьезная, самостоятельная отрасль сельскохозяйственного производства, требующая значительного улучшения путем широкой пропаганды передовых методов и объединения усилий пчеловодов всего мира. В 1905 г. им организован Всероссийский съезд пчеловодов, в 1910 г. он принял активное участие в организации первого Всеславянского съезда пчеловодов в Софии (Болгария). На съезде Н. М. Кулагин выдвинул идею организации Всеславянского союза пчеловодов, главным председателем которого и был избран. В 1911 г. прошел второй Всеславянский съезд пчеловодов в Белграде, а в 1912 – третий Всеславянский съезд в Москве.

Влияние академика Н. М. Кулагина на развитие отечественного пчеловодства огромно. Его по праву считали главным пчеловодом страны.

Среди выдающихся деятелей пчеловодства профессор Московского университета Г. А. Кожевников (1866–1933) занимает особое место. Этот биолог-теоретик под влиянием учения Дарвина и прогрессивных материалистических идей своих великих современников – И. М. Сеченова, И. П. Павлова и К. А. Тимирязева – впервые в истории пчеловодства рассматривал медоносную пчелу, ее жизнедеятельность с эво-

люционных позиций. Его работы по эволюции медоносных пчел и их инстинктах продолжают оставаться актуальными и в наше время. Им выполнены и опубликованы такие крупные работы, как „Строение органов размножения трутня", „Свойства различных пород пчел", „Жизнь пчел", „Анатомические исследования роевых и свищевых маток", „Материалы по естественной истории пчелы", „О полиморфизме у пчелы и других насекомых", „К вопросу об инстинктах", „Биология пчелиной семьи".

Г. А. Кожевников впервые применил при изучении морфологии пчел измерение хитиновых частей скелета пчелы. Позднее его ученики (А. С. Михайлов, В. В. Алпатов, А. С. Скориков) продолжили эту работу.

Значительный вклад в изучение биологии медоносной пчелы внес профессор зоологии Московского университета Н. В. Насонов (1855–1939). Ему принадлежит свыше 150 научных работ. Н. В. Насонов изучал процесс выделения молочка пчелами, развития кишечного канала личинки пчелы. Он открыл у пчел ароматическую железу, расположенную между последним и предпоследним члениками брюшка, которая была названа пахучей железой Насонова. Кроме того, он известен в пчеловодстве и своими работами по сравнительному изучению ульев разных конструкций, как организатор первой в России плавучей выставки по пчеловодству в 1887 г.

Исключительная заслуга в распространении рациональных приемов пчеловодства среди народа и исследовании химии воска и меда принадлежит академику И. А. Каблукову (1857–1942). Его работы по химии продуктов пчеловодства, впервые выполненные в России, фундаментальны. Книги И. А. Каблукова „Мед и воск", „О меде, воске, пчелином клее и их подмесях" и другие являются ценным вкладом в науку о продуктах пчеловодства. И. А. Каблуков был учеником А. М. Бутлерова, его сподвижником и продолжателем научных открытий по химии и пчеловодству.

Одним из виднейших исследователей болезней пчел и их популяций на Кавказе был К. А. Горбачев (1864–1936). Он провел огромную работу по изучению пчеловодства Закавказья и обнаружил там широкое распространение европейского и американского гнильца пчел. Им были организованы широкие мероприятия по оздоровлению пасек. По этим вопросам им опубликовано несколько обстоятельных работ: „К вопросу о гнильце на Кавказе", „Гнилец и средства борьбы с ним", „Гнилец, лечение его в дуплянках и рамочных ульях". Последняя книга выдержала четыре издания. Эти работы поставили К. А. Горбачева в ранг ведущих специалистов страны по болезням пчел.

К. А. Горбачев выявил существование на Кавказе двух пород медоносной пчелы: серой горной кавказской и желтой долинной, попавшей к нам из Ирана. Он впервые дал научное описание серой горной кавказской пчелы. По материалам этих исследований в 1916 г. была

издана книга „Кавказская серая горная пчела". Благодаря его работам эта пчела получила мировую известность.

Под руководством профессора Г. А. Кожевникова вырос талантливый организатор исследований по пчеловодству Ф. А. Тюнин. В 20-х годах он создал Тульскую опытную станцию по пчеловодству. На станции в период ее работы (с 1926 по 1930 г.) издавался журнал „Опытная пасека", на страницах которого публиковали наиболее важные результаты исследовательских работ и методики их проведения, переводы статей зарубежных авторов по наиболее актуальным проблемам пчеловодства. Ф. А. Тюнин провел глубокие исследования по основным периодам роста и развития семей в течение года, вопросам роения и акклиматизации пчелы серой горной кавказской породы. В 1930 г. на базе Тульской опытной станции был создан Научно-исследовательский институт пчеловодства. В настоящее время Институт является головным научным учреждением по пчеловодству, которое координирует деятельность и обеспечивает методическое руководство работой более чем 70 научных и опытных учреждений, кафедр и лабораторий учебных заведений, занимающихся исследованиями по пчеловодству.

За 60 лет существования НИИ пчеловодства значительный вклад в развитие научных знаний по биологии пчелы внесли такие ученые, его сотрудники, как А. С. Михайлов, П. М. Комаров, Л. И. Перепелова, Г. Ф. Таранов, М. Ф. Жеребкин. Результаты исследований публикуются в журнале „Пчеловодство", тематических сборниках научных трудов института и международных конгрессов по пчеловодству.

ГЛАВА 1. ВНЕШНЕЕ СТРОЕНИЕ

Тело медоносной пчелы, как и всех насекомых, разделяется на три подвижно соединенные между собой отдела: головной, грудной и брюшной (рис. 2).

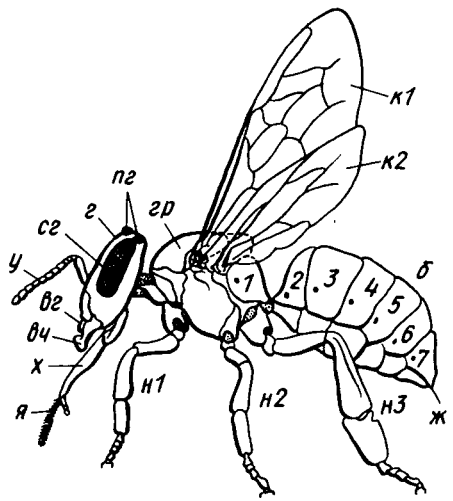


Рис. 2. Внешнее строение рабочей пчелы:

г – голова; *гр* – грудь; *б* – брюшко; *ж* – жало; *сг* – сложный глаз; *пг* – простые глаза; *у* – усик; *вг* – верхняя губа; *вч* – верхняя челюсть; *х* – хоботок; *я* – язычок; *н1, н2, н3* – передняя, средняя и задняя ножки; *к1, к2* – переднее и заднее крылья; *1* – проподеум (первый брюшной сегмент, вошедший в состав груди); *2–7* – брюшные сегменты

ГОЛОВНОЙ ОТДЕЛ

Голова пчелы (рис. 3) имеет треугольную форму и представляет собой сплошную, прочную, хитинизированную капсулу, не разделенную на членики. Она сплюснута спереди назад, а рот и челюсти обращены книзу. Внутри головы сосредоточена главная часть центральной нервной системы – *головной мозг.*

На головной капсуле различают поверхности, отделенные друг от друга швами. Передняя поверхность называется *лицевой,* верхняя – *теменем,* задняя – *затылком.* Вдоль темени посредине головы прохо-

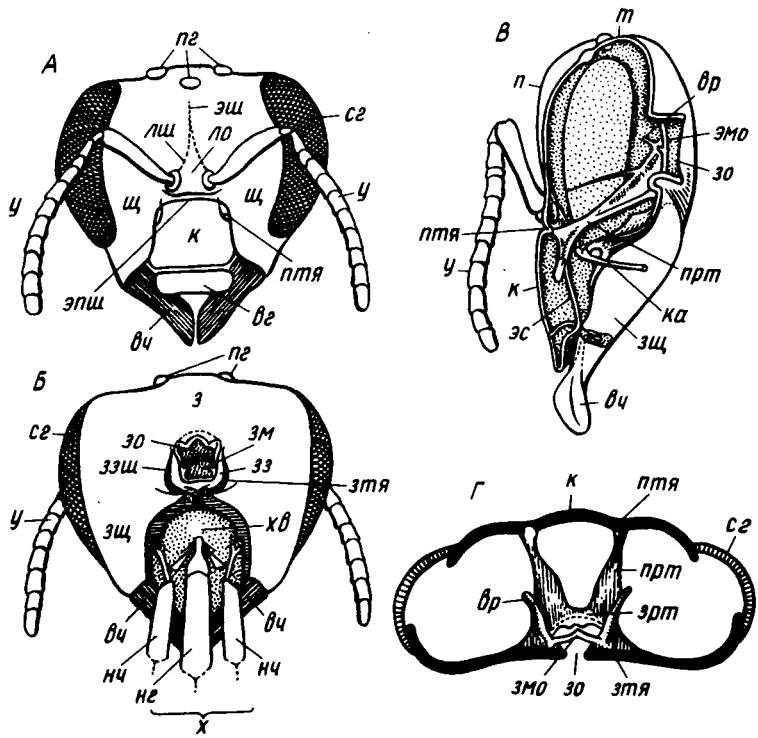


Рис. 3. Строение головы рабочей пчелы (по Снодграссу):

А – вид спереди; *Б* – вид сзади; *В* – продольный разрез; *Г* – поперечный разрез; *пг* – простые глаза; *сг* – сложные глаза; *у* – усик; *ло* – лоб; *эщ* – эпикраниальный шов; *к* – клипеус; *щ* – щеки; *вч* – верхние челюсти; *вг* – верхняя губа; *лш* – лобный шов; *птя* – передние тенториальные ямки; *зтя* – задние теиториальные ямки; *хв* – хоботковая выемка; *эпш* – эпистомальный шов; *ззш* – заднезатылочный шов; *зз* – заднезатылок; *зо* – затылочное отверстие; *змо* – затылочный мост; *зщ* – защеки; *нг* – нижняя губа; *нч* – нижняя челюсть; *х* – хоботок; *т* – темя; *зм* – затылочный мыщелок; *эс* – эпистомальная складка; *ка* – кардо; *прт* – передние руки тенториума; *зрт* – задние руки тенториума; *вр* – верхние руки

дит *эпикраниальный шов,* который делит темя на правую и левую половины. На темени по обе стороны от шва расположены два простых глаза, третий глаз находится на линии эпикраниального шва. По бокам головы расположены два сложных (фасеточных) глаза. Ниже, на лицевой стороне, эпикраниальный шов делится на две ветви и образует треугольное поле – *лоб.* От основания лба отходит пара подвижных *членистых усиков* (антенн). Усик состоит из трех основных частей: основного членика (скапуса), маленького педицеллярного членика

(ножки) и длинного и очень подвижного жгутика. Первый членик на внутреннем конце имеет расширение в виде круглой головки, которая входит в мягкую сочленованную ямку, окруженную валиком. Скапус направлен косо к внешней плоскости головы. Внутри этого членика имеются мышцы, обеспечивающие вращение усиков во все стороны. К основному членику прикреплен второй маленький членик – ножка. Почти у всех насекомых на этом членике находится *орган равновесия* (джонстонов орган). Ножка может несколько перемещаться относительно первого членика за счет мышц, соединяющих ножку и скапус. За ножкой следует жгутик, состоящий из члеников, близких по строению. Задний конец каждого членика немного сужается и входит в слегка расширенный передний конец последующего членика. Жгутик не имеет мышц, но обладает небольшой подвижностью вследствие членистого строения и особого сочленения. Жгутик матки и рабочих пчел состоит из 10 члеников, а жгутик трутня из 11 члеников, каждый из которых больше по величине.

На члениках жгутика, начиная с третьего (два первых членика меньшего размера, чем последующие), размещены многочисленные чувствительные органы – *сенсиллы*. У отдельных насекомых насчитываются десятки тысяч сенсилл различного назначения. Например, у медоносной пчелы 14–15 тыс. обонятельных ямок на каждом усике, а у самца майского жука около 50 тыс., у самки – до 8 тыс.

В нижней части лоб отграничен горизонтальным *эпистомальным швом*. Ниже этого шва размещена прямоугольная пластинка – *лицевой щиток* (клипеус). К лицевому щитку прикреплена *верхняя губа*. По бокам лицевого щитка (по обе стороны от лобных швов) расположены *щеки*, которые загибаются на бока головы. По бокам головы щеки граничат у всех особей со сложными глазами. К нижней части щек прикреплены *верхние челюсти* (мандибулы).

В затылочной части головы имеется *затылочное отверстие*, через которое голова сообщается с грудью. Ниже затылочного отверстия расположена *хоботковая выемка*, в которой закреплены основания нижних челюстей и нижней губы. В хоботковую выемку складывается хоботок будучи в нерабочем положении.

На заднезатылке расположены два *затылочных мыщелка*, обеспечивающие сочленение головы и груди.

Прочность головы усиливается *внутренним скелетом* (тенториумом), расположенным в виде хитиновых перемычек между передней и задней стенками головы. От верхних углов клипеуса (внутри головы) назад и несколько вверх отходят передние руки тенториума. От затылочного отверстия в глубину головы идут задние руки, которые направляются вперед и вниз к середине, где сливаются с передними руками тенториума. От передних рук вверх отходит пара верхних рук, которые заканчиваются свободно в виде выростов. Около затылочного отверстия задние руки тенториума соединяются перемычкой, образующей *затылочный мост*.

Внутренний скелет головы придает необходимую устойчивость, жесткость в нижней части головной капсулы, где размещены *ротовые органы.* Увеличение прочности головы необходимо в связи со следующим: ротовым аппаратом пчелы собирают пищу (жидкую и твердую), размягчают воск и грызут дерево при расширении летка; головой утрамбовывают пыльцу в ячейках сота. Одновременно внутренний скелет обеспечивает защиту от повреждения головного мозга и других органов (глотки, слюнных желез, трахей, концевой части аорты), расположенных внутри головы. Он же служит опорой для глотки и местом прикрепления мышц.

Ротовой аппарат насекомых в процессе эволюции претерпел существенные изменения. По мере того как в головной отдел втягивались сегменты туловища, ротовое отверстие окружалось конечностями втянутых туловищных сегментов. Постепенно эти конечности утрачивали свою локомоторную функцию и приобретали новую, связанную с захватом и измельчением пищи. Ротовой аппарат насекомых имеет много типов и форм строения в зависимости от образа жизни насекомого и способа добычи пищи (грызущие, лижущие, колющие, сосущие и др.). Исходной (первичной) формой у насекомых является грызущий тип ротового аппарата, а от него произошли все другие типы, или модификации.

Ротовой аппарат пчелы относится к грызуще-сосуще-лижущему типу. В состав ротового аппарата входят верхняя и нижняя губа, парные верхние и нижние челюсти. Нижние челюсти совместно с нижней губой образовали вытянутый *хоботок,* которым пчела засасывает жидкую пищу (рис. 4). *Верхняя губа* – это подвижная, сильно склеротизированная пластинка, прикрывающая вход в ротовую полость. Она свободно свисает с нижнего края лицевого щитка. Под верхней губой и ротовым отверстием находится мягкий выступ – *эпифаринкс.* Когда части хоботка складываются в трубку, между основными члениками нижних челюстей образуется щель. Ее и прикрывает сверху эпифаринкс. К эпифаринксу подходят мышцы от клипеуса, играющие определенную роль в процессе заглатывания пищи.

Внутренняя стенка, общая для клипеуса и верхней губы, образует переднюю стенку расширенной полости – *цибариума.* Эта полость расположена сразу же за ротовым отверстием. Между клипеусом и передней стенкой цибариума проходят пять коротких мышц, сокращение которых приводит к увеличению полости цибариума.

Верхние челюсти (мандибулы), называемые также жвалами, укороченные, твердые, нерасчлененные хитиновые образования, суженные в середине, вогнутые к внутренней стороне. Они прикреплены по бокам верхней губы и поддерживают хоботок в свернутом и развернутом состоянии. Мандибулы своим основанием причленяются к голове таким образом, что могут перемещаться в поперечном направлении. К наружной стороне мандибулы прикреплена мышца, сокращение ко-

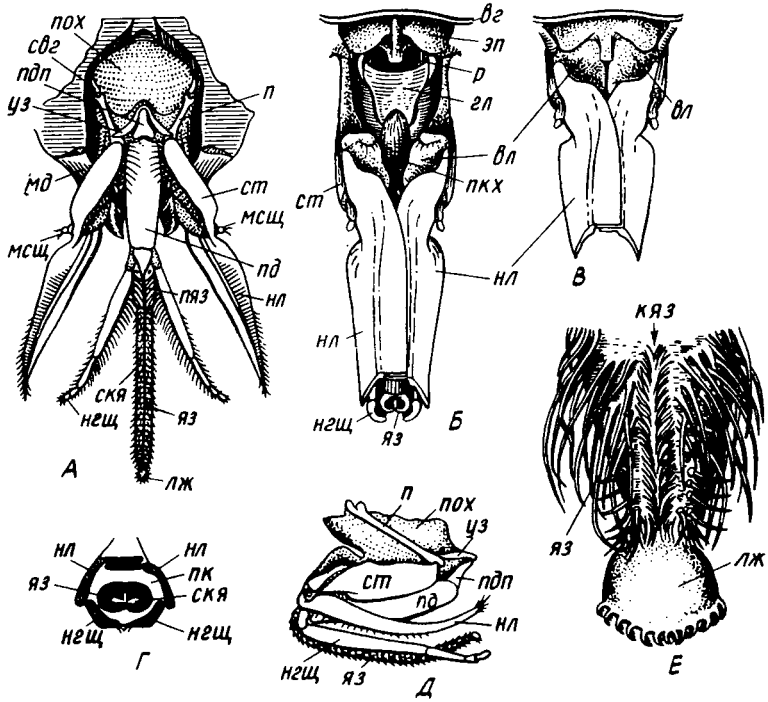


Рис. 4. Строение хоботка рабочей пчелы:

А – вид с затылочной стороны с расправленными частями нижней челюсти и нижней губы (*пох* – перепонка основания хоботка, *свг* – сочленовный вырост головы для подвеска, *пдп* – подподбородок, *п* – подвесок, *уз* – уздечка, *мд* – мандибула, *ст* – стволик, *мсщ* – максиллярные щупики, *нл* – наружная лопасть максиллы, *пд* – подбородок, *нгщ* – нижнегубные щупики, *пяз* – приязычники, *скя* – слюнной канал язычка, *яз* – язычок, *лж* – ложечка); *Б* – основание хоботка при его вытягивании, пищевой канал открыт (*вг* – верхняя губа, *эп* – эпифаринкс – надглоточник, *р* – рот, *гл* – гипофарингеальная лопасть, *вл* – внутренняя лопасть максиллы, *пкх* – пищевой канал хоботка, *ст* – стволик, *нгщ* – нижнегубные щупики, *яз* – язычок, *нл* – наружная лопасть максиллы); *В* – хоботок с лопастями втянут, пищевой канал закрыт надглоточником и внутренними лопастями (*вл*) максиллы; *Г* – поперечный разрез через концевые части хоботка (*скя* – слюнной канал язычка, *яз* – язычок, *пк* – пищевой канал, *нл* – наружная лопасть максиллы, *нгщ* – нижнегубные щупики); *Д* – части максилл и нижней губы подогнуты под голову (*п* – подвесок, *пох* – перепонка основания хоботка, *уз* – уздечка, *пдп* – подподбородок, *пд* – подбородок, *ст* – стволик, *нл* – наружная лопасть максиллы, *нгщ* – нижнегубные щупики, *яз* – язычок); *Е* – концевые части хоботка (*яз* – язычок, *лж* – ложечка, *кяз* – карманы язычка)

торой отводит ее в сторону. Вторая, более мощная приводящая мышца прикреплена к внутренней стороне мандибулы. Попеременное сокращение этих мышц сводит и разводит мандибулы в стороны. Внутри ман-

дибулы размещена *верхнечелюстная железа,* выводной проток которой выходит наружу.

Форма мандибул у особей пчелиной семьи различная. У рабочей пчелы они наиболее сильно и хорошо развиты. Жевательные края их закруглены, на верхней стороне имеется расширение и углубление в виде ложки. Здесь же располагаются небольшие гребневидные валики. Верхними челюстями рабочие пчелы выполняют разнообразные работы: разгрызают пыльники на тычинках цветов при сборе пыльцы, откусывают кусочки перги в ячейках, разминают воск при строительстве сотов, собирают прополис, удаляют крышечки с ячеек сота с запечатанным медом и пр.

У матки мандибулы более широкие и на конце имеют острый зубец, которым она надрезает крышечку перед выходом из маточника. Мандибулы трутня недоразвиты. Жевательный слой сглажен, имеется небольшой зубец, которым он разрушает крышечку перед выходом из ячейки. Вся челюсть покрыта волосками.

Нижняя челюсть (максилла) парная и состоит из основного членика (кардо), или подвеска, стволика (стипеса) и наружной саблевидной лопасти, или галеа. Подвесок подвижно соединен посредством мыщелка со впадиной на краю головной капсулы. Стволик причленен к переднему концу подвеска. На конце стволика снаружи находится рудиментарный максиллярный щупик. В вытянутом положении галеа правой и левой нижних челюстей складываются вместе, соединяясь вдоль ребра. Передние части плотно накладываются одна на другую, образуя переднюю и боковые стороны канала хоботка.

К стволику прикреплены три грудные мышцы (при сокращении которых хоботок выдвигается вперед в рабочее положение во время всасывания пищи) и внутренняя жевательная лопасть (которая служит для регулирования функционирования пищевого и секреторного каналов). За счет перемещения жевательных лопастей образуется прямой канал во время засасывания нектара хоботком. Во время кормления молодых личинок рабочих пчел или матки жевательные лопасти оттягиваются, открывая тем самым предротовую полость, и обеспечивают выход секрета глоточных желез наружу.

Нижняя губа устроена наиболее сложно. У пчелы в нижней губе сохранились все типичные для насекомых части, но они сильно видоизменены. В нижней губе различают подподбородок (основание нижней губы), имеющий форму небольшого треугольника, и второй удлиненный, хорошо хитинизированный членик – подбородок. Вниз от подбородка отходит сильно вытянутый язычок, оканчивающийся слегка расширенной ложечкой. По бокам от основания язычка к подбородку прикрепляются два приязычника (параглоссы) и два четырехчлениковых щупика.

Нижние челюсти и нижняя губа объединяются при помощи изогнутой пластинки – *уздечки* и *хитиновой мембраны,* натянутой между подвесками.

Щупики пчелы утратили функцию органов чувств и входят в составную часть хоботка -- органа приема пищи. Во время приема пищи пчелой щупики образуют заднюю и частично боковые стенки большой трубки хоботка. Параглоссы охватывают основание язычка с обеих сторон в виде коротких полукруглых пластинок, способных отгибаться и плотно прижимать язычок. В прижатом положении они обеспечивают проход секрета слюнных желез в канал язычка, а в раздвинутом – открывают прямой проход пищи через большую трубку в рот. Язычок пчелы состоит из чередующихся колец мягкой эластичной и плотной кутикулы. Кольца плотной кутикулы несут на себе волоски, обращенные к концу язычка. Такое строение придает язычку гибкость, прочность и эластичность. Кольца, образующие язычок, в одном месте не смыкаются, за счет чего по всей длине язычка образуется тонкий капиллярный канал.

Таким образом, хоботок пчелы образует три канала разного диаметра. Самый маленький (капиллярный) канал проходит внутри осевого стержня язычка. По капиллярному каналу к концу хоботка поступает секрет слюнных желез. Канал среднего размера, образуемый внешней кутикулой язычка, служит для прохода жидкой пищи в тех случаях, когда пчела собирает мельчайшие капельки нектара. Третий канал наибольшего диаметра, образуемый при сложении вместе галеа максилл и щупиков нижней губы, служит для всасывания нектара. При этом способе взятия корма пчела погружает хоботок в каплю наполовину. Внутри этой трубки язычок во время всасывания совершает быстрые движения вперед и назад (подобно поршню насоса), что вызывает перемещение нектара к основанию язычка. Передвижению нектара в медовый зобик способствуют насасывательные движения глотки – *глоточный насос,* мышцы которого натянуты между глоткой и лицевым щитком.

Строение хоботка у всех особей пчелиной семьи одинаковое. Разница заключается лишь в его длине. Длина хоботков у маток и трутней различных пород пчел почти одинакова. У маток среднерусских пчел она равна 4,144 мм, у трутней – 4,042; итальянских – 4,056 и 4,085; крайнских – 4,236 и 4,179; кавказских – 4,355 и 4,228 мм соответственно. Наиболее длинный хоботок у рабочих пчел, но его длина колеблется в бо́льших пределах (от 5,5 до 7,2 мм), чем у маток и трутней. Величина хоботка устойчиво передается по наследству. Этот признак необходим при определении породной принадлежности пчел, а также имеет самостоятельное селекционное, биологическое и хозяйственное значение: пчелы, обладающие длинным хоботком, способны доставать нектар из нектарников, расположенных глубоко в цветках. В связи с этим в практической работе по бонитировке пчелиных семей, селекционно-племенной и научной работе измеряют длину хоботка. За длину хоботка принимают расстояние от вершины подбородка до наружной границы ложечки нижней губы. Точная количественная характеристика

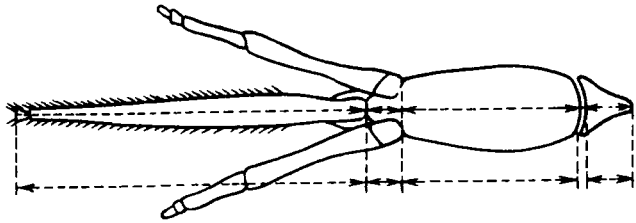


Рис. 5. Схема промеров длины хоботка рабочей пчелы

этого признака получается при сложении трех указанных на рис. 5 промеров. Величина хоботка в значительной мере подвержена сезонным изменениям, что необходимо учитывать во избежание ошибок.

ГРУДНОЙ ОТДЕЛ

Грудной отдел медоносной пчелы имеет более сложное строение по сравнению с примитивными насекомыми. Поэтому целесообразно первоначально ознакомиться с более простой схемой строения грудного отдела и его сегментов. Грудь насекомого состоит их трех кутикулярных члеников, или сегментов – переднегруди, среднегруди, заднегруди. Каждый такой сегмент подразделяется на четыре отдельных склерита: спинное полукольцо – тергит, брюшное полукольцо – стернит и пару первоначально мягких боковых стенок – плейритов (рис. 6).

В состав грудного отдела пчелы, как и других хорошо летающих насекомых, входят четыре сегмента: три собственно грудные, четвертый (перешедший из брюшка), сросшийся по всей площади с заднегрудным сегментом (рис. 7). Первый сегмент груди называется *перед-*

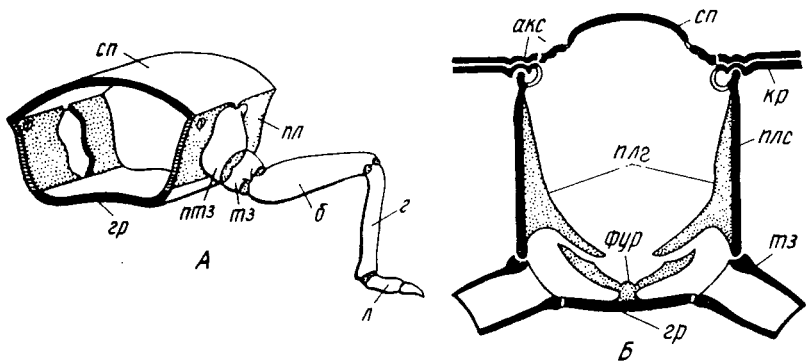


Рис. 6. Схема строения грудного сегмента насекомого (по Снодграссу):
А – общий вид; *Б* – поперечный разрез; *сп* – спинка; *пл* – плейрит; *гр* – грудка; *птз* – предтазик; *тз* – тазик; *б* – бедро; *г* – голень; *л* – лапка; *акс* – аксиллярные склериты; *кр* – крыло; *плс* – плейральный столбик; *плг* – плейральный гребень; *фур* – фурка (внутренний скелет)

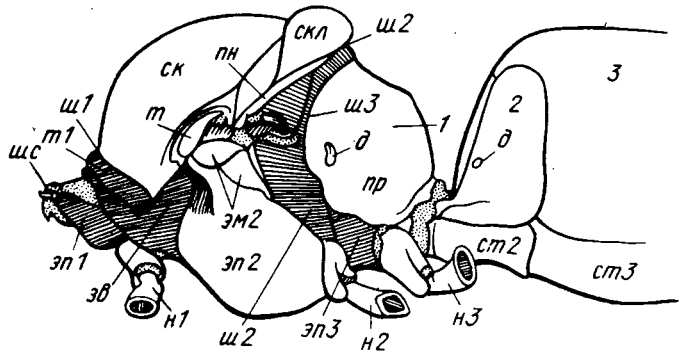


Рис. 7. Строение груди рабочей пчелы (первый и третий грудные сегменты заштрихованы):

ск – скутум; *скл* – скутеллюм; *пн* – постнотум; *пр* – проподеум; *ст2, ст3* – стерниты; *т* – тегула; *ш1, ш2, ш3* – межсегментные швы; *д* – дыхальце; *эп1, эп2, эп3* – эпистерны; *эм2* – эпимера среднегруди; *н1, н2, н3* – ножки; *1, 2, 3* – тергиты брюшка; *зв* – задний выступ; *шс* – шейный склерит; *т1* – тергит переднегруди

негрудь, второй – *среднегрудь*, третий – *заднегрудь*, четвертый – *проподеум*. Грудь пчелы отделена от брюшка *перетяжкой* (стебельком), образуемой между первым и вторым брюшными сегментами. Первый грудной сегмент у медоносных пчел преобразовался в связи с причленением к голове, второй сильно разросся, а третий уменьшился до узкого кольца.

Тергит переднегруди представляет собой узкую подковообразную пластинку. Тергит сросся с грудной капсулой, а плейриты и стернит, имеющий форму треугольной пластинки с углом, обращенным вперед, соединяются с головой, образуя подобие шеи.

Среднегрудь пчелы составляет основную часть груди. Тергит среднегруди делится на скутум и скутеллюм. Плейриты соединены со стернитом. Посредине стернита имеется стернальный гребень. По бокам скутума отходят два передних отростка, а по бокам скутеллюма – задние крыловые отростки, служащие для причленения двух пар крыльев.

Заднегрудь представлена узким кольцом. Тергит не имеет подразделений, а плейриты косой бороздкой делятся на две части.

Проподеум состоит из широкого, сильно выпуклого тергита и стернита, представленного узкой полоской.

Переход первого членика брюшка в состав груди обусловлен необходимостью увеличения объема этого отдела, служащего вместилищем для сильно развитой мускулатуры, обеспечивающей полет пчелы. Развитие мощных мышц в грудном отделе пчелы одновременно повело за собой и усложненность внутреннего скелета.

Внутренний скелет представлен различными хитиновыми перегородками и выростами, вдающимися в полость тела (см. рис. 6). К внутреннему скелету прикрепляются мышцы, обеспечивающие полет пчелы.

На границе передне- и среднегруди находится хитиновый гребень – *первая грудная фрагма.* Между скутумом и скутеллюмом имеется *вторая фрагма* (мезофрагма). Она образует неправильной формы гребень. От него отходит большой лопатообразный отросток, который далеко заходит за пределы тергита заднегруди, вдаваясь в полость проподеума. От стернального гребня внутрь идет большой хитиновый гребень – *грудная кость* (эндостернум).

Грудь является локомоторным органом, на ней находятся органы передвижения – две пары крыльев и три пары ножек.

На груди пчелы расположены три пары дыхалец: первая пара находится на границе передне- и среднегруди под выступами тергита переднегруди; вторая – на заднегруди под основанием задних крыльев (дыхальце очень маленькое и имеет вид щели), третья (самые крупные дыхальца, овальной формы) – на тергите проподеума.

БРЮШНОЙ ОТДЕЛ

У личинок всех трех особей пчелиной семьи брюшко состоит из 10 сегментов (рис. 8). В процессе превращения личинки во взрослую особь первое брюшное кольцо переходит в грудной отдел и образует *проподеум.* Последнее кольцо у всех трех особей образует *анальное кольцо,* которое внешне не обнаруживается.

Брюшко женских особей (пчелы и матки) состоит из шести хорошо видимых колец, восьмое и девятое кольца пошли на образование *жалоносного аппарата.*

Брюшко трутня состоит из семи хорошо видимых колец. Девятое спинное полукольцо образует два выроста – *молоточки,* расположенные над половым отверстием, а брюшное его полукольцо срослось с полукольцом восьмого сегмента.

Каждое брюшное кольцо состоит из двух полуколец – спинного (тергита) и брюшного (стернита). Тергиты у пчелы сильно увеличены и прикрывают своими концами края стернитов. Концы тергитов и стернитов соединены между собой тонкой хитиновой перепонкой – *плейральной мембраной.*

Каждое брюшное кольцо соединяется с соседним также хитиновыми перепонками, причем предыдущее кольцо как бы прикрывает последующее кольцо. Такой способ соединения колец между собой и тергитов со стернитами обусловливает возможность расширения брюшка в продольном и поперечном направлениях. Способность брюшка к увеличению объема имеет огромное биологическое значение: в брюшке рабочей пчелы в основном сосредоточены органы пищеварения, а у матки и трутня – органы размножения. Постоянное изменение объ-

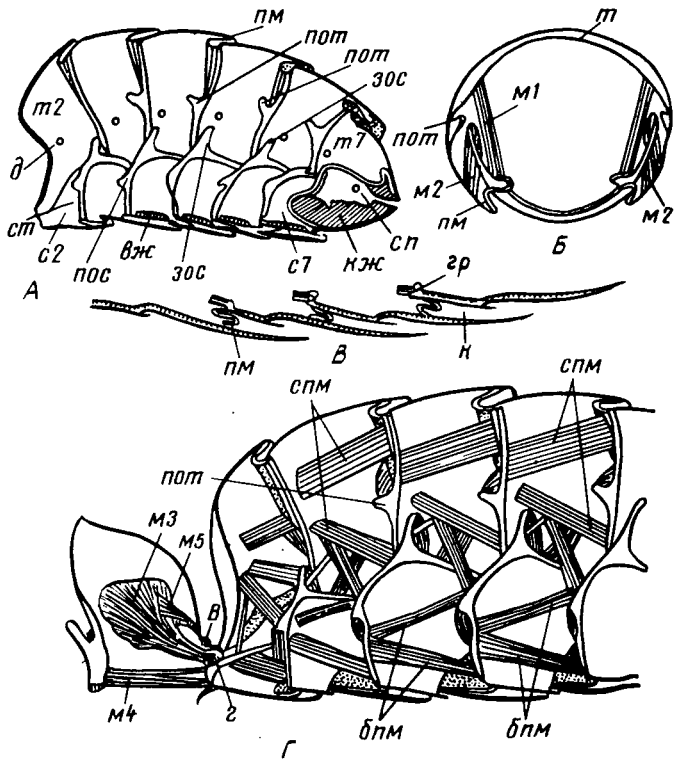


Рис. 8. Строение брюшка рабочей пчелы (по Снодграссу):

А – вид сбоку; *Б* – поперечный разрез; *В* – соединение стернитов; *Г* – мышцы брюшка; *т2–т7* – тергиты брюшка; *с2–с7* – стерниты брюшка; *сп* – стигмальная пластинка; *вж* – восковыделительные железы; *кж* – камера жала; *д* – дыхальце; *м1* – мышцы, сжимающие брюшко; *м2* – мышцы, расширяющие брюшко; *ст* – стебелек; *в* – выступ тергита проподеума; *пм* – плейральная мембрана; *к* – карманы брюшка; *спм* – спинные продольные мышцы; *м3, м4, м5* – мышцы, изгибающие брюшко; *г* – гребень второго тергита; *гр* – гребень (антекоста); *пот* – передний отросток тергита; *пос* – передний отросток стернита; *зос* – задний отросток стернита; *бмп* – брюшные продольные мышцы

ема брюшка крайне необходимо для осуществления процесса дыхания, а также во время зимовки, когда задняя кишка наполняется экскрементами.

Тергит вдоль переднего края имеет утолщение – хитиновый валик с двумя бугорками. Каждый тергит имеет по бокам по паре дыхалец (стигм).

Стернит имеет хитиновый валик спереди и с боков. На валике переднего края имеется два бугорка, а на валике бокового края – отогнутые назад отростки.

Первое брюшное кольцо спереди резко сужено в тонкий стебелек, соединяющий брюшко с грудью.

На четырех последних стернитах (брюшных полукольцах) рабочей пчелы имеется по два более тонких и светлоокрашенных участка хитина, называемые *восковыми зеркальцами.* На восковых зеркальцах в виде тонких пластинок образуется воск. С внутренней стороны восковые зеркальца выстланы железистыми клетками, которые выделяют воск.

Наружные края стернитов своими концами прикрывают начало стернитов последующих сегментов. В результате под каждым сегментом создаются как бы карманы, в которых помещаются выделившиеся восковые пластинки. В период интенсивного выделения воска у пчелы можно видеть края восьми восковых пластинок, выступающих из карманов.

У матки и трутня восковыделительные железы отсутствуют и поэтому на стернитах нет восковых зеркалец. Стерниты матки более широкие. Стерниты трутня гораздо уже, с глубокими перехватами посредине и с длинными игловидными боковыми отростками. Кроме того, девятый стернит недоразвит, но тергит этого сегмента сильно хитинизирован и имеет две пары пластинок, между которыми находится половое отверстие. При спаривании совокупительный орган трутня выворачивается наружу между этими пластинками.

Выросты тергитов и стернитов служат местом прикрепления мышц брюшка. Брюшные мышцы обеспечивают соединение тергитов со стернитами и соединяют отдельные членики между собой. Брюшные мышцы представлены тремя группами:

первая – спинные продольные мышцы – проходят от одной фрагмы к другой, соединяя членики;

вторая – брюшные продольные мышцы – соединяют стерниты соседних сегментов;

третья – дорсо-вентральные мышцы – соединяют тергиты со стернитами.

Сокращение спинных и брюшных продольных мышц приводит к сближению сегментов и укорочению брюшка. За счет этих же групп мышц раздвигаются сегменты, что расширяет брюшко. Сокращение дорсо-вентральных мышц надвигает тергит на стернит, как бы сплющивает брюшко, что важно для дыхательных движений.

Брюшко пчелы состоит из шести сегментов. Последний сегмент брюшка конусообразный, внутри этого сегмента и находится *камера жала.* Между тергитом и стернитом этого сегмента сзади имеется щель, ведущая в камеру жала. Внутри камеры жала помещается *жалоносный аппарат* (рис. 9). Сверху жалоносный аппарат покрыт перепончатым тергитом восьмого брюшного сегмента. По бокам тергит склеротизирован и образует стигмальные пластинки. На каждой пластинке помещается дыхальце, или стигма. Все части жалоносного аппарата действуют как одно целое, несмотря на сложность его строения. Все составные части жала группируются вокруг двух отделов: подвижного и неподвижного.

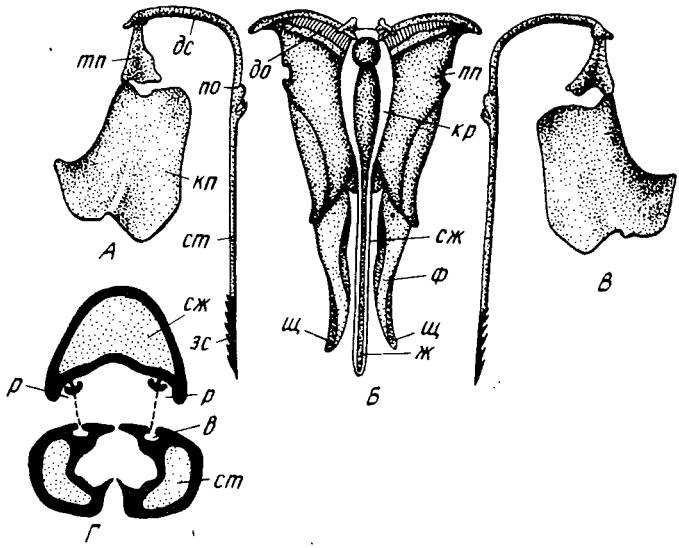


Рис. 9. Жалоносный аппарат пчелы (в расчлененном виде):

А, В – подвижные части жала; *Б* – неподвижная часть жала; *Г* – соединение салазок со стилетами; *кп* – квадратная пластинка; *тп* – треугольная пластинка; *дс* – дужка стилета; *по* – поперечный отросток; *ст* – стилет; *зс* – зазубринки стилета; *ф* – футляр; *пп* – продолговатая пластинка; *сж* – салазки жала; *кр* – колбовидное расширение салазок; *р* – рельсики; *в* – выемка; *щ* – щупики; *ж* – желобок салазок жала; *до* – дугообразные отростки салазок

Неподвижный отдел состоит из салазок. Салазки представляют собой длинный стержень, колбовидно расширенный в передней части и резко суженный в задней. Суженная часть салазок имеет форму желобка, обращенного книзу. В колбовидном расширении салазок имеется большая полость, в которую впадают протоки двух ядовитых желез. Эта полость представляет собой вместилище для яда. От этой полости отходит узкий канал, по которому стекает яд. От колбовидного расширения салазок отходят в стороны и несколько вверх два плоских дугообразных отростка – дуги салазок. Между ними находится вилочка, к которой прикрепляются мышцы.

К дугам салазок примыкают продолговатые пластинки. От заднего конца каждой продольной пластинки отходит назад мягкий футляр, переходящий на конце в щупик, усыпанный чувствительными волосками.

Подвижный отдел – парное образование. Он состоит из стилетов – длинных тонких иголочек, имеющих полость внутри. На концах стилетов имеются 8–10 зазубринок, обращенных острием вверх. У переднего конца стилеты загибаются в стороны, образуя дужки стилетов.

Края дужек соединяются с углом треугольной пластинки, а треугольная пластинка соединяется с квадратной. У верхнего края квадратной пластинки находится смазочная железа, открытая Г. А. Кожевниковым. Ее секрет служит для смазывания трущихся частей жалоносного аппарата. В месте перехода стилета в дужку находится хитиновый вырост – нагнетательный клапан.

Подвижная часть жала с неподвижной соединяется рельсообразно. Вдоль стилетов идут прорези в средней части, а вдоль салазок два выступа (валики салазок).

Жало матки по строению несколько отличается от жала рабочей пчелы: на стилетах всего три–пять зазубринок, салазки жала имеют изогнутую форму.

С основанием салазок связаны ядовитые железы. *Большая ядовитая железа* состоит из длинной тонкой трубочки с развилкой на конце и с резервуаром, в котором накапливается яд. Стенки железы выстланы слоем железистых клеток, выделяющих кислый секрет. Длина железы рабочих пчел из различных семей колеблется в широких пределах (от 9 до 20 мм). Установлено, что между длиной ядовитой железы и злобливостью пчел существует прямая зависимость.

У матки большая ядовитая железа развита значительно сильнее, чем у рабочей пчелы. Длина ее составляет 40–50 мм. Раздваивается железа не на самом конце, а практически сразу же после отхода от резервуара. Сильное развитие большой ядовитой железы у матки по сравнению с железой у рабочих пчел объясняется тем, что она принимает участие в процессе кладки яиц. На поверхности откладываемых маткой яиц всегда содержится тонкий слой секрета этой железы.

Малая ядовитая железа представлена в виде короткой извилистой трубочки, не имеющей резервуара. Выводной проток ее расположен рядом с выводным протоком большой ядовитой железы. Секрет железы имеет щелочную реакцию. Отдельно секреты этих желез ядовитых свойств не имеют. Ядовитые свойства приобретаются при смешивании секретов в полости колбовидного расширения салазок, куда впадают протоки желез.

Молодые пчелы, только что вышедшие из ячеек, запаса яда в резервуаре не имеют и не проявляют агрессивности ни к чужим пчелам, ни к маткам. Они практически не жалят. Со 2-го дня жизни железы начинают продуцировать яд. К 15-дневному возрасту в резервуаре железы накапливается максимальное количество яда, после чего секреторные клетки дегенерируют. Готовый яд хранится в резервуаре железы.

У пчел осенней генерации секреторная деятельность клеток ядовитой железы начинается впервые с 15-го дня, а к 20-му дню их деятельность заканчивается.

* * *

Яд пчелы – это прозрачная, слегка желтоватая вязкая жидкость с сильным запахом. Яд имеет кислую реакцию. В его состав входит в среднем около 60% воды. Основной действующий компонент пчелиного яда – белок, который и обусловливает его ядовитые свойства. Яд содержит до 1% (от сухой массы) гистамина – вещества, вызывающего местное действие на кожу человека, и специфический белок мелиттин, отличающийся высокой активностью. Этот белок имеет молекулярную массу около 35 000. Мелиттин, введенный в кровь человека, вызывает гемолиз крови, падение кровяного давления, блокаду нервно-мышечной системы. Кроме белка, в состав яда входят свободные кислоты: соляная, ортофосфорная и муравьиная. Из минеральных веществ обнаружен фосфорнокислый магний, действующий на нервную систему (вызывает паралич у мелких животных).

У спокойной пчелы жалоносный аппарат спрятан внутри последнего сегмента брюшка, в камере жала. Под воздействием сокращений мышц брюшка жало выходит наружу. Одновременно начинают действовать мышцы самого жала. В момент ужаления стилеты скользят относительно друг друга вперед-назад, что обеспечивает проникновение жала глубоко в ткань. После каждого продвижения вперед стилет закрепляется в ранке за счет зазубринок. В момент внедрения жала поперечные отростки стилетов нагнетают в ранку новые порции яда. Жалоносный аппарат, будучи оторванным от тела пчелы, продолжает функционировать, так как одновременно с ним отрывается последний нервный ганглий и мышцы жала.

Н. М. Артемов, изучавший действие яда на организм человека, показал, что под влиянием малых доз яда у человека усиливается внутренняя секреция гипофизарно-надпочечниковой системы, повышается охранительное торможение в высших отделах мозга.

При ужалении человек ощущает довольно сильную, но непродолжительную боль. Через несколько часов вокруг ужаленного места появляется сильная опухоль, которая держится 3 дня. При большом числе ужалений у человека увеличивается число сокращений сердца, появляется потливость, рвота, зуд по телу, но эти явления довольно быстро проходят.

Пчеловоды, в организм которых длительное время в небольших дозах постоянно поступает пчелиный яд, становятся к нему невосприимчивы. Большое значение имеет индивидуальная чувствительность человека к пчелиному яду. Встречаются люди с повышенной чувствительностью: одно ужаление вызывает у них признаки, напоминающие отравление. Напротив, есть люди, организм которых практически нечувствителен к пчелиному яду.

Чувствительность разных животных к пчелиному яду различна: для всех насекомых одно ужаление пчелы смертельно; мыши поги-

бают от двух-трех ужалений; цыплята – от трех–пяти; лошади – от 1000 ужалений и более.

Яд пчел используют в медицине как эффективное средство лечения ревматизма, язв, опухолей и других заболеваний.

НАРУЖНЫЕ ПОКРОВЫ

Покровы насекомых состоят из двух разнородных образований – живых клеток эпидермиса, или гиподермы, и мертвой кутикулы – продукта выделения этих клеток (рис. 10). Аморфная базальная мембрана подстилает гиподерму снизу, поддерживая ее клетки и ограничивая от гемолимфы. Она имеет мезодермальное происхождение и поэтому не относится к покровным тканям.

Эпидермис представлен непрерывным рядом столбчатых или многогранных клеток, снабженных крупными ядрами. На поверхности каждой клетки, примыкающей к кутикуле, имеются микроворсинки. Одна из самых важных функций эпидермиса – секреторная. Она отчетливо проявляется в растворении старой кутикулы и продуцировании новых кутикулярных слоев во время линьки.

Кроме обычных неспециализированных клеток, в эпидермисе насекомых есть специализированные клетки, образующие волоски и сенсиллы.

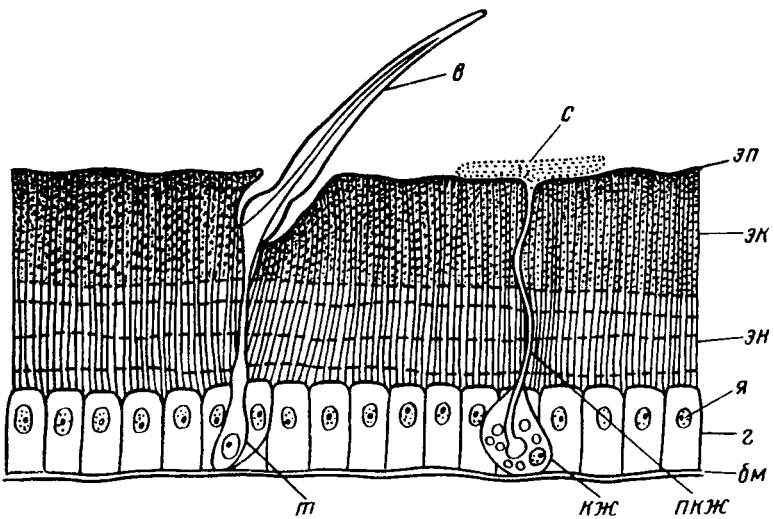


Рис. 10. Схема строения наружного покрова пчелы:

в – волосок; *с* – секрет кожной железы; *эп* – эпикутикула; *эк* – экзокутикула; *эн* – эндокутикула; *я* – ядро клетки эпидермиса; *г* – гиподерма; *бм* – базальная мембрана; *пкж* – проток кожной железы; *кж* – кожная железа; *т* – трихогенная клетка

Кутикула образует наружный скелет, покрывающий все тело пчелы, служит опорой для прикрепления мышц и, следовательно, выполняет механическую функцию. Кутикула защищает тело от различных воздействий внешней среды. В своей основе кутикула эластична и гибка, но очень часто она подвергается уплотнению, или склеротизации. Кутикула имеет сложное гистологическое строение. Она состоит из двух основных слоев: наружного – экзокутикулы и внутреннего – эндокутикулы; с внешней стороны экзокутикула часто бывает покрыта тонким липоидным слоем – эпикутикулой.

Эндокутикула – непосредственно прилегает к клеткам эпидермиса. Она прозрачна, состоит из множества тонких волокнистых пластинок, которые могут ограниченно скользить одна вдоль другой, что наряду с прозрачностью обеспечивает ее эластичность. В этой области процессы затвердевания и пигментации не выражены.

Экзокутикула – может рассматриваться как затвердевшая, окрашенная эндокутикула, утратившая свое первоначальное пластинчатое строение. В состав экзокутикулы входят пигменты, окрашивающие хитин. Желтую, темную и коричневую окраску разных оттенков придает широко распространенный пигмент меланин. Доказано, что на окраску кутикулы влияет интенсивность освещения, температура и влажность. Например, чем выше температура (в пределах от 16 до 35°С), тем светлее бывает окраска кутикулы. Поэтому местные пчелы на севере темного цвета, на юге на их брюшке имеются светло-желтые полосы.

Все слои кутикулы снизу доверху пронизаны многочисленными поровыми канальцами, которые начинаются от эпидермиса и обеспечивают связь с наружной поверхностью покрова. Внутри поровых канальцев проходят нитевидные отростки эпидермальных клеток. Поровые канальцы участвуют в синтезе и транспортировании веществ, формирующих эпикутикулу.

Эпикутикула – наружный, самый тонкий слой кутикулы, она не содержит хитина. Ее главную часть составляет кутикулин – вещество, включающее жиро- и воскоподобные соединения. Восковой слой играет роль барьера, ограничивающего транспирацию и защищающего насекомых от потерь воды. Доказано, что „критическая температура", при которой водопроницаемость покровов резко возрастает, совпадает с температурой плавления воскового слоя.

Воска эпикутикулы обычно покрываются сверху тонким цементным слоем, который выделяется многочисленными кожными железами. В состав этого слоя входят вещества, сходные с шеллаком. Они создают лаковое покрытие эпикутикулы и обеспечивают механическую защиту легкоповреждаемого воскового слоя.

* * *

Кутикула в основном состоит из органических веществ, а неорганические соединения составляют менее 1% сухой массы. Наиболее важными органическими соединениями кутикулы являются хитин, белки, липиды и фенолы. Хитин составляет от 25 до 60% сухого вещества кутикулы. Совместно с белками он формирует основную часть наружного скелета насекомых. Физико-химические свойства хитина подробно изучены. Он нерастворим в воде, щелочах и органических растворителях, но растворяется в крепких минеральных кислотах. В концентрированных растворах солей он растворяется, превращаясь в коллоидную массу. При нагревании с едким кали образуется хитозан, легкорастворимое соединение в сильноразбавленных кислотах.

По химической природе хитин – высокомолекулярный азотсодержащий полисахарид, который напоминает гликоген или целлюлозу, но в отличие от этих соединений содержит аминогруппу NH, связанную с ацетильной группой $O=C-CH_3$. Исходным продуктом для синтеза хитина служит глюкоза.

Вопрос о проницаемости кутикулы пчел имеет огромное значение для понимания взаимоотношения их со средой и защиты от отравлений. Кутикула может не только затруднять, но и облегчать проникновение химических веществ через покровы. Высокая проницаемость покровов пчел для контактных инсектицидов связана со способностью этих ядов растворяться в восках эпикутикулы и с их абсорбцией хитином эндо- и экзокутикулы.

Некоторые инсектициды вызывают нарушение пассивного и активного транспорта воды через покровы. Так, при отравлении хлорорганическими инсектицидами из организма насекомых быстро уходит вода в результате испарения через кутикулу и дыхальца. К числу инсектицидов, в наибольшей степени нарушающих процессы водообмена, относятся фосфорорганические яды и соединения из группы пиретрина.

Установлено, что те яды, которые растворимы в органических растворителях, легко проникают через кутикулу в организм при контакте насекомого с ядом. Объясняется это присутствием в кутикуле липоидов, которые не являются для таких ядов барьером.

Поверхность кутикулы пчелы густо покрыта волосками разнообразной величины и строения, что, несомненно, играет определенную роль в терморегуляции. Установлена прямая корреляционная зависимость между опушенностью тела пчел и их зимостойкостью. Волоски задерживают механические примеси воздуха при дыхании. На груди и ножках у пчелы развиваются разветвленные и пористые волоски, которые удерживают пыльцевые зерна цветков. На некоторых местах тела вырастают особо большие и прочные волоски – щетинки, выполняющие определенные механические функции. Начало волоску дает трихогенная клетка, расположенная в эпидермисе. Она образуется в процессе развития кутикулы.

ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 1

Цель работы. Ознакомиться с оборудованием по препарированию и анатомированию пчел, с устройством бинокулярного и биологического микроскопов (МБС и МБИ). Изучить внешнее строение рабочей пчелы, матки и трутня (строение головы, усиков и ротового аппарата).

Необходимое оборудование и материалы. Настольные лампы, микроскопы МБС-1 и МБИ-1, эмалированные и восковые ванночки, пинцеты, препаровальные иглы, энтомологические булавки, предметные и покровные стекла, вода, салфетки, таблицы, макет пчелы, зафиксированные в 70%-ном растворе спирта матки, рабочие пчелы и трутни.

Методика проведения работы. Преподаватель показывает основное лабораторное оборудование и рассказывает о его назначении. Затем учащиеся знакомятся с инструкцией пользования микроскопами (МБС и МБИ).

Далее учащиеся приступают к выполнению второй части лабораторной работы. Зафиксированных в 70%-ном растворе этилового спирта пчел, маток и трутней раскладывают на предметном стекле (по одному экземпляру) и, пользуясь микроскопом МБС-1, рассматривают при 16-кратном увеличении их строение. Можно использовать и живых пчел, которых фиксируют, обваривая крутым кипятком или подвергая воздействию паров серного эфира, чтобы они выбросили хоботок. Обращается внимание, что тело пчелы состоит из трех отделов: головы, груди и брюшка. На головном отделе рассматривают порядок размещения ротового аппарата, усиков, простых и сложных глаз, а на грудном – крыльев и ножек. Далее рассматривают маток и трутней, отмечая отличия. Данные наблюдений заносят в рабочую тетрадь.

Далее с помощью пинцета отделяют головы у всех особей, рассматривают их под микроскопом. Зарисовывают внешнее строение головы. Сравнивают форму головы матки, трутня и пчелы, расположение простых и сложных глаз. Выполняют рисунки и делают необходимые обозначения к ним.

Затем пинцетом вычленяют ротовые части всех особей. Для этого голову помещают в каплю воды на предметное стекло затылочным отверстием вверх и под микроскопом при 16-кратном увеличении вычленяют хоботок. Пинцетом, находящимся в левой руке, слегка надавливают на затылочную сторону головы пчелы, чтобы обнаружить места прикрепления основания ротового аппарата к голове. Препаровальной иглой, взятой в правую руку, проводят несколько раз по месту сочленения хоботка с головой и отделяют его. Отпрепарированный хоботок помещают в каплю глицерина и накрывают покровным стеклом. Так же поступают с хоботками маток и трутней.

Под микроскопом рассматривают строение хоботков всех особей, измеряют их длину с помощью окуляр-микрометра под увеличением X 20.

В рабочие тетради заносят данные о длине хоботка, а в альбоме делают рисунки и пояснения к ним.

Далее переходят к отделению от головы оставшихся ротовых частей – мандибул и верхней губы. Рассматривают их под микроскопом, отмечают разницу в строении этих органов у рабочих пчел, маток и трутней. Делают рисунки, данные наблюдений заносят в тетрадь.

Наконец, следует выделить пинцетом из сочлененной ямки усик пчелы, трутня и матки, положить на предметное стекло, рассмотреть под микроскопом при 32-кратном увеличении. Обращают внимание на разницу в строении. Зарисовывают усики трутня, рабочей пчелы и матки, делают соответствующие обозначения.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Назовите составные части тела пчелы и их основные придатки. 2. К какому типу относится ротовой аппарат медоносной пчелы? Каковы его основные части?

3. Расскажите о путях взятия пчелой нектара. 4. В чем основные отличительные особенности в строении ротового аппарата различных особей пчелиной семьи? 5. Как называются сегменты брюшка? 6. Опишите строение жалоносного аппарата пчелы. 7. В каком возрасте у пчел железы секретируют яд? 8. Каковы основные компоненты пчелиного яда и какое действие он оказывает на животных и человека? 9. Расскажите о внешних покровах пчелы. 10. Каков химический состав кутикулы?

ГЛАВА 2. ОРГАНЫ ДВИЖЕНИЯ

НОЖКИ

У медоносной пчелы три пары ножек, которые состоят из следующих частей (рис. 11): тазика, вертлуга, бедра, голени, лапки, коготкового членика.

Тазик – это отдел ножки, сочлененный с телом; в месте сочленения тазика с грудью находится впадина. Тазик вместе с плейритом образует туловищное соединение, которое позволяет конечности двигаться вперед и назад.

Вертлуг – маленький членик, который подвижно соединен с тазиком сочленением с вращательным суставом, обеспечивающим передвижение

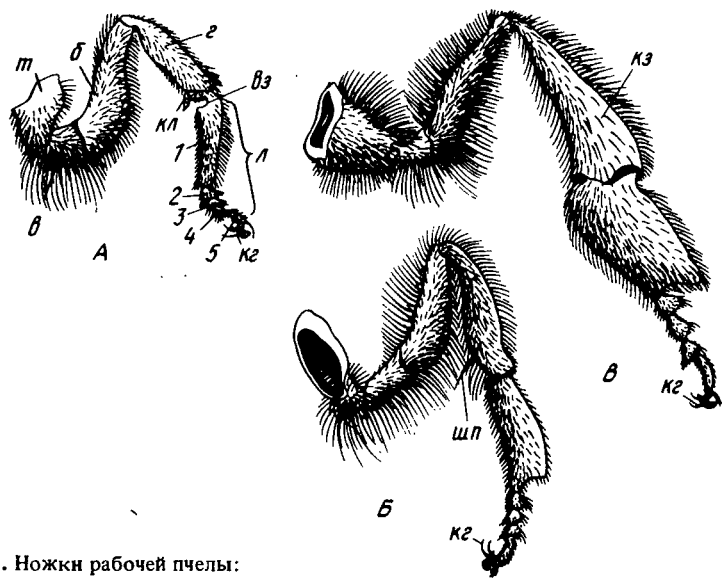


Рис. 11. Ножки рабочей пчелы:

А – передняя ножка; *Б* – средняя ножка; *В* – задняя ножка; *в* – вертлуг; *т* – тазик; *б* – бедро; *г* – голень; *кл* – клапан для чистки антенны; *вз* – выемка для чистки антенны на первом членике лапки; *л* – лапка; *кг* – коготки; *шп* – шпорце для сбрасывания обножки; *кз* – корзиночка для сбора пыльцы; *1–5* – членики лапки

ножки вверх и вниз, а также до некоторой степени вперед и назад, и малоподвижно с бедром.

Бедро – круглая часть ножки. Сочленение бедра с голенью (называется коленным) дает возможность ножке распрямляться, но не позволяет ей перегибаться в обратную сторону.

Голень приблизительно равна по длине бедру, но отличается по ширине на передних, средних и задних ножках.

Лапка в отличие от всех предшествующих частей состоит из члеников: одного большого и четырех маленьких.

Движение ножек обеспечивается двумя группами мышц, одна из которых, начинаясь в груди, заканчивается в ножке, другая целиком лежит в пределах ножки.

Первая группа состоит из трех мышц, которые начинаются на уровне сочленения ножки с грудью и идут – первая к переднему краю тазика, вторая – к вертлужному сухожилию, третья – к заднему краю тазика. Первая мышца приводит, а третья отводит тазик. Вторая мышца вместе с пятой спинно-брюшной является опускателем вертлуга и бедра.

В тазике находятся две мышцы. Из них первая идет от внешней стенки тазика к наружному краю вертлуга, вторая, начинаясь от внутренней части тазика, присоединяется к вертлужному сухожилию. Первая отводит, вторая сгибает вертлуг и бедро.

В вертлуге имеется только одна мышца, которая вызывает вращение бедра.

Движение голени осуществляется двумя мышцами, которые целиком лежат в бедре. Кроме того, в бедре находится третья мышца, от которой отходит длинное сухожилие, переходящее в голень и продолжающееся там.

В голени располагается три мышцы, сгибающие и выпрямляющие лапку. Внутри лапки мышц нет.

Ножки служат пчеле для различных целей: передвижения, опоры тела, сбора и приноса пыльцы, чистки усиков.

Ножки пчелы в спокойном состоянии направлены в сторону и несколько наискось. Благодаря такому положению ножек тело пчелы находится в равновесии. Равновесие сохраняется при беге и ходьбе пчелы. Это достигается тем, что пчела при движении по поверхности одновременно поднимает три ножки, при этом остальные три, опирающиеся на твердую поверхность, создают точку опоры для тела пчелы.

Передвижение пчелы по шероховатой и гладкой поверхности обеспечивают *коготковый членик* и подушечка, расположенные на лапке (рис. 12). Коготковый членик имеет два коготка, они сильно раздвоены и концы их загнуты вниз. Между коготками расположена эластичная подушечка. Над подушечкой находятся пять длинных загнутых щетинок, которые предохраняют ее тонкие стенки. Подушечки представляют собой мешочки, и когда пчела ходит по гладкой поверхности, то она с их помощью присасывается к ней. Присасывание к по-

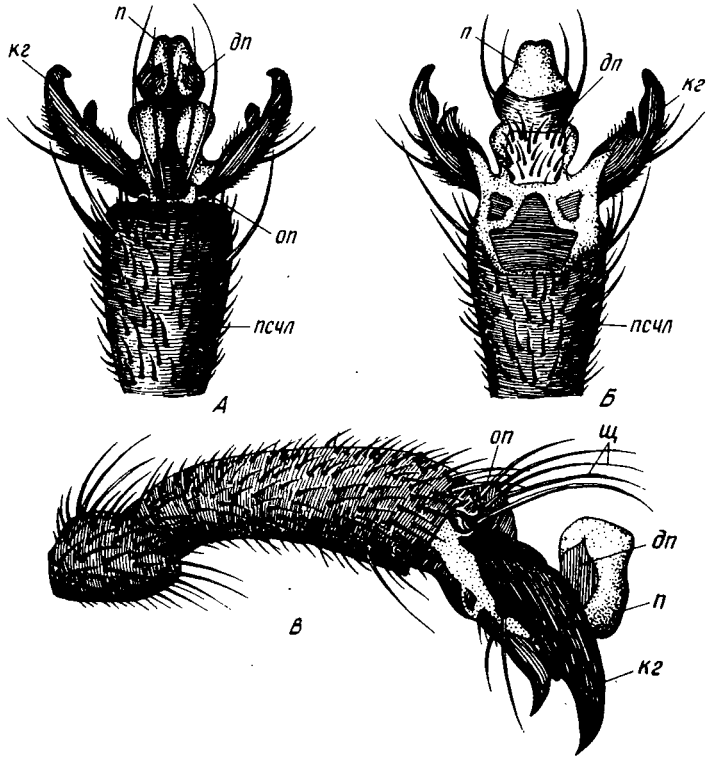


Рис. 12. Коготковый членик пчелы:

А – вид сверху; *Б* – вид снизу; *В* – вид сбоку; *п* – подушечка; *кг* – коготки; *дп* – дополнительные пластинки; *оп* – опорная пластинка; *псчл* – последний членик лапки; *щ* – щетинки

верхности обеспечивается за счет того, что под подушечкой создается вакуум. Не исключено, что главную роль в присасывании подушечки играют клейкие выделения на нижней ее поверхности.

* * *

Несмотря на то что все три пары ножек устроены в основном одинаково, в деталях они различаются в соответствии с выполняемыми функциями.

Передние ножки. Они меньше других и наиболее подвижны. На внутреннем крае первого членика лапки передней ножки имеется полулунная выемка, усаженная короткими, наподобие гребня, хитиновыми щетинками (см. рис. 12). Против выемки находится отрос-

ток – клапан с дополнительной пластинкой, отходящей от заднего конца голени. Вкладывая усик (антенну) в выемку и прикрывая его отростком, пчела протягивает усик назад и вперед. При этом гребнем выемки очищается его наружная поверхность, а посторонние частицы с внутренней стороны соскабливаются дополнительно пластинкой клапана. *Аппарат для чистки усиков* – важное биологическое приспособление, так как на поверхности усиков сосредоточены многочисленные органы чувств. Аппарат для чистки усиков имеется у всех особей пчелиной семьи. Кроме того, первый членик лапки покрыт длинными волосками, образующими пыльцевую щеточку, используемую для чистки ротовых частей, а также для сбора пыльцы с передней части тела.

Средние ножки. Они могут двигаться только взад и вперед по вертикальной оси. На внутренней стороне в нижней части голени имеется игловидный отросток, который называется *шпорцем.* Представляет он собой хитиновую палочку. Шпорце служит для складывания пыльцы в ячейку. Имеется только у рабочей пчелы.

Задние ножки. Они более подвижны, чем средние. С их помощью рабочая пчела приносит в улей пыльцу, прополис. Голень задней ноги медоносной пчелы расширена и ее наружная сторона имеет гладкую вогнутую поверхность, окаймленную жесткими длинными волосками. Желобок, тянущийся по всей поверхности голени, называется *корзиночкой.* В ней укладывается обножка (комочек пыльцы) при работе пчелы на цветках. К вершине голени корзиночка расширяется. Несколько отступая от волосков, на дне корзиночки имеется один большой волос, изогнутый к входу. По самому краю голени расположен ряд острых длинных зубцов, образующих гребень. Расширенную форму имеет и первый членик лапки. С внутренней стороны на нем находится 10–12 рядов тонких щетинок, носящих название *щеточки.* Щеточка, так же как и корзиночка, необходима пчеле при сборе пыльцы. Кроме того, щеточками задних ножек пчелы извлекают восковые пластинки с восковых зеркалец брюшных полуколец. Первый членик лапки (пятка) причленен к голени не всем основанием, а только его передним углом. В результате этого членик может совершать маятникообразные движения. Пространство между голенью и пяткой называется *щипчиками.* Все описанные выше приспособления служат для сбора пыльцы, поэтому ни трутень, ни матка их не имеют.

* * *

Когда пчела работает на цветке, пыльца прилипает к многочисленным густым волоскам на груди и голове. Кроме того, часть пыльцы пчела при помощи челюстей и передних лапок сцарапывает непосредственно с тычинок. Затем эта пыльца складывается на щеточках средних ног. После этого щеточки средних ножек зажимаются между ще-

точками задних, так что пыльца со средней правой ножки переходит на заднюю левую. Таким же образом с левой средней ножки пыльца попадает на заднюю правую. Задние ножки своими жесткими щеточками чистят также брюшко.

С головы, ее придатков и первого сегмента грудного отдела пыльцу пчела очищает главным образом щеточками передних ножек. При этом она смачивает пыльцу секретом желез пищеварительной системы и нектаром. Щеточками средних ножек пчела счищает пыльцу с затылка и последних двух сегментов груди.

Когда на щеточках набирается достаточное количество пыльцы, пчела под брюшком сближает задние ножки таким образом, что гребень одной ножки вычесывается щеточкой другой. В результате на наружной поверхности каждого гребня формируется по комочку пыльцы. Завершающий этап работы заключается в том, что лапка начинает двигаться вперед и назад. В результате этого комочек пыльцы перемещается в корзиночку, в середине которой находится одна крупная щетинка. При помощи щетинки и боковых волосков пыльца удерживается. Этот процесс повторяется многократно, и, в конце концов, в корзиночке образуется большой комок пыльцы, называемый обножкой.

Когда пыльцевой комок становится достаточно большим, пчела возвращается в улей, отыскивает ячейку, предназначенную для запасов корма и, упираясь средней ножкой в верхний конец комка, выталкивает его из корзиночки.

Масса обножки во многом зависит от вида растения, погодных условий и в некоторой степени сезона. Летом она несколько тяжелее, чем весной и осенью. В среднем масса обножки 10–15 мг, в отдельных случаях при благоприятных условиях может достигать 20 мг.

КРЫЛЬЯ

Крыльев у пчелы две пары и являются они придатками средне- и заднегруди. Крылья развиваются полностью только при переходе пчелы из стадии куколки во взрослое состояние. Закладываются они в виде мешкообразного зачатка покровов средне- и заднегруди. С ростом куколки этот зачаток разрастается, его брюшная и спинная стенки сближаются. У взрослой пчелиной особи крыло – тонкая, эластичная пластинка, по которой проходят жилки, представляющие собой затвердевшие участки полых трубок. По ним во время формирования крыла нагнетается гемолимфа, расправляя крыловую пластинку.

Жилки – механическая опора крыла, они помогают преодолевать сопротивление воздуха при полете. В крыле различаются продольные жилки, частично ветвящиеся, и поперечные соединяющие продольные друг с другом (рис. 13). Между жилками натянуты тонкие прозрачные перепонки. Рисунок из продольных и поперечных жилок называется *жилкованием.*

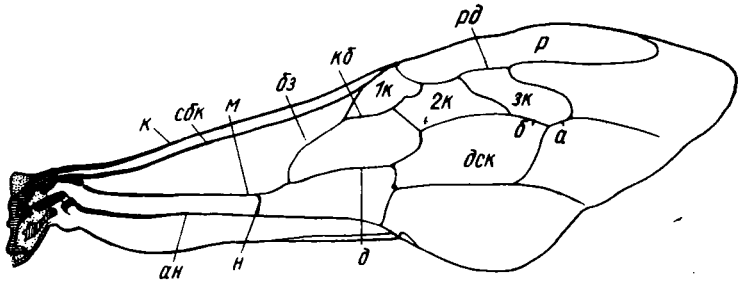


Рис. 13. Схема жилкования переднего крыла рабочей пчелы.

Жилки: к – костальная; *сбк* – субкостальная; *м* – медиальная; *бз* – базальная; *кб* – кубитальная; *рд* – радиальная; *д* – дискоидальная; *н* – невральная; *ан* – анальная. *Ячейки: 1к, 2к, 3к* – первая, вторая, третья кубитальные; *р* – радиальная; *дск* – дискоидальная; *а, б* – отсеки третьей кубитальной ячейки

Каждая жилка в зависимости от ее расположения на крыле имеет определенное название.

На крыльях пчелы от основания отходят четыре продольных жилки: костальная, субкостальная, медиальная, анальная (см. рис. 13).

Костальная жилка, образующая утолщенный передний край крыла, отходит от плечевой пластинки, не ветвится.

Субкостальная жилка идет рядом с костальной, на середине крыла сливается с ней. Она также не ветвится.

Медиальная, или срединная, жилка, короткая, разделяется на две ветви – базальную, соединяющуюся с субкостальной, и дискоидальную.

Кубитальная жилка отходит от середины жилки и тянется вдоль крыла почти до его конца.

Радиальная жилка связана с кубитальной тремя межкубитальными жилками.

Анальная жилка сначала идет параллельно медиальной, затем расходится с ней. Между ними находится короткая невральная жилка.

На крыльях пчелы развиты также следующие продольные жилки: субдискоидальная, первая возвратная, вторая возвратная.

Жилки образуют на крыле замкнутые *ячейки*, которые, так же как и жилки, имеют названия: радиальная, кубитальная, дискоидальная. Их названия определяются по прилегающим продольным жилкам. При установлении породы медоносных пчел хорошо характеризует их породную принадлежность *кубитальный индекс* (см. рис. 13), который определяется по формуле *а/б* 100%, т. е. отношением длины одной жилки (*а*) третьей кубитальной ячейки к другой (*б*). Этот признак практически не подвергается сезонным изменениям, слабо коррелирует с остальными экстерьерными признаками.

Заднее крыло имеет сходное строение, но значительно меньше переднего. Кроме того, у трутней встречается добавочное жилкование задних крыльев. Специфика жилкования заднего крыла отражает индивидуальные особенности каждой матки, а отсюда и отдельных пчелиных семей. Следовательно, можно считать, что специфика жилкования задних крыльев является морфологическим признаком при определении принадлежности пчел к той или иной группе или линии одной породы.

Заднее крыло снабжено на переднем крае рядом *крючков*, направленных вверх. При движении пчелы переднее крыло с расположенной на заднем крае складкой скользит по заднему и крючки цепляются за нее. Этим достигается прочное сцепление передней пары с задней. При складывании они легко разъединяются. У рабочей пчелы на заднем крыле число крючков колеблется от 15 до 27; у матки – от 13 до 23; у трутня – от 13 до 29.

В отличие от рабочих особей у трутней в ряде случаев обнаруживается аномалия – множество зацепок. У особей, несущих признак множественных зацепок, наблюдается увеличение общего числа зацепок (27–36), причем число аномальных зацепок на крыле колеблется от 1 до 16.

Наблюдаются также породные различия в количестве зацепок. Так, например, северные пчелы имеют меньше зацепок, чем южные.

Сочленение крыла с телом представляет собой сложный механизм, который обеспечивает крылу быстроту взмаха и определенные повороты крыла при взмахе. Кроме того, сочленение обеспечивает складывание крыла. Крыло прикреплено к мембране между спинкой и плейритами груди. Место прикрепления крыльев к мембране подвижно.

Роль точки опоры для крыла играет *столбик* – вырост плейрита. Снаружи от столбика лежит длинное плечо; от места прикрепления к мембране сегмента до столбика – короткое плечо. Смещение спинки ведет к поднятию крыла. Качание крыла обеспечивается благодаря тому, что концы жилок не доходят до края крыла.

Существенную роль в работе крыльев играет серия *сочленовных пластинок*, несколько аксиллярных и промежуточная. Эти пластинки укрепляют основание крыла, обеспечивают его сгибание по наружным линиям и передачу движения к концам жилок.

Полет пчелы сильно отличается от полета птицы тем, что у пчелы крылья лишены мышц.

Более того, крылья насекомых только аналогичны крыльям позвоночных, но не гомологичны. В отличие от птиц у большинства насекомых мышцы прикреплены не к крыльям, а к стенке тела, причем таким образом, что даже самые слабые изменения формы грудного отдела заставляют крылья быстро подниматься и опускаться.

Движение крыльев в полете координируется и направляется в первую очередь энергией *мышц непрямого действия*, т. е. мышц,

не соединенных с крылом. К этой группе относятся продольные спинные и вертикальные мышцы. Сокращение вертикальных мышц оттягивает вниз тергит. В результате крылья на противоположной стороне от точки опоры поднимаются. При сокращении продольных мышц тергит выгибается, а крыло опускается. Движения стенки тела едва заметны, но, поскольку плечи рычага по обе стороны от точки опоры крыла имеют различную длину, размах движения кончиков крыльев в несколько сот раз больше. Вторая группа мышц – *мышцы прямого действия*, которые обеспечивают поворот крыла вдоль продольной оси, а также отводят его вперед и назад.

Основную роль в полете играют непрямые мышцы (рис. 14). Полость груди у медоносной пчелы целиком заполнена ими. Их две пары. Первая пара прикреплена к передней и задней фрагмам среднегруди. Сокращение этих мышц приводит к некоторому сближению фрагм в сегменте за счет изгиба вверх и увеличения ее кривизны. В результате основание крыла поднимается, а гребная часть крыла опускается. Вторая пара продольных спинных мышц значительно меньше первой. Натянута она между задней фрагмой и скутумом. Эти мышцы также участвуют в опускании крыла. Следовательно, продольные мышцы играют роль опускателей.

Другая группа мышц непрямого действия – вертикальная мускулатура. Они идут от спинки груди к стерниту груди. При сокращении

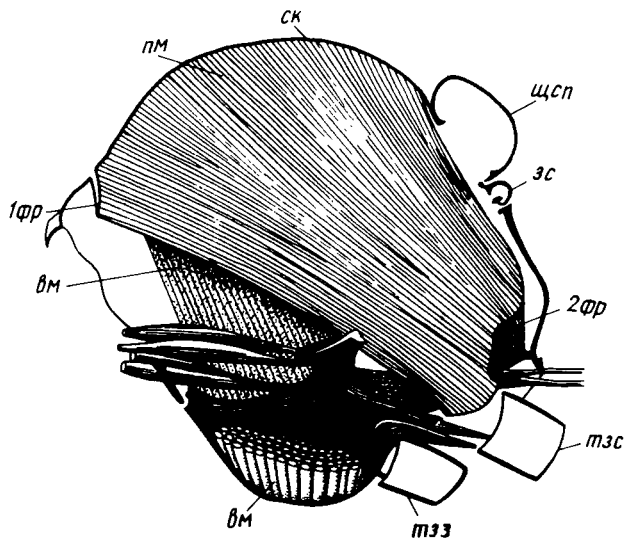


Рис. 14. Непрямые летные мышцы трутня:

вм – вертикальные мышцы; *1фр*, *2фр* – выросты внутреннего скелета груди (фрагмы); *пм* – продольные мышцы; *ск* – скутум; *щсп* – щиток среднеспинки; *зс* – заднеспинка; *тзс* – тазик средней ножки; *тзз* – тазик задней ножки

они притягивают спинку к груди, вследствие чего осуществляется подъем гребной части крыла вверх.

У многих насекомых частота взмахов крыла связана с частотой нервных импульсов, поступающих в мышцы, участвующие в полете. У пчел частота взмахов крыльев не зависит от частоты поступающих нервных импульсов. Когда частота нервных импульсов превышает определенную минимальную величину, крылья производят взмахи, но с бо́льшей частотой, которая определяется самими мышцами; эта частота зависит от напряжения в двух системах мышц-антагонистов.

Мышцы прямого действия представлены плейральными мышцами передней и задней групп и аксиллярными. Крыло во время полета поворачивается вдоль продольной оси, а также отводится вперед и назад.

Передняя пара плейральных мышц при сокращении тянет костальный край вниз; передний край крыла, опирающийся на плейральный столбик, опускается. Задняя пара при сокращении тянет задний край крыла вниз, участвует также в складывании крыла. С помощью плейральных мышц при полете создается пропеллирующий эффект. При этом каждое крыло можно рассматривать как своего рода пропеллер. Движение крыла при полете характеризуется сложной траекторией, имеющей вид цифры 8, наклоненной верхним концом назад; при свободном движении вперед эта восьмерка растягивается и превращается в синусоиду. Сложные движения крыльев в полете являются комбинацией более простых движений вверх и вниз, вперед и назад, изменения наклона (рис. 15). При этом пчела делает большое количество вертикальных взмахов крыла.

Для насекомых характерны три вида полета: планирующий, парашютный и гребной. Для пчел присущ гребной полет. Осуществляется он при помощи непрерывных ритмических ударов крыльями.

ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 2

Цель работы. Изучить строение ножек и крыльев особей пчелиной семьи.

Необходимое оборудование и материалы. Микроскопы МБС-1, ванночки, препаровальные иглы, энтомологические булавки, глазные ножницы, предметные стекла, глицерин, вода, салфетки, макет пчелы, таблицы, заспиртованные матки, трутни и рабочие пчелы.

Методика проведения работы. Первоначально, пользуясь лупой, необходимо познакомиться с общим строением ножки, найдя тазик, сочленяющий ножку с грудью, вертлуг, который находится между тазиком и бедром, бедро и лапку. Пинцетом отделяют переднюю, среднюю и две задние ножки (одну из них кладут наружной, а другую – внутренней стороной), помещают на предметное стекло и при 16-кратном увеличении рассматривают под микроскопом. Отмечают различия в строении задних ножек всех особей пчелиной семьи. Зарисовывают строение передней, средней и задних ножек со всеми имеющимися на них бнологическими приспособлениями, изучению которых необходимо уделить особое внимание.

При сравнительном изучении строения задней ножки матки и трутня обращают внимание на то, что корзиночки, щеточки, щипчики, пыльцевой гребешок, ушко отсутствуют на их ножках.

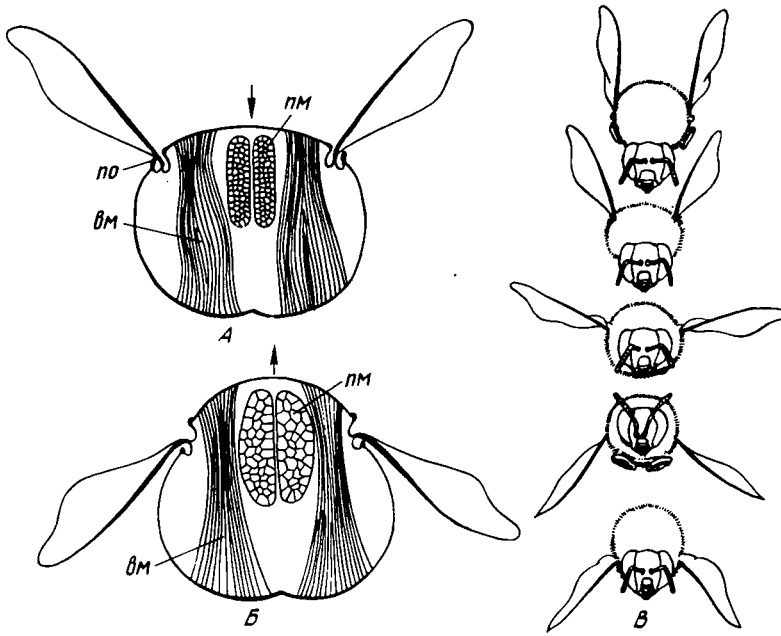


Рис. 15. Схема движения крыла:

А – крылья подняты вверх на плевральном отростке (*по*) посредством надавливания на их основание спинки груди, вызванного сокращением непрямых вертикальных мышц (*вм*); *Б* – крылья опущены вниз вследствие выправления спинки груди под влиянием сокращения продольных мышц (*пм*); *В* – последовательные положения крыла трутня в полете

Далее от грудного отдела пчелы пинцетом отделяют переднее и заднее крылья. Помещают их на предметное стекло и рассматривают под микроскопом при 16-кратном увеличении. Делают рисунки формы и строения каждого крыла, указывая жилки, ячейки между жилками крыла, приспособления для сцепления крыльев (складку по заднему краю переднего крыла и зацепки на переднем крае заднего крыла).

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Как устроены ножки медоносной пчелы? 2. Какие функции выполняют ножки? 3. Охарактеризуйте процесс сбора пыльцы и дальнейшего формирования обножки. 4. Какие приспособления на ножках служат для сбора пыльцы? 5. Каким образом пчелы чистят тело? 6. Что представляет из себя крыло? Каково его строение? 7. Назовите жилки и ячейки, расположенные на крыле. 8. Каковы строение и роль крыловой мембраны? 9. Какие группы мышц принимают участие в работе крыльев? 10. Как образуется единая крыловая пластинка?

РАЗДЕЛ II. АНАТОМИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ МЕДОНОСНОЙ ПЧЕЛЫ

ГЛАВА 3. ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

ОРГАНЫ ПИЩЕВАРЕНИЯ

Отделы пищеварительного канала. Пищеварительный канал медоносной пчелы состоит из передней, средней и задней кишок. К передней кишке относятся ротовые органы, глотка, пищевод, медовый зобик и промежуточная кишка, или мышечный желудок. Средняя кишка не подразделяется на отделы. Задняя кишка делится на тонкую и толстую (рис. 16). Кишечный канал у рабочей пчелы достигает 35 мм, у матки – 39, у трутня – 47 мм.

Передняя и задняя кишки образованы путем впячивания эктодермы зародыша; средняя кишка – из энтодермы.

Пищеварительный канал начинается в голове *ротовым отверстием*, по краям которого находятся *ротовые придатки. Глотка* соединяется с ротовым отверстием, в задней части переходит в узкий *пищевод.* В основании глотки находится *глоточная пластинка.* Стенки глотки имеют петли, при распрямлении которых увеличивается ее просвет. Просвет глотки увеличивают также мышцы, которые расположены между глоточной пластинкой и кутикулой головной капсулы. За счет сокращения сжимающих мышц происходит уменьшение просвета глотки. При сокращении мышц, окружающих глотку, пища проталкивается в пищевод, стенки которого имеют многочисленные складки. Стенка пищевода устроена следующим образом: снаружи находится слой мышечных волокон, внутри – тонкий клеточный слой, содержащий хитин. Мышцы пищевода, сокращаясь, проталкивают проглоченную пищу в медовый зобик или выталкивают обратно на хоботок. Пищевод занимает всю грудь. В передней части брюшка он расширяется и переходит в *медовый зобик*. Стенки медового зобика имеют множество петель, за счет которых медовый зобик может сильно увеличиваться при наполнении нектаром. Объем медового зобика в среднем 14–18 мм^3, но в отдельных случаях, наполненный нектаром, может достигать 55 мм^3. У матки и трутня медовый зобик недоразвит и имеет вид небольшого узенького мешочка. Медовый зобик является резервуаром для складывания нектара. Как правило, при обильном медосборе медоносная пчела приносит в улей по 40–50 мг нектара. Если медосбор скудный, то количество принесенного нектара составляет 15–25 мг.

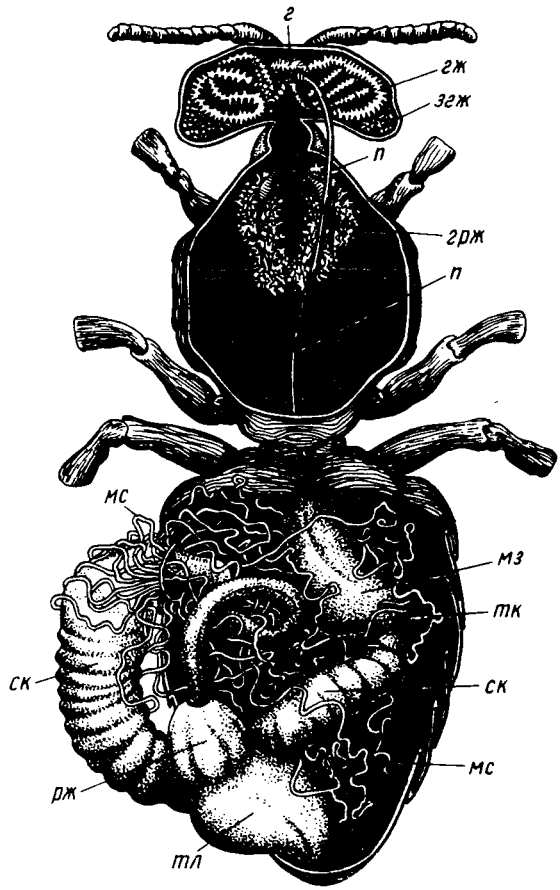


Рис. 16. Органы пищеварения:

г – глотка; *гж* – глоточная железа; *згж* – заднеглоточная железа; *п* – пищевод; *грж* – грудная железа; *мз* – медовый зобик; *тк* – тонкая кишка; *ск* – средияя кишка; *тл* – толстая кишка; *мс* – мальпигиевы сосуды; *рж* – ректальные железы

Наружная сторона стенки медового зобика содержит мышечные слои, сокращение которых уменьшает объем зобика. В результате этого через пищевод и хоботок содержимое медового зобика выдавливается в ячейку. Кроме того, пчела в зобике приносит воду в улей, перемещает мед внутри гнезда.

В стенках медового зобика никаких желез нет, вследствие этого в нем никакие ферменты не вырабатываются. Инвертирование сахаров происходит в нем под влиянием инвертазы, выделяемой гипофарингеальными железами. В медовый зобик инвертаза попадает из глотки одновременно с нектаром. Затем уже инвертированный нектар благодаря сокращениям мышц, расположенных в стенках медового зобика, пчела отрыгивает в глотку.

За медовым зобиком расположена *промежуточная кишка,* или *клапан медового зобика,* который соединяет его со средней кишкой. Этот клапан представляет собой оригинальную по своему устройству часть пищеварительного канала, которая состоит из головки и небольшой трубки, или рукава. По внешнему виду он похож на маленькую воронку, расширенная часть которой входит в медовый зобик, а узкая, трубковидная часть, в среднюю кишку. Головка клапана с внутренней и внешней стороны покрыта кутикулой, содержащей хитин. Отверстие головки прикрыто четырьмя большими лопастями — губами, которые образуются за счет двух взаимно перпендикулярных разрезов. Эти губы снабжены сильно развитой мускулатурой, кроме того, поверхность этих губ хитинизирована. Промежуточная кишка выполняет роль клапана. Так, продвижение пищи из медового зобика в среднюю кишку может произойти только в том случае, когда губы клапана и трубка открыты, а мышцы медового зобика сокращаются. В этом случае мед под давлением поступает в среднюю кишку. Если же просвет нижней части рукава под действием сокращения мышц, залегающих в его стенках, закрывается, то жидкость из головки клапана пройти в среднюю кишку не может.

Промежуточная кишка, помимо роли клапана, играет роль фильтра, очищающего поступающий в медовый зобик нектар от зерен пыльцы.

Средняя кишка (рис. 17) — главный отдел кишечника, в котором корм переваривается и усваивается. Здесь сложные вещества под влиянием ферментов расщепляются на простые, которые всасываются затем эпителиальными клетками. Средняя кишка — самый длинный отдел кишечника. У рабочей пчелы его длина 10 мм, у матки — 13, у трутня — 19 мм.

Внутренние стенки средней кишки образуют многочисленные складки, которые значительно увеличивают пищеварительную поверхность кишки. Внешняя сторона стенки средней кишки состоит из трех мышечных слоев. Мышцы, сокращаясь, продвигают корм по кишечнику. Внутренняя сторона стенки средней кишки состоит из эпителиального слоя, образующего многочисленные мелкие складки. Эти складки возникают в результате чередования мелких клеток с группой крупных. Мелкие клетки называются криптами. Крипты представляют собой небольшие участки протоплазмы конусовидной формы с несколькими ядрами. С боков к ним прилегают цилиндрические клетки, которые увеличиваются в размере по мере удаления от крипт. По мнению большинства исследователей, крипты являются регенерационными центрами; из них развиваются новые эпителиальные клетки. У пчел, как и у ряда других насекомых, пища в средней кишке не соприкасается непосредственно с эпителиальными клетками. От механического воздействия пыльцевых зерен на нежные клетки эпителия предохраняет перитрофическая мембрана. По мнению М. В. Жеребкина (1965), перитро-

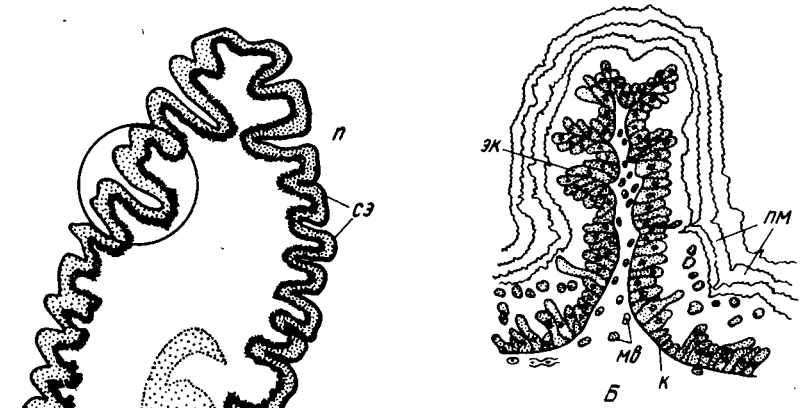


Рис. 17. Средняя кишка пчелы:

А – общий вид; *Б* – разрез складки; *п* – передний конец кишки; *сэ* – складки эпителия; *эк* – эпителиальные клетки; *мв* – мышечные волокна (поперечный разрез); *к* – крипты; *пм* – перитрофическая мембрана; *з* – задний конец

фическая мембрана прежде всего является продуктом выделения секреторных клеток эпителия средней кишки. Этот секрет содержит большое количество белковых веществ, в том числе и ферментов. Наиболее значительно перитрофическая мембрана представлена в переднем конце средней кишки.

Перитрофическая мембрана имеет большое значение для пищеварения, кроме того, она выполняет защитную функцию, служит резервуаром для предварительного накопления ферментов.

Границей между средней и задней кишкой служит пилорический клапан со сфинктером, закрывающим просвет средней кишки. Сюда же впадают органы выделения – мальпигиевы сосуды, представляющие

собой тонкие длинные извивающиеся трубки в количестве 80–100 штук. Наружный конец этих трубок заканчивается слепо, внутренний прикреплен своим основанием к кишечнику. Стенки этих трубок состоят из одного слоя эпителиальных клеток с тонкой кутикулярной оболочкой.

В организме в результате усвоения и распада белков образуются вода, CO_2, мочевая кислота, ураты. Вода и углекислый газ удаляются из организма с помощью дыхательной системы, а вредные азотсодержащие вещества вбираются из постоянного тока крови мальпигиевыми сосудами, откуда они потом попадают в заднюю кишку и вместе с экскрементами выводятся из организма. Мальпигиевы сосуды названы в честь итальянского ученого Мальпиги, обнаружившего их у насекомых еще в XVII в.

Непосредственно *задняя кишка* состоит из двух отделов – из тонкой кишки и расширенной толстой, иначе называемой прямой, на конце которой находится анальное отверстие. Изнутри задняя кишка выстлана хитиновой оболочкой.

Тонкая кишка является соединительным отделом между средней и прямой кишкой. Внутренние стенки тонкой кишки состоят из опорной пластинки и хитиновой оболочки, имеющей зубчики. Снаружи тонкая кишка покрыта мощными кольцевыми мышцами, сокращение которых способствует прохождению остатков пищи в прямую кишку.

Прямая кишка представляет собой хитиновый мешочек с хорошо развитым мышечным слоем. Это наиболее сложно устроенный отдел задней кишки. В нем происходит окончательное формирование экскрементов. У медоносной пчелы кишка невелика, но она сильно растягивается за счет эластичных складчатых стенок. Большая вместимость прямой кишки имеет важное значение для зимовки пчел, так как при нормальном состоянии пчелы зимой в улье не испражняются. За 6–7 мес зимовки в прямой кишке накапливается большое количество экскрементов, в результате этого брюшко пчелы раздувается, а масса кала может достигать половины массы тела. Освобождаются пчелы от кала только во время весеннего облета.

Задняя кишка в процессе пищеварения не участвует, главная ее функция заключается в окончательном формировании экскрементов и выводе их наружу через анальное отверстие.

В стенках прямой кишки у переднего края находятся на одинаковом расстоянии друг от друга шесть продольных утолщений, которые вдаются в просвет кишки в виде овальных выступов. Это так называемые ректальные железы. Они выделяют фермент каталазу, предохраняя организм от вредных последствий, которые могут возникнуть при заполнении прямой кишки каловыми массами, от загнивания и брожения.

Железы, принимающие участие в процессах пищеварения. У медоносной пчелы имеются железы, расположенные в головном и частично грудном отделах (рис. 18). Они выделяют секрет, участвующий

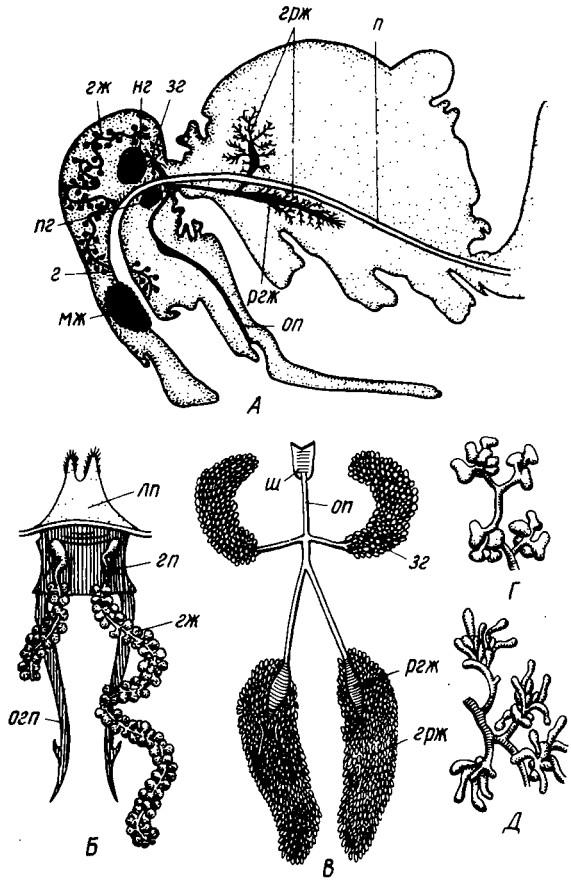


Рис. 18. Головные и грудные железы рабочей пчелы:

А – схема расположения головных и грудных желез (*мж* – мандибулярные железы, *г* – глотка, *пг* – подглоточный ганглий головного мозга, *гж* – гипофарингеальные железы, *нг* – надглоточный ганглий головного мозга, *зг* – заднеглоточные железы, *грж* – грудные железы, *п* – пищевод, *ргж* – резервуар грудной железы, *оп* – общий проток заднеголовиых и грудных желез); *Б* – строение гипофарингеальных желез (*огп* – отросток гипофарингеальной пластинки, *лп* – лопасть подглоточника, *гп* – гипофарингеальная пластинка, *гж* – гипофарингеальная железа); *В* – строение заднеголовных (*зг*) и грудных (*грж*) желез (*ш* – шприц, *оп* – общий проток заднеголовной и грудной желез, *ргж* – резервуар грудной железы); *Г* – детали строения заднеголовной железы; *Д* – детали строения грудной железы

в процессах пищеварения и входящий в состав молочка, используемого для кормления личинок и взрослых маток.

Глоточная, или *гипофарингеальная*, *железа* развита только у рабочих пчел. Имеет два длинных хитиновых протока. Расположена в голове впереди и позади зрительных лопастей мозга. Выводные отверстия имеются на подглоточной пластинке. Железы состоят из железистых клеток. Для гипофарингеальных желез характерны возрастные и сезонные изменения. Так, у только что вышедшей из ячейки пчелы они практически не развиты и не образуют секрета. Затем начинают происходить изменения в состоянии желез: увеличиваются в размерах альвеолы, появляются вакуоли с секретом. У 9–12-дневной пчелы гипофарингеальные железы достигают максимального развития. Затем с возрастом секреторная деятельность желез снижается. Профессор Г. А. Кожевников считал, что деятельность гипофарингеальных желез является основной в процессе переработки нектара в мед. В настоящее время доказано, что гипофарингеальные железы секретируют фермент инвертазу, принимающую участие в расщеплении сложных сахаров нектара на простые. Кроме того, гипофарингеальные железы участвуют в выделении составных частей молочка рабочих пчел, используемого ими для кормления личинок.

Верхнечелюстная, или *мандибулярная*, *железа* развита у матки лучше, чем у рабочей пчелы, а у трутня она атрофирована. Имеет один выводной проток, который находится у основания внутренней стороны мандибулы (верхних челюстей). Сама железа расположена в голове над основанием верхней челюсти, представляет собой двулопастной мешочек, стенки которого имеют железистые клетки. Для верхнечелюстной железы также характерны возрастные изменения. Ее развитие начинается у пчел в возрасте 1–7 дней, максимальное ее развитие приходится на период от 2 до 20 дней, затем ее функция затухает. Секрет верхнечелюстной железы входит в состав личиночного корма. Если рабочая пчела прекращает кормить личинок, то железа начинает секретировать фермент, растворяющий воск при строительстве сотов. У матки секрет, выделяемый верхнечелюстной железой, предотвращает развитие яичников у рабочих пчел и подавляет в значительной мере инстинкт роения.

Верхнечелюстная железа неплодной матки выделяет секрет, привлекающий к ней трутней при брачных полетах.

Заднеголовная железа лучше всего развита у матки, хуже – у трутня. Промежуточное положение между ними занимает рабочая пчела. Выводной проток находится у основания язычка. Сама железа расположена в затылочной области головы, позади головного мозга. Состоит из многочисленных долек с выводными протоками. Секрет заднеголовной железы содержит жир и служит для смазывания хитиновых частей хоботка.

Грудная железа развита у всех особей пчелиной семьи. Выводной проток, соединенный с протоком заднеголовной железы, выходит у основания язычка. Поэтому эти железы, по месту выхода их протока, объединяют общим названием нижнегубной железы. Грудная железа

парная, расположена в передней половине груди. Секрет этой железы активизирует ряд ферментов в средней кишке. Кроме того, этим секретом пчела увлажняет сухой сахар при питании им.

КОРМА, ПЕРЕРАБОТКА КОРМОВ, ПИЩЕВАРЕНИЕ

Корма. Их химический состав и влияиие на пчелиную семью. Для получения энергии, построения и восстановления тканей или регулирования физиологических процессов пчеле требуются корма, содержащие углеводы, жиры, белки, воду, минеральные вещества, витамины и др.

Поступив в организм, эти питательные вещества участвуют в химических реакциях, которые носят название *обмена веществ,* или *метаболизма.* Наличие процессов обмена является одной из характерных особенностей живых организмов.

Углеводы – группа органических соединений, состоящая из углерода, водорода и кислорода. К наиболее типичным углеводам относятся крахмал и сахара. Последние являются основными источниками энергии в рационе медоносной пчелы. Под влиянием пищеварительных ферментов (в первую очередь инвертазы) сложные поли- и олигосахариды подвергаются расщеплению до моносахаридов: глюкозы и фруктозы, которые усваиваются организмом. В зрелом меде тростникового сахара чрезвычайно мало, всего лишь 1,3%, тогда как содержание глюкозы и фруктозы более 70%.

Белки, или *протеины,* – высокомолекулярные природные органические вещества, построенные из аминокислот. Белки различаются между собой по числу и видам содержащихся в них аминокислот. Когда клетки организма синтезируют белок определенного типа, в их распоряжении должны быть все аминокислоты, входящие в состав этого белка. Если каких-либо аминокислот нет или их слишком мало, данный белок не может быть построен. В природе существует около 30 аминокислот, которые делят на незаменимые и заменимые. Те кислоты, которые не способны вырабатывать животные клетки, называются незаменимыми. Они должны быть получены с кормом. Существует 10 незаменимых аминокислот, и белки, в которых все они содержатся в достаточном количестве, называются полноценными белками. К таким аминокислотам относятся лизин, лейцин, валин, аргинин, метионин, гистидин, изолейцин, фенилаланин, триптофан, треонин. В организме белки под влиянием протеолитических ферментов подвергаются расщеплению до аминокислот. Взаимное превращение аминокислот приводит к образованию конечных продуктов – двуокиси углерода воды и азота. Азот отщепляется в виде аммиака, а затем обезвреживается посредством синтеза мочевины.

Жиры, или *липиды,* – наиболее концентрированные источники энергии. Так же как и белки, являются структурными компонентами цитоплазмы. Энергетическая ценность жиров более чем в 2 раза выше,

чем углеводов. При этом они содержат меньше воды, чем углеводы и белки. В жирах содержатся жирорастворимые витамины. Жиры расщепляются путем гидролиза на глицерин и жирные кислоты.

Витамины – сравнительно простые химические соединения, которые присутствуют в корме в столь малых количествах, что не могут служить источниками энергии, но тем не менее крайне необходимы для жизнедеятельности и нормального роста пчел. Витамины делятся на две главные группы – жирорастворимые, которые растворяются в жирах (A, D, E, K), и водорастворимые, которые хорошо растворяются в воде (C, B). В настоящее время известно химическое строение практически всех витаминов и большинство из них синтезировано.

Вода необходима пчелам для нормального существования. Установлено, что медоносные пчелы используют воду для разбавления меда, необходимого для выработки личиночного корма. Весной сборщиц воды много. Однако, как только начинается обильное выделение растениями нектара, число пчел, собирающих воду, резко сокращается, так как в нектаре содержится до 40–70% воды. Иногда источником воды для пчел служит конденсированная влага на внутренних стенках улья. Это наблюдается обычно зимой. Кроме того, потребность в воде у пчел удовлетворяется за счет воды, которая образуется в теле самих пчел в качестве побочного продукта окисления углеводов или сахаров, которыми они питаются. Для семьи средней силы, воспитывающей одновременно от 7 до 9 тыс. личинок, требуется в сутки от 40 до 50 г воды; сильной семье – до 200 г. Особенно велика потребность в воде весной, когда приток воды в улей ограничен. Очень большая потребность пчел в воде наблюдается во время перевозок пчелиных семей летом. Воду в улей приносят не только для утоления жажды, но и для регуляции влажности в жаркую погоду.

В процессе обмена немаловажную роль играют *минеральные вещества.*

Пчелы питаются пыльцой растений и нектаром, которые обеспечивают их необходимыми питательными веществами.

Пыльца – основной источник белков, жиров, витаминов и неорганических веществ в рационе пчел. Установлено, что пыльца, собранная с разных видов растений, различается по своему химическому составу. Содержание белка варьирует от 4,5% в пыльце кукурузы, до 30 – орешника, 35% – пальмы. Среднее содержание жира изменяется от 1% в пыльце берез до 14,4% – одуванчика. Смешанная пыльца (с разных видов растений) имеет более высокую питательную ценность, в ней много жира, фосфора, кальция и магния, витаминов группы B и C, аминокислот (тирозина, аланина, триптофана, лейцина, валина, изолейцина и др.).

Аминокислоты, содержащиеся в белковом корме, активизируют работу гипофарингеальных желез рабочих особей. В пыльце имеются

также углеводы в виде сахаров, крахмала, целлюлозы. Однако крахмал и целлюлоза пыльцы пчелами не усваиваются.

Из пыльцы, принесенной в улей, в процессе консервации получается *перга*. В результате создается существенный резерв ценного белкового корма, крайне необходимого пчелам в весенний период. Перга в отличие от пыльцы стерильна и лучше усваивается и переваривается расплодом. По своим антибиотическим свойствам перга в 3 раза превосходит пыльцу. Кроме того, при хранении пыльцы в течение 3 мес теряется свыше 50% ее питательных свойств.

Масса перги в одной ячейке составляет от 102 до 175 мг. 1 кг перги займет около 7000 ячеек.

В общей сложности семья пчел средней силы собирает за сезон 15—18 кг, а сильная семья – 20—30 кг пыльцы, превращаемой в пергу.

Установлено, что состав пыльцы изменяется меньше, когда она хранится в пчелиных сотах, несмотря на брожение, вызываемое молочно-кислыми бактериями. Хотя перга имеет бо́льшую питательную ценность, чем свежая пыльца, последняя более эффективна для стимуляции яйцекладки.

Согласно литературным данным, пчелы испытывают потребность в белке как пластическом материале для собственных нужд до 7-дневного возраста. К этому времени у них завершается процесс формирования гипофарингеальных желез.

Как известно, личинки пчел получают специальную пищу, которая вырабатывается гипофарингеальными железами пчел-кормилиц. Было установлено, что пыльца необходима для полного развития этих желез. Только мед или сахарный сироп не вызывают секреторной деятельности клеток желез. У пчел, питающихся одним медом, только в отдельных случаях в гипофарингеальных железах появляются секретирующие клетки. При недостатке протеина, источником которого является пыльца, гипофарингеальные железы пчелы довольно быстро перестают функционировать. При отсутствии пыльцы пчела неспособна сохранять в своем теле запасы белка. Так, даже при дефиците перги в гнезде пчелиной семьи и ограниченном поступлении ее извне снижается уровень кормления рабочих личинок. В результате появляются рабочие пчелы с меньшими массой и размерами тела (табл. 1).

Особое значение уровень белкового кормления имеет при выводе маток. Как известно, маточная личинка в период своего развития испытывает потребность в большом количестве маточного молочка, которое секретируется гипофарингеальными железами. Таким образом, отсутствие белковой пищи в течение длительного периода может вызвать недокорм маточных личинок и появление маток низкого качества.

Недостаток пыльцы на матковыводной пасеке может привести к тому, что пчелиные семьи не будут выращивать трутней. При недостатке пыльцы трутни изгоняются рабочими пчелами из улья даже в

1. **Влияние запасов перги на массу личинок, уровень их кормления морфологические признаки рабочих пчел**

Показатели	Семьи	
	с пергой	с дефицитом перги
Количество молочка в ячейках с 3-дневными личинками, мг	9,8	2,4
Масса 3-дневных личинок, мг	14,4	10,3
Масса пчел, мг	115,8	106,7
Длина хоботка, мм	7,3	7,1
Расстояние между выступами третьего тергита, мм	4,9	4,8
Сумма длин третьего и четвертого тергитов, мм	4,6	4,4

середине лета, ввиду того что взрослый трутень потребляет больше пыльцы, чем рабочая пчела. Кроме того, трутни, которые испытывают белковое голодание в течение первых 6–7 дней, не вырабатывают достаточного количества спермы, необходимого для полноценного осеменения матки.

Установлена также зависимость между питательностью пыльцы и развитием личинок. В опытах, где пчелиным семьям препятствовали выращивать расплод, при наличии и изобилии пыльцы в природе, гипофарингеальные железы у молодых пчел оставались развитыми и они жили дольше пчел, выращивающих расплод. Таким образом, продолжительность жизни у пчелиных особей регулируется потреблением пыльцы и выращиванием расплода. Интенсивное кормление только что появившихся пчел пыльцой также увеличивало продолжительность их жизни в сравнении с теми, которые питались только сахарным сиропом.

Жировое тело также нуждается в белке для своего развития. Так, при скармливании малоэффективной пыльцы жировое тело пчелы в течение всей жизни остается на одном и том же уровне развития, дача высокопитательной пыльцы повышает уровень развития жирового тела. Кроме того, благодаря питанию пыльцой у идущих в зиму пчел в жировом теле брюшка накапливаются значительные запасы белка, жира и гликогена, в силу чего пчелы осеннего вывода в отличие от летних пчел живут довольно долго и успешно переносят холода.

Таким образом, как жировое тело, которое накапливает протеин, так и гипофарингеальные железы, которые секретируют корм для личинок, нуждаются в белке для своего развития. Помимо этого, содержание пчел на безбелковой диете приводит к снижению их массы на стадии личинки, куколки и имаго.

Выявлено влияние аминокислотного состава пыльцы, собираемой пчелами разных пород, на аминокислотный состав тела личинок.

Более того, усвоение отдельных аминокислот корма медоносными пчелами специфично при общем высоком уровне. Для различных периодов развития пчел характерна различная потребность в определенных аминокислотах. Так, например, для расплода характерно более высокое усвоение незаменимых аминокислот корма.

При определенных условиях пчелиная семья может плохо снабжаться пыльцой. Дефицит пыльцы в природе может наблюдаться по ряду климатических причин. Кроме того, перерывы в поступлении пыльцы случаются при скоплении большого числа пчелиных семей в одном месте. Нередко они случаются в некоторых областях с однотипными сельскохозяйственными культурами. В результате этого развития пчелиных семей и соответственно использование медосбора ставится под угрозу.

Еще Губер (1814) признал наличие пыльцы неотъемлемым условием для выращивания расплода в пчелиных семьях. Затем целым рядом исследователей была выявлена связь между количеством пыльцы и расплода в гнезде пчелиной семьи. Удаление пыльцы из семей весной сокращает выращивание расплода. Поэтому ряд исследователей и пчеловодов-практиков рекомендуют применять подкормку пчел пыльцой, замешанной на сахарном или медовом сиропе, чтобы не задерживать выращивание расплода и накопление пчел к главному медосбору. В то же время снабжение пыльцой увеличивает выращивание расплода. В ряде случаев семьи, получающие подкормку с пыльцой, выращивают расплода в 2 раза больше, чем те, которые ее не получают. Пик численности пчелиной семьи наступает через 5 недель после начала поступления пыльцы. Пчелы в состоянии выращивать расплод даже при отсутствии пыльцы, но только в продолжение 2 недель и за счет резервов собственного организма.

Когда натуральная пыльца доступна пчелам, кормление семей сахарным сиропом может стимулировать выращивание расплода; когда ее нет, кормление сахарным сиропом с пыльцой, пыльцевыми добавками или заменителями дает больший эффект, чем кормление исключительно сахаром.

Рабочим пчелам пыльца нужна также для развития восковых желез и для образования ферментов при переработке меда. Так, у молодых пчел, не получающих пыльцы со дня выхода из ячеек, слабо развиваются восковыделительные железы и выделение воска снижается по сравнению с пчелами, которые питаются нормально. Добавление пыльцы в корм до 9–11-го дня жизни пчелы стимулирует развитие восковых желез. В более поздние сроки этот прием никакого влияния не оказывает.

Недостаток белкового корма в рационе медоносных пчел может быть одной из причин появления инвазионных и инфекционных болезней пчел. Так, например, нозематоз сильно ослабляет семьи, испытывающие белковый дефицит.

Таким образом, наличие запасов белкового корма в гнезде пчелиной семьи в весенне-летний период – одно из первостепенных условий создания высокопродуктивных пчелиных семей. Увеличение количества выращенного расплода приводит к усилению семьи и вследствие этого к увеличению медопродуктивности. Сила же пчелиной семьи весной и эффективность использования раннего медосбора увеличиваются почти пропорционально запасам пыльцы.

Пыльца необходима пчелам и зимой. Пчелиные семьи, зимующие с обильным количеством пыльцы, выращивают весной больше расплода, чем зимовавшие без нее и получившие перговые соты только в день выставки. Более того, у них более высокая продуктивность, чем у зимующих без пыльцы. Как правило, пчелы уже с февраля начинают использовать пыльцу, и ее отсутствие в гнезде вызывает их беспокойство и изнашивание. Клуб пчел, если в гнезде нет перги, раньше разрыхляется.

В зависимости от климатических условий конкретной местности в зиму рекомендуется оставлять разное количество перговых сотов. Так, в нашей стране для семьи пчел на зиму требуется обычно 2–3 рамки. Пыльцу нежелательно располагать с края гнезда, так как в этом случае она может заплесневеть.

В тех местностях, где пчелы весной ощущают дефицит пыльцы, для предупреждения белкового голода нужно заготавливать с лета соты с пергой, хранить их в течение зимы, а весной по мере необходимости подставлять в гнезда.

Нектар – сахаристая жидкость, выделяемая особыми клетками, находящимися в нектарниках растений. В нектаре содержатся фруктоза, глюкоза и сахароза, вода (до 60%), небольшое количество белков, витаминов, аминокислот, неорганических и органических веществ. Состав и концентрация компонентов нектара различаются у растений разных видов. При добавлении пчелами к нектару ферментов слюнных желез и частично пади вырабатывается углеводный продукт – *мед.*

В процессе переработки нектара в мед большое значение имеет испарение воды, в результате которого он становится вязким (воды не более 20%). Осуществляется это следующим образом. Как правило, пчелы приносят лишь то количество нектара, которое они в состоянии переработать. В пчелиной семье принос нектара регулируют пчелы-приемщицы. Пчелы, возвращаются с растительных массивов с ношей, передают большую его часть этим пчелам. Каждая из этих пчел размещает принесенный нектар в пустые ячейки, предварительно подвергнув его соответствующей обработке. Как известно, у большинства растений пыльца и нектар образуются в одном цветке. Часть этой пыльцы попадает в нектар и забирается пчелой. Мед, содержащий большое количество пыльцевых зерен для зимовки пчел непригоден, так как пыльцевые зерна, накапливающиеся в прямой кишке пчел, увеличивают каловые массы. Перегруз кишки вызывает понос, приводящий к гибели значительного количества пчелиных особей. Таким образом, для благополуч-

ной зимовки имеет большое значение очистка нектара от излишнего содержания пыльцевых зерен. Происходит это во время нахождения нектара в медовом зобике, который соединен со средней кишкой клапаном, состоящим из головки и рукава. Головка клапана внутри полая, а отверстие ее прикрыто четырьмя лопастями. Эти лопасти при наполнении медового зобика нектаром захватывают и вылавливают зерна пыльцы, а затем по рукаву клапана пыльцевые зерна проходят в среднюю кишку. Процесс отделения пыльцы от жидкости продолжается непрерывно в течение всего периода нахождения нектара в медовом зобике. Пчела, перерабатывающая нектар, раздвигает свои верхние челюсти и отрыгивает его понемногу в момент, когда она выдвигает свой хоботок. Образовавшаяся капелька нектара оказывается как бы подвешенной к хоботку. Затем пчела выпрямляет хоботок и он принимает первоначальное положение. Нектар вновь попадает в глотку и медовый зобик. Этот цикл движений повторяется неоднократно. В результате этого нектар смешивается с ферментами, содержащимися в секрете гипофарингеальной железы, а также удаляются водянистые экскременты, которые образуются в большом количестве при питании полевых пчел жидким нектаром.

Подобная переработка нектара продолжается 20 мин, после чего нелетные пчелы складывают его в пустые ячейки, расположенные вблизи расплода. Ячейки пчелы заполняют не более чем на $^1/_3$, подвешивая капельки нектара в разных местах ячейки, с тем чтобы испарение воды из нектара протекало более интенсивно. Одновременно усиливается вентиляция гнезда.

По мере сгущения нектара пчелы начинают его переносить из одних ячеек в другие, более удаленные от расплода, главным образом в верхней части гнезда. Если условия вентиляции нормальные, то процесс испарения воды продолжается в течение 1–5 дней; если неблагоприятные – около 20 дней. Переработка нектара в мед завершается запечатыванием ячеек с медом восковыми крышечками. Это имеет большое значение для сохранности меда, так как в результате запечатывания ячеек мед не вбирает в себя влагу из воздуха и не разжижается.

В большинстве нектаров сахара содержатся в виде сахарозы (до 40–50%). Сахароза – сложный сахар, который усваивается только после разложения на глюкозу и фруктозу. Происходит это под воздействием фермента инвертазы, которая расщепляет сложный тростниковый сахар на простые сахара.

М. В. Жеребкиным (1965) было установлено, что у пчел из сильных семей стадия активного выделения инвертазы наступает в возрасте 18 дней, тогда как у пчел из слабых семей максимальная активность инвертазы наблюдается в возрасте 30–35 дней, причем по абсолютной величине она несколько меньше, чем у пчел из сильных семей. Активность инвертазы наибольшая при температуре 34–35° С. Уже во время добывания нектара из цветка начинается добавление инвертазы. В результате примешивания фермента, как только нектар попадает в медовый

зобик, начинается инверсия сахаров, т. е. их разложение. Инверсия сахарозы продолжается и после запечатывания меда в ячейках восковыми крышечками. В результате этого процесса содержание сложных сахаров снижается до 1–3 %.

У каждого вида растений нектар отличается и по содержанию солей, ароматических веществ, декстринов и т. д. Все это отражается на вкусовых качествах меда. Из нектара в мед переходят органические кислоты, витамины, ряд минеральных веществ.

Еще одним способом, позволяющим предохранить в период длительного хранения мед от порчи, является создание в нем кислой реакции, что позволяет предотвратить развитие спор грибов, гнилостных и других бактерий.

Высокая активная кислотность (pH 3,9) создается в созревающем меде за счет деятельности пчел. В состав секрета гипофарингеальной железы входит фермент глюкогеназа, который превращает глюкозу в глюконовую кислоту. При этом выделяется перекись водорода, нейтрализуемая ферментом каталазой, входящим в состав секрета грудной железы. При увеличении активной кислотности среды активность фермента глюкогеназы уменьшается. При достижении определенной кислотности реакция образования глюконовой кислоты прекращается.

Для нормального развития пчелиной семьи необходимо иметь в гнезде достаточное количество углеводных кормов. Так, одна пчелиная семья в течение года расходует от 70 до 100 кг меда. Бо́льшая часть этого количества потребляется в весенне-летний период, когда идет интенсивное выкармливание расплода, отстраивание сотов, сбор нектара.

Результаты исследований, проведенных А. М. Рямовой (1979), показали, что увеличение запасов углеводного корма в гнезде пчелиной семьи весной способствует наращиванию количества пчел к главному медосбору без снижения показателей качества у них. Выводящиеся пчелы крупнее, больше весят, содержат в теле больше жировых веществ, имеют лучше развитые железы и жировое тело, дольше живут. Только затем в семьях с большими запасами корма возрастает количество выращиваемого расплода. Весной в гнездах пчелиных семей должно быть не менее 10–12 кг запечатанного в ячейках меда, тем более, что пчелы не расходуют лишнего меда. В условиях благоприятной весны и наличия раннего медосбора излишек остается в улье неизрасходованным.

Чтобы весной в пчелиной семье было достаточно кормов, необходимо осенью заготовить мед, который потребуется не только зимой, но и осенью, и весной, вплоть до появления медосбора. Как правило, в центральных и северных областях СССР можно ограничиться 25–30 кг меда, а в южных – несколько меньшим.

Пищеварение. В организм пчелы поступает корм, который не может быть усвоен в своем первоначальном виде. Он подвергается химической переработке. Химическая переработка представляет собой сложный процесс, в результате которого белки, углеводы и жиры подверга-

ются гидролизу. Благодаря этому процессу высокомолекулярные вещества разлагаются на более простые вещества, которые в таком виде всасываются стенками кишечника, откуда поступают в кровь.

Гидролиз осуществляется с помощью ферментов, являющихся специфическими белковыми катализаторами, которые направляют и регулируют обмен веществ. Реакции гидролитического расщепления молекул углеводов, белков и жиров протекают с участием особых ферментов. Каждый такой фермент катализирует только определенные реакции: например, фермент, расщепляющий белки, не действует на молекулы жира. Основные пищеварительные ферменты делятся на три группы: расщепляющие белок, или протеазы; гидролизирующие углеводы, или карбогидразы; липазы – расщепляющие жиры. В свою очередь, каждая из этих групп содержит ферменты, специализированные на гидролизе строго определенных углеводов, белков и жиров. В пищеварительном тракте пчелы имеются все основные ферменты, принимающие участие в расщеплении белков, жиров и углеводов.

У медоносной пчелы основные процессы пищеварения протекают в средней кишке. Здесь сложные вещества корма под влиянием ферментов расщепляются на простые, которые всасываются затем эпителиальными клетками. Белки гидролизируются ферментом трипсином. Под воздействием этого фермента белки расщепляются до аминокислот, которые легко диффундируют через клеточную оболочку и всасываются стенками кишечника. Жиры под действием липазы распадаются на глицерин и жирные кислоты. Из ферментов, действующих на углеводы, большое значение для пчел имеет инвертаза. Этот фермент в первую половину жизни пчел имеет слабую активность, так как в этот период молодые особи питаются медом, содержащим простые сахара. Когда же пчела переходит к сбору нектара, в котором имеются сложные сахара, активность инвертазы резко возрастает.

Кроме ферментов, выделяемых секреторными клетками средней кишки, обнаружены и ферменты, продуцируемые микроорганизмами.

Однако, несмотря на многообразие ферментов, в экскрементах пчелы содержится значительное количество непереваренных веществ, которые через тонкую кишку переходят в прямую, способную удерживать до 40 мг кала, что имеет особое значение в период зимовки.

ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 3

Цель работы. Изучить строение кишечного канала и желез, принимающих участие в процессах пищеварения.

Необходимое оборудование и материалы. Микроскоп МБС-1, ванночки, пинцеты, препаровальные иглы, энтомологические булавки, глазные ножницы, предметные стекла, салфетки, вода, макет пчелы, таблицы, живые рабочие пчелы.

Методика проведения работы. Для вскрытия берут живых пчел, которых перед началом работы наркотизируют хлороформом или серным эфиром. Для вычленения кишечного канала пчелу кладут тергитами вверх на восковое дно ванночки, закрепляют булавками, осторожно воткнув их в стебелек и конец по-

следнего сегмента брюшка. Затем с помощью ножниц делают разрез вдоль тела посредине тергитов. В связи с малыми размерами пчелы конец ножниц не следует погружать внутрь брюшка, чтобы не повредить внутренние органы. Ванночку наполняют водой. Осторожно с помощью пинцета и игл отворачивают влево и вправо верхнюю стенку брюшка, закрепляют ее булавками. Под микроскопом рассматривают медовый зобик, среднюю и заднюю кишку. Для вычленения пищевода и глотки необходимо разрезать ножницами грудные тергиты, где между мышцами находится тонкая трубочка – пищевод. Для вычленения глотки с помощью лезвия удаляют теменную и боковые части головы (часть сложных глаз) и мозг.

Можно значительно быстрее выделить большую часть кишечного канала. Для этого отрезают пчеле голову и пинцетом осторожно тянут за последний сегмент брюшка. Вместе с сегментом отделяется часть пищевода, медовый зобик, средняя и задняя кишка.

Кишечный канал помещают на предметное стекло, обильно смочив водой, и рассматривают на темном столике микроскопа. Затем зарисовывают строение кишечного канала.

Для вычленения гипофарингеальной и заднеголовной желез необходимо у пчелы отрезать голову, взять ее в левую руку, ножницами срезать небольшую полоску хитина с теменной части и часть сложных глаз. Голову кладут лицевой поверхностью вверх в восковую ванночку и закрепляют булавками ко дну восковой ванночки. Ванночку заливают водой. С помощью пинцета и препаровальной иглы осторожно удаляют переднюю (лицевую) хитиновую часть головы. Когда весь хитиновый покров будет удален, обнажится головной мозг, на зрительных долях которого лежат петли гипофарингеальной и заднеголовной желез. Головной мозг переносят на предметное стекло в каплю воды и под микроскопом высвобождают (распутывают) две ветви гипофарингеальной и заднеголовной желез.

Чтобы высвободить грудную железу, необходимо удалить пчеле голову вместе с передними ножками, тогда в образовавшемся отверстии на грудных мышцах будут видны железы. Их берут пинцетом и кладут на предметное стекло в каплю воды. Рассматривают под микроскопом.

Для вычленения верхнечелюстной железы пинцетом захватывают верхнюю челюсть пчелы, осторожно, покачивая, выдергивают ее. Вместе с верхней челюстью отделяется и верхнечелюстная железа. Ее помещают на предметное стекло в каплю воды и рассматривают под микроскопом. Затем зарисовывают строение слюнных желез.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Из каких отделов состоит кишечный канал? 2. Из каких отделов состоит задняя кишка? В чем заключается функция и значение ректальных желез? 3. Опишите строение и функции верхнечелюстной железы. Какую роль играет секрет, выделяемый этой железой? 4. Опишите строение и функции гипофарингеальной железы. Какова роль секрета, выделяемого этой железой? 5. Расскажите о строении и функциях заднеголовной и грудной желез. 6. Каковы основные корма пчел? Расскажите о их влиянии на пчелиную семью в разные периоды. 7. Какие ферменты выделяемые кишкой, принимают участие в процессах пищеварения?

ГЛАВА 4. КРОВЕНОСНАЯ И ВЫДЕЛИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМЫ

КРОВЕНОСНАЯ СИСТЕМА

Кровеносная система насекомых (рис. 19) своеобразна и существенно отличается от таковой позвоночных животных. У позвоночных животных система кровообращения замкнутая – кровь всегда течет по крове-

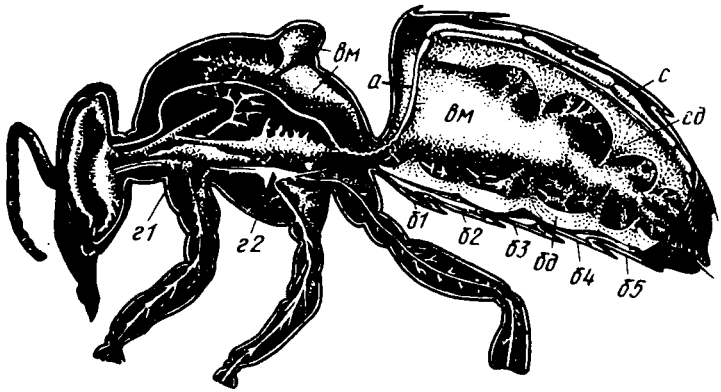


Рис. 19. Размещение сердца, диафрагм и воздушных мешков в теле пчелы:

г1, г2 – грудные ганглии; *вм* – воздушные мешки; *а* – аорта; *с* – сердце; *сд* – спинная диафрагма; *бд* – брюшная диафрагма; *б1–б5* – брюшные ганглии

носным сосудам. Кровь (гемолимфа) в теле пчелы только часть пути проходит по сосудам, а затем свободно изливается в полость тела и омывает внутренние органы и ткани. В отличие от позвоночных животных пчелы имеют незамкнутую систему кровообращения.

Гемолимфа может выполнять свои функции, если она постоянно перемещается внутри тела или осуществляет кровообращение. Кровообращение обеспечивается работой пульсирующих органов. Основной из них – сердце, или спинной сосуд. Кроме того, движение гемолимфы поддерживается в теле двумя диафрагмами – спинной и брюшной. Продвижение гемолимфы в ножки, жилки крыльев и усики обеспечивается добавочными, особыми пульсирующими органами, или дополнительными сердцами.

Строение и работа сердца. Сердце взрослых пчел размещено в брюшке, в спинной его части, под тергитами и состоит из длинной трубки, разделенной на пять камер (рис. 20). Задний конец сердца расположен на уровне шестого тергита брюшка, а передний – на уровне второго тергита. Сердце прикреплено к спинной стенке тела посредством мышечных волокон. Камера, расположенная на заднем конце сердца, замкнута. Передний конец сердца сужается в трубку – *аорту*, которая проходит через грудь в голову и там заканчивается открыто. В брюшном стебельке аорта делает 18-20 петель, тесно прилегающих друг к другу. Петли аорты окружены плотной тканью, образующей *влагалищную сумку*. К этой части аорты подходит огромное количество трахей. Извитое строение аорты надо рассматривать как приспособление, предупреждающее деформацию спинного сосуда при полете пчелы и резком изгибании брюшка. Кроме того, в петлеобразной части аорты, оплетенной

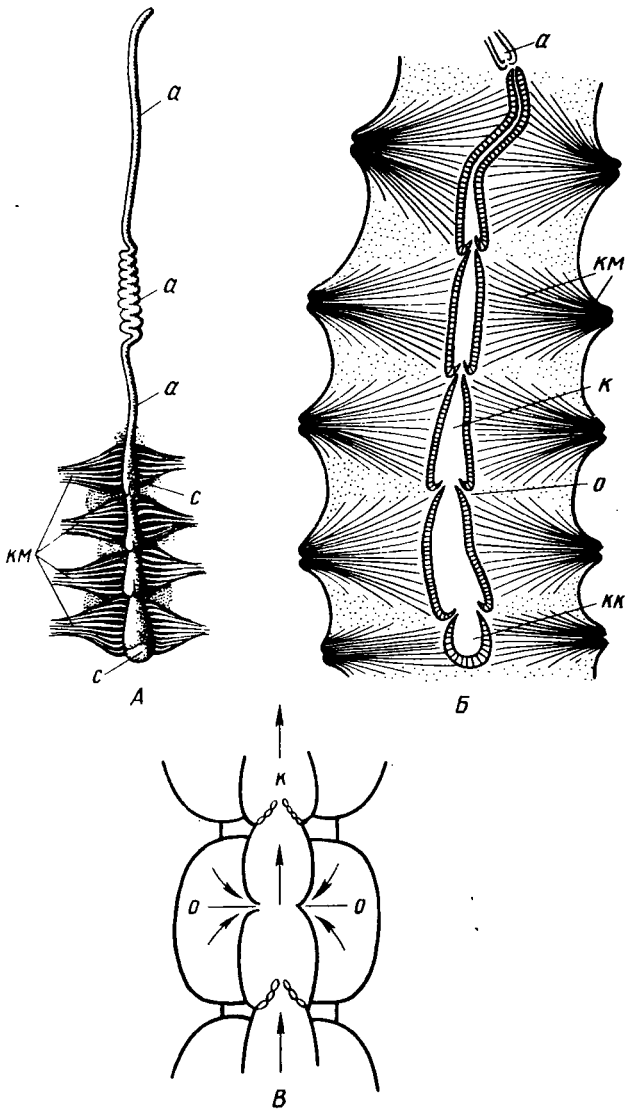


Рис. 20. Кровеносная система пчелы:

А - общий вид; *Б* – схема строения сердца; *В* – схема расположения клапанов при движении гемолимфы; *а* – аорта; *с* – сердце; *км* – крыловидные мышцы; *к* – клапан; *о* – остия; *кк* – концевая камера

трахеолами, происходит интенсивный обмен газов между гемолимфой и трахеолами. Отдельные авторы склонны считать это место аорты

своего рода „легким" насекомого, где гемолимфа, прежде чем попасть в головной мозг, обогащается кислородом воздуха.

Стенка сердца построена из двух слоев – адвентиции и мышечного слоя. *Адвентиция* покрывает сердце снаружи. Она образуется из волокнистой соединительной ткани, в которой присутствуют эластические волокна и так называемые перикардиальные клетки, сходные с гемоцитами. Наружная оболочка обильно снабжена трахеолами. *Мышечный слой* состоит из поперечнополосатых волокон, объединяемых под общим названием *миокарда.* Ритмические сокращения миокарда обусловливают деятельность сердца.

Каждая камера сердца имеет несколько суживающийся передний конец, который входит внутрь рядом расположенной передней камеры. Суженный участок имеет тонкие, эластичные стенки, распадающиеся на волокна и образующие *межкамерный клапан.* При сжатии стенок сердца эти волокна закрывают выход из камеры в заднем направлении, обеспечивая прохождение гемолимфы только в переднюю камеру.

Между камерами имеются еще отверстия – *остии,* через которые гемолимфа поступает в камеры сердца из перикардиального синуса. Края отверстий завернуты внутрь сердца, образуя *остиальные клапаны,* пропускающие гемолимфу в сердце. При сжатии камеры под давлением гемолимфы межкамерные клапаны закрываются, а остиальные открываются.

Деятельность сердца начинается с возникновения на заднем конце его перистальтической волны, распространяющейся вперед к аорте. Возникновение перистальтической волны начинает сердечный цикл, который состоит из трех фаз: I – систола – период сокращения; II – диастола – период расслабления; III – диастазис – общая пауза сердца. Обычно сердце насекомого сокращается быстрее, чем расслабляется, поэтому фаза систолы короче, чем фаза диастолы. При повышении частоты сердцебиений продолжительность систолы и диастолы почти не изменяется, но диастазис укорачивается или даже совсем исчезает. Скорость перистальтической волны сокращения – 27 мм в секунду. При частых сокращениях сердца новая перистальтическая волна может возникнуть на заднем конце сердца еще в то время, когда предыдущая продолжается в переднем участке. Количество сокращений сердца зависит от стадии развития пчелы, выполняемой ею функции и условий внешней среды. Так, у личинки пчелы 12-камерное сердце сокращается 12–18 раз в минуту; у куколки – 10–20; у взрослой неподвижной пчелы 60–70; у движущейся пчелы – 100; у пчелы после полета – 140–150 раз в минуту. На количество сокращений значительное влияние оказывает внешняя температура. Установлено, что повышение температуры на 10°С приводит к увеличению числа сокращений сердца в 2 раза.

Ритмические сокращения сердца продолжаются даже при полном или частичном вырезании его из тела. Ритм работы сердца определяется,

следовательно, работой самих сердечных мышц, но в то же время находится под контролем центральной нервной системы.

Циркуляция гемолимфы. Кровообращение в полости тела насекомого поддерживается двумя диафрагмами. Обе диафрагмы делят внутреннюю часть брюшка на три полости, или синуса: перикардиальный (околосердечный), перивисцеральный (околокишечный) и перивентральный (околонервный). Все три синуса соединены между собой. *Спинная диафрагма* проходит между сердцем и кишечником. Она отделяет околосердечный синус от расположенного ниже околокишечного. *Брюшная диафрагма* проходит между кишечником и брюшной нервной цепочкой. Она отделяет самый нижний перивентральный синус от перивисцерального. На обеих диафрагмах находятся мышечные волокна, способные к самостоятельным сокращениям. На спинной диафрагме мышечные волокна образуют крыловидные мышцы, расположенные посегментно, соответственно камерам сердца. Волокна крыловидных мышц прикрепляются к стенкам сердца и участвуют в его работе. Диафрагмы не являются сплошными перегородками, в них имеются просветы, через которые гемолимфа из общей брюшной полости, окружающей кишечник, поступает в околосердечный синус.

Циркуляция гемолимфы в теле пчелы происходит по схеме, показанной на рис. 21. Во время диастолы все мышцы сердца расслаблены, крыловидные же в это время сокращены, в результате чего спинная диафрагма становится плоской и стенки камер сердца несколько растягиваются. В это время гемолимфа насасывается из перивисцеральной в перикардиальную полость и через устьица заполняет камеры сердца. Во время систолы внутри сердца создается слабое положительное дав-

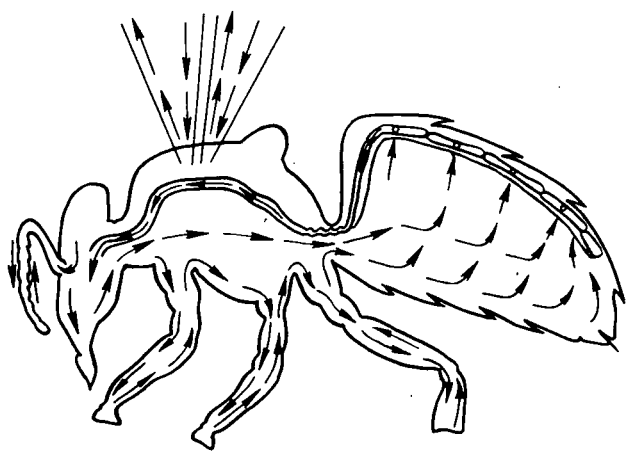


Рис. 21. Циркуляция гемолимфы в теле пчелы

ление, под воздействием которого гемолимфа гонится вперед к голове. В голове гемолимфа, обогащенная питательными веществами, выливается из аорты в полость между мозгом и пищеводом. Из полости головы кровь переходит в грудной отдел, разливаясь между мышцами. Во время полета пчелы движение мышц ускоряет процесс кровообращения. Далее гемолимфа через стебелек брюшка попадает в полость брюшка, где омывает брюшную нервную цепочку. В брюшке ток гемолимфы направляется брюшной диафрагмой. При сокращении ее мышц гемолимфа гонится назад и в стороны, а затем поступает в перивисцеральный синус, где расположен кишечник и мальпигиевы сосуды. Из кишечника в гемолимфу поступают все питательные вещества. Продукт обмена веществ – мочевая кислота – переходит из крови в мальпигиевы сосуды. Из мальпигиевых сосудов мочевая кислота поступает в заднюю кишку, откуда выбрасывается с каловыми массами.

Следовательно, брюшная диафрагма обеспечивает равномерное распределение гемолимфы по всему брюшку и подъем ее к кишечнику. Насыщенная питательными веществами и очищенная от продуктов распада гемолимфа поступает в перикардиальный синус, затем в сердце и вновь перегоняется в голову.

Таким образом, хотя пчела и имеет незамкнутую систему кровообращения, однако в ее теле гемолимфа совершает правильные кругообороты, омывая все клетки, органы и ткани.

Местные пульсирующие органы. Проталкивание гемолимфы в отдаленные участки тела пчелы – антенны, ножки и жилки крыльев – обеспечивается наличием у их оснований местных пульсирующих органов. Так, в голове у основания усиков находится пульсирующая ампула, от которой отходят по бокам сосуды к основанию усиков. Ампула имеет отверстие с клапаном, в которое попадает гемолимфа из полости тела. Ампулы соединены широкой фронтальной мышцей. Ампулы растягиваются и заполняются гемолимфой при сокращении этой мышцы. Самостоятельные сокращения ампул выталкивают гемолимфу в полость антенны, а затем она свободно течет из нее обратно. По такой же схеме устроены и другие местные пульсирующие органы. Все местные пульсирующие органы функционально не связаны с сердцем и характеризуются собственным ритмом сокращений. Вместе с тем их сокращения подчинены головному мозгу: при испуге у насекомого изменяется ритм сокращений не только спинного сосуда, но и дополнительных сердец.

Гемолимфа. Состав гемолимфы. У высших животных в организме циркулируют две жидкости: кровь, выполняющая дыхательную функцию, и лимфа, выполняющая главным образом функцию разноса питательных веществ. Ввиду существенного отличия от крови высших животных кровь насекомых получила специальное название – *гемолимфа.* Она представляет собой единственную тканевую жидкость в теле насекомых. Подобно крови позвоночных животных она состоит из

жидкого межклеточного вещества – *плазмы* и находящихся в ней клеток – *гемоцитов*. В отличие от крови позвоночных гемолимфа не содержит клеток, снабженных гемоглобином или другим дыхательным пигментом. Вследствие этого гемолимфа не выполняет дыхательной функции. Все органы, ткани и клетки берут из гемолимфы нужные им питательные и другие вещества и в нее же выделяют продукты обмена. Гемолимфа транспортирует продукты пищеварения от стенок кишечного канала ко всем органам, а продукты распада переносит к органам выделения.

Количество гемолимфы в теле пчел варьирует: у спарившейся матки – 2,3 мг; у яйцекладущей матки – 3,8; у трутня – 10,6; у рабочей пчелы – 2,7–7,2 мг.

Плазма гемолимфы является той внутренней средой, в которой живут и функционируют все клетки организма насекомого. Она представляет собой водный раствор неорганических и органических веществ. Содержание воды в гемолимфе от 75 до 90%. Реакция гемолимфы большей частью слабокислая или нейтральная (pH от 6,4 до 6,8). Свободные неорганические вещества гемолимфы очень разнообразны и находятся в плазме в виде ионов. Общее количество их превышает 3%. Они используются насекомыми не только для поддержания осмотического давления гемолимфы, но и как резерв ионов, необходимых для работы живых клеток.

К основным катионам гемолимфы относится натрий, калий, кальций и магний. У каждого вида насекомых количественные соотношения между этими ионами зависят от его систематического положения, среды обитания и пищевого режима.

Для древних и относительно примитивных насекомых (стрекоз и прямокрылых) характерна высокая концентрация ионов натрия при относительно низкой концентрации всех остальных катионов. Однако в таких отрядах, как перепончатокрылые и чешуекрылые, содержание натрия в гемолимфе невысокое, и поэтому другие катионы (магния, калия и кальция) приобретают доминирующее значение. У личинок пчел в гемолимфе преобладают катионы калия, а у взрослых пчел – натрия.

Среди анионов гемолимфы на первом месте стоит хлор. У насекомых, развивающихся с неполным метаморфозом, от 50 до 80% катионов гемолимфы уравновешиваются анионами хлора. Однако в гемолимфе насекомых, развивающихся с полным метаморфозом, концентрация хлоридов сильно снижается. Так, у чешуекрылых анионы хлора могут уравновесить только 8–14% катионов, содержащихся в гемолимфе. В этой группе насекомых преобладают анионы органических кислот.

Помимо хлора, гемолимфа насекомых имеет другие анионы неорганических веществ, например H_2PO_4 и HCO_3. Концентрация этих анионов обычно невысокая, но они могут играть важную роль в поддержании кислотно-щелочного равновесия в плазме гемолимфы.

В состав гемолимфы личинки пчелы входят следующие катионы и анионы неорганических веществ, г на 100 г гемолимфы:

натрий – 0,012–0,017	магний – 0,019-0.022
калий – 0,095	фосфор – 0,031
кальций – 0,014	хлор – 0,00117

В гемолимфе всегда содержатся растворимые газы – немного кислорода и значительное количество CO_2.

В плазме гемолимфы имеются разнообразные органические вещества – углеводы, белки, липиды, аминокислоты, органические кислоты, глицерин, дипептиды, олигопептиды, пигменты и др.

Состав углеводов гемолимфы у пчел различного возраста не стабилен и прямо отражает состав сахаров, поглощенных с кормом. У молодых пчел (не старше 5–6 дней) отмечается низкое содержание глюкозы и фруктозы, а у рабочих пчел – сборщиц нектара гемолимфа богата этими моносахаридами. Уровень фруктозы в гемолимфе пчел всегда больше, чем глюкозы. Содержащаяся в гемолимфе глюкоза полностью расходуется пчелой за 24 ч ее голодания. Запасов глюкозы в гемолимфе хватает пчеле-сборщице на полет в течение 15 мин. При более продолжительном полете пчелы уменьшается объем ее гемолимфы.

В гемолимфе трутней глюкозы меньше, чем у рабочих пчел, и количество ее довольно постоянно – 1,2%. У неплодных маток отмечено высокое содержание глюкозы в гемолимфе (1,7%) во время брачных полетов, но с переходом к кладке яиц количество сахаров уменьшается и поддерживается на одном достаточно постоянном уровне независимо от ее возраста. В гемолимфе маток происходит значительное увеличение концентрации сахара при нахождении их в семьях, которые готовятся к роению.

Паразитирование на пчелах клещей варроа приводит к значительному снижению содержания глюкозы в гемолимфе пчел. Наибольшее количество глюкозы в гемолимфе здоровых рабочих пчел отмечается в период формирования зимнего клуба.

Кроме глюкозы и фруктозы в гемолимфе имеются значительные количества дисахарида трегалозы. У насекомых трегалоза служит транспортной формой углеводов. Клетки жирового тела синтезируют ее из глюкозы, а затем выделяют в гемолимфу. Синтезированный дисахарид с током гемолимфы разносится по всему телу и поглощается теми тканями, которые нуждаются в углеводах. В тканях трегалоза расщепляется до глюкозы специальным ферментом – трегалазой. Особенно много трегалазы у пчел – сборщиц пыльцы.

Углеводы запасаются в организме пчел в форме гликогена и накапливаются в жировом теле и мышцах. У куколки гликоген содержится в гемолимфе, высвобождаемый в нее из клеток при гистолизе органов тела личинки.

Белки составляют существенную часть гемолимфы. Общее содержание белков в гемолимфе насекомых довольно высокое – от 1 до 5 г на 100 мл плазмы. Методом дискового электрофореза на полиакриламидном теле удается выделить из гемолимфы от 15 до 30 белковых фракций. Число таких фракций варьирует в зависимости от таксономического положения, пола, стадии развития насекомых и режима питания.

В гемолимфе личинки пчелы содержится значительно больше белка, чем в гемолимфе личинок других насекомых. На долю альбумина у личинки пчелы приходится 3,46%, а на долю глобулина – 3,10%. Содержание белка более постоянно у взрослых пчел, чем у личинок. В гемолимфе матки и рабочей пчелы белков несколько больше по сравнению с гемолимфой трутня. Кроме того, у многих насекомых гемолимфа половозрелых самок содержит белковые фракции, отсутствующие у самцов. Подобные белки получили название – *вителлогенинов*, специфический для женских особей желточный белок, потому что они используются для целей вителлогенеза – образования желтка в формирующихся яйцах. Вителлогенины синтезируются в жировом теле, а гемолимфа транспортирует их к созревающим ооцитам (зародышевым клеткам).

При голодании содержание белка в гемолимфе личинок пчелы уменьшается, у взрослых же особей – не изменяется. В результате паразитирования клеща варроа снижается в 1,6–2,3 раза количество общего белка гемолимфы у пораженных пчел, а остаточный азот возрастает в 3,2–3,5 раза, что приводит к резкому снижению продолжительности жизни пчел.

Особенно богата гемолимфа пчел, как и большинства других насекомых, аминокислотами, их здесь в 50–100 раз больше, чем в плазме позвоночных животных. Обычно в гемолимфе обнаруживается 15–16 свободных аминокислот, среди них максимального содержания достигают глутаминовая кислота и пролин. Пополнение запаса аминокислот в гемолимфе происходит из корма, перевариваемого в кишечнике, и из жирового тела, клетки которого могут синтезировать заменимые аминокислоты. Жировое тело, снабжающее гемолимфу аминокислотами, выступает и в роли их потребителя. Оно поглощает из гемолимфы аминокислоты, расходуемые на синтез белков.

Липиды (жиры) поступают в гемолимфу главным образом из кишечника и жирового тела. Наиболее значительную часть липидной фракции гемолимфы составляют глицериды, т. е. сложные эфиры глицерина и жировых кислот. Содержание жира непостоянно и зависит от корма насекомых, достигая в некоторых случаях 5% и больше. В 100 $см^3$ гемолимфы личинок рабочих пчел содержится от 0,37 до 0,58 г липидов.

В гемолимфе насекомых можно обнаружить почти все органические кислоты. У личинок насекомых, развивающихся с полным метаморфозом, отмечается особенно высокое содержание лимонной кислоты в плазме гемолимфы.

Среди пигментов, содержащихся в гемолимфе, чаще всего встречаются каротиноиды и флавоноиды, которые создают желтую или зеленоватую окраску гемолимфы. В гемолимфе медоносных пчел присутствует бесцветный хромоген меланина.

В гемолимфе всегда присутствуют продукты распада в виде свободной мочевой кислоты или в виде ее солей (уратов).

Наряду с отмеченными органическими веществами в гемолимфе медоносных пчел всегда присутствуют окислительные и восстановительные, а также пищеварительные ферменты.

Клетки гемолимфы. В гемолимфе пчел присутствуют *гемоциты*, представляющие собой снабженные ядрами клетки, которые происходят из мезодермы. Большая их часть обычно оседает на поверхности различных внутренних органов, и только некоторое количество их свободно циркулирует в гемолимфе. Гемоциты, прилегающие к тканям и сердцу, образуют фагоцитарные органы. У пчел гемоциты проникают и в сердце и циркулируют даже в тонких жилках крыльев.

Общее число гемоцитов, свободно циркулирующих в теле насекомого, 13 млн, а их суммарный объем достигает 10% объема гемолимфы. По своей форме они очень разнообразны и подразделяются на несколько типов. Все гемоциты, встречающиеся у личинок, куколок, молодых и старых пчел, составляют 5–7 типов. Б. А. Шишкин (1957) детально изучил строение гемоцитов у пчел и выделил пять основных типов: плазмоциты, нимфоциты, сферулоциты, эноцитоиды и платоциты (рис. 22). Каждый тип – это самостоятельная группа гемоцитов, не связанных друг с другом по происхождению и не имеющих морфологических переходов. Он писал и стадии развития гемоцитов от молодых растущих форм к зрелым и дегенерирующим.

Плазмоциты – клеточные элементы гемолимфы личинки. Молодые клетки часто делятся митотическим путем и проходят пять стадий развития. Клетки отличаются размерами и строением.

Нимфоциты – клеточные элементы гемолимфы куколки, которые вдвое меньше плазмоцитов. Нимфоциты имеют светопреломляющие гранулы и вакуоли.

Сферулоциты встречаются у куколки и у взрослой пчелы. Эти клетки отличаются наличием в цитоплазме включений – сферул.

Эноцитоиды также встречаются у куколок и взрослых пчел. Клетки имеют округлую форму. В цитоплазме эноцитоидов содержатся гранулированные или кристаллические включения. Все клетки этого типа проходят шесть стадий развития.

Платоциты – небольшие, разнообразной формы и самые многочисленные гемоциты в гемолимфе взрослой пчелы, составляющие 80–90% всех гемоцитов пчелы. Платоциты проходят от молодых до зрелых форм семь стадий развития.

Благодаря способности и трансформациям клетки гемолимфы, находящиеся в разных морфологических состояниях, могут выполнять

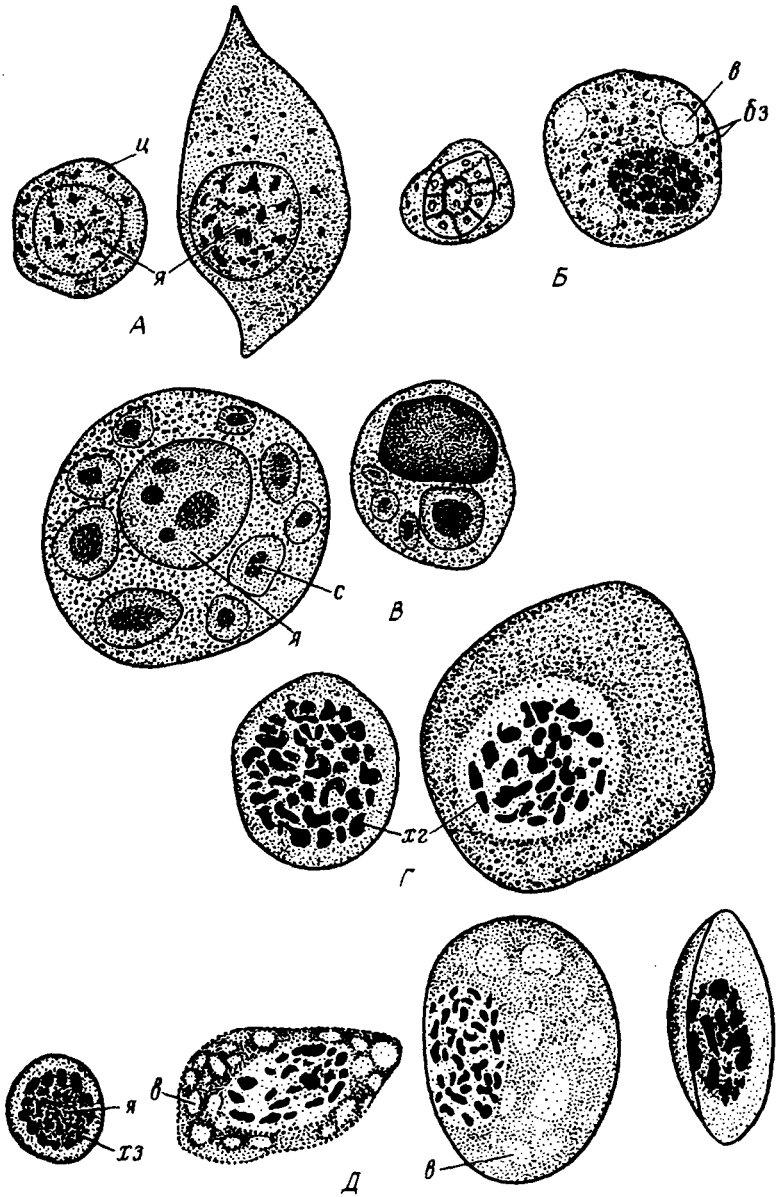


Рис. 22. Клетки гемолимфы:

А – плазмоциты; *Б* – нимфоциты; *В* – сферулоциты; *Г* – эноцитоиды; *Д* – платоциты (в стадии развития и дегенерации); *ц* – цитоплазма; *я* – ядро; *в* – вакуоли; *бз* – базофильные зерна; *с* – сферулы; *хг* – хроматиновые глыбки; *хз* – хроматиновые зерна

разные функции. Обычно каждый тип гемоцитов накапливается в максимальном количестве на определенных этапах жизненного цикла. Особенно резко снижается количество гемоцитов в гемолимфе с 10-го дня жизни пчел. По-видимому, это переломный период в жизни пчелы и связан с изменением ее функции.

С возрастом количество молодых форм гемоцитов уменьшается, а зрелых форм – увеличивается. Любая стадия развития пчелы, ее возраст и физиологическое состояние характеризуются специфичной для нее гемограммой, отражающей процентное соотношение различных типов гемоцитов. Гемограмма крайне чувствительна к физиологическим изменениям в организме насекомого. Она может использоваться для оценки „упитанности" насекомых или для ранней диагностики заболеваний, зараженности паразитами и отравления инсектицидами.

В летне-осенний период в гемолимфе пчел, пораженных клещом варроа, наблюдается увеличение числа платоцитов зрелых и старых возрастов, а также наличие большого количества юных форм клеток. Это, видимо, связано с тем, что при питании клеща на пчеле происходит уменьшение объема гемолимфы, ведущего к нарушению обмена веществ и регенерации платоцитов.

Функции гемолимфы. Гемолимфа омывает все клетки, ткани и органы насекомого. Она является той внутренней средой, в которой живут и функционируют все клетки организма пчелы. Гемолимфа выполняет семь основных жизненно важных функций.

Гемолимфа разносит питательные вещества от стенок кишечника ко всем органам. В выполнении этой *трофической функции* принимают участие гемоциты и химические соединения плазмы. Часть питательных веществ поступает из гемолимфы в клетки жирового тела и откладывается там в виде резервных питательных веществ, которые вновь переходят в гемолимфу при голодании пчел.

Вторая важная функция гемолимфы – *участие в удалении продуктов распада.* Гемолимфа, протекая в полости тела, постепенно насыщается продуктами распада. Затем она приходит в соприкосновение с мальпигиевыми сосудами, клетки которых выбирают из раствора продукты распада, мочевую кислоту. Таким образом, гемолимфа осуществляет транспортировку мочевой кислоты, уратов и других веществ от клеток организма пчелы к мальпигиевым сосудам, которые постепенно уменьшают концентрацию продуктов распада в гемолимфе. Из мальпигиевых сосудов мочевая кислота поступает в заднюю кишку, откуда выбрасывается с каловыми массами.

Гемолимфа пчел несет и *защитную функцию.* В выполнении этой функции участвуют белки плазмы, гемоциты, способные к фагоцитозу, и клетки, образующие гемоцитарные капсулы вокруг многоклеточных паразитов. Гемоциты пчелы также скапливаются в местах повреждения тела, образуя своего рода пробку, закрывающую рану. При этом происходит размножение гемоцитов, а затем фагоцитоз погибших клеток.

Н. Я. Кузнецов (1948) показал, что фагоцитоз бактерий слагается из двух процессов. Прежде на бактерии действуют химические агенты гемолимфы, а затем идет процесс поглощения бактерий фагоцитами.

О. Ф. Гробов (1987) показал, что организм личинки на внедрение возбудителя американского гнильца всегда отвечает защитной реакцией – фагоцитозом. Фагоциты захватывают и разрушают бациллы ларве, но это не обеспечивает полной защиты организма. Размножение бацилл идет интенсивнее, чем их фагоцитирование, и личинка погибает. При этом наблюдалось полное отсутствие фагоцитоза.

Существенна также *механическая функция* гемолимфы – создание необходимого внутреннего давления, или тургора. Благодаря этому у личинок поддерживается определенная форма тела. Кроме того, путем сокращения мышц может возникать повышенное давление гемолимфы и передаваться через нее в другое место для выполнения иной функции, например для разрыва кутикулярного покрова у личинок при линьке или расправления крыльев у только что вышедших из ячеек пчел.

Исключительно велика роль гемолимфы *в поддержании постоянства активной кислотности.* Почти все жизненные процессы в организме могут нормально протекать при постоянной реакции среды. Поддержание постоянства активной кислотности (pH) достигается благодаря буферным свойствам гемолимфы.

М. И. Резниченко (1930) показал, что гемолимфа пчел отличается хорошей буферностью. Так, при разведении гемолимфы в 10 раз активная кислотность ее почти не изменилась.

Гемолимфа принимает *участие в газообмене,* хотя и не разносит кислород по телу пчелы. Образующийся в клетках CO_2 непосредственно попадает в гемолимфу и с ней уносится в места, где повышенные возможности аэрации обеспечивают удаление его через трахейную систему.

Несомненно, что антибиотики и некоторые плазменные белки могут создавать *устойчивость насекомых к болезнетворным микроорганизмам* (иммунитет).

Как известно, в крови позвоночных животных действуют две независимые системы иммунитета – неспецифическая и специфическая.

Неспецифический иммунитет обусловлен на выделении в кровь антибактериальных белковых продуктов, создающих естественную или приобретенную устойчивость животных к заболеваниям. К числу наиболее изученных соединений этого рода принадлежит лизоцим – фермент, который разрушает оболочку бактериальных клеток. Установлено, что у насекомых неспецифическая система иммунитета тоже включает использование того же фермента.

Специфический иммунитет у позвоночных животных связан с образованием антител. Антитела принадлежат к глобулиновым белкам. Защитное действие любого антитела основано на его способности соединяться с определенным антигеном. Вакцинация, т. е. применение

вакцины с ослабленными или убитыми возбудителями заразного заболевания, стимулирует образование специфических антител и создает устойчивость к данному заболеванию.

Считается, что в гемолимфе насекомых антитела не образуются. Однако, несмотря на это, известно, что вакцинация эффективно предохраняет насекомых от ряда болезней.

Еще в 1913 г. И. Л. Сербинов высказал гипотезу о возможности создания иммунитета у пчел при помощи вакцины, вводимой в организм через рот. Позже В. И. Полтев и Г. В. Александрова (1953) отмечали, что при заражении взрослых пчел возбудителем европейского гнильца через 10–12 дней у них создавался иммунитет.

* * *

Гемолимфа омывает все органы и ткани пчелы, объединяет их в единое целое. В гемолимфу попадают гормоны, ферменты и другие вещества, которые разносятся по телу. Под влиянием гормонов происходят процессы метаморфоза: превращения личинки в куколку и куколки во взрослую пчелу. Таким образом, основные процессы обмена веществ в организме пчелы непосредственно связаны с гемолимфой.

Гемолимфа в некоторой степени обеспечивает терморегуляцию организма. Омывая места усиленного теплообразования (грудная мускулатура), гемолимфа нагревается и переносит это тепло в места с более низкой температурой.

ВЫДЕЛИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

В результате распада химических компонентов корма (жиров, белков и углеводов) в гемолимфе накапливаются вода, CO_2, азотистые соединения и различные соли. Функции органов выделения заключаются в удалении из организма этих конечных продуктов обмена веществ.

Главнейший орган выделения – *мальпигиевы сосуды.* Название свое они получили по имени итальянского ученого Мальпиги, впервые открывшего их у насекомых в XVII в. Мальпигиевы сосуды имеют вид трубочек, открывающихся на границе средней и задней кишки (рис. 23). Число этих трубочек подвержено широкой изменчивости (от 2–8 до 80–100), но в небольших таксономических группах оно достаточно постоянно. С внешней стороны мальпигиевы сосуды имеют слой слабых поперечнополосатых мышц. За мышечным слоем расположена прочная базальная мембрана, служащая опорой для одного слоя крупных эпителиальных клеток. Поверхность эпителиальных клеток, обращенная внутрь сосуда, несет рабдориум (палочковый слой). Сокращение мышечных волокон обусловливает перистальтические и антиперисталь-

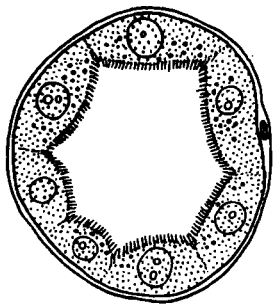


Рис. 23. Поперечный разрез мальпигиева сосуда

тические движения сосудов, необходимые для перемешивания экскретов и их проталкивания в кишечник. Эти сокращения вызываются только мышечной активностью, потому что мальпигиевы сосуды не иннервируются.

Экскреторные функции мальпигиевых сосудов тесно связаны с функциями задней кишки. В простейшем случае клетки мальпигиевых сосудов поглощают из окружающей гемолимфы продукты распада и передают их в заднюю кишку. Все остальные задачи выполняют ректальные сосочки кишки, которые возвращают в гемолимфу воду и другие необходимые вещества, а обезвоженные экскреты удаляют из организма. С помощью мальпигиевых сосудов частично удаляется из организма излишек воды.

В состав экскрета входят прямые продукты разложения белка. В процессе диссимиляции образуется аммиак, который с помощью фермента дезаминазы переводится в мочевую кислоту. Мочевая кислота вступает в соединение с натрием и калием, образуя ураты натрия и калия. В общем, мальпигиевы сосуды имеют выносящую экскреторную функцию и аналогичны почкам позвоночных животных.

Таким образом, мальпигиевы сосуды и задняя кишка образуют единый комплекс выделительных органов, очищающих гемолимфу от конечных продуктов обмена веществ.

Экскреторную функцию выполняет и *жировое тело,* хотя основная его роль заключается в накоплении в организме пчелы запасных питательных веществ. Но в отличие от выносящей функции мальпигиевых сосудов жировое тело накапливает экскреты обычно в виде кристаллов. Эти экскреты остаются в жировом теле либо пожизненно, либо передаются мальпигиевым сосудам, которые и выводят их из организма.

У медоносных пчел важным органом накопительной экскреции служат и *перикардиальные клетки.* Они обычно окружают аорту, но иногда образуют клеточные скопления в перикардиальном синусе (отчего и получили свое название) в непосредственной близости к сердечному сосуду. Клетки богаты плазмой, содержат 2–3 небольших ядра, а также включения и пигменты.

Перикардиальные клетки способны захватывать и накапливать посторонние коллоидные вещества, введенные в полость тела. Эти клетки удаляют из гемолимфы посторонние вещества, не выводя их наружу, а накапливая в своей плазме. При переполнении продуктами включений клетки разрушаются и фагоцитируются гемоцитами.

Эноциты хотя и связаны по своему местоположению с жировым телом, но отличаются от него и по происхождению и по функции. Эноциты – это крупные клетки (достигают в диаметре 100–150 мк и и более). Функция эноцитов еще слабо изучена. Некоторые авторы по-

лагают, что они накапливают и хранят запасные питательные вещества. Несомненно участие эноцитов в линьке насекомых. Во время линьки эноциты значительно изменяются. У взрослых самок эноциты участвуют в процессе образования оболочки яиц. У старых особей эноциты заполняются пигментом и часто увеличиваются в размере. Вместе с тем в эноцитах встречаются различные красители и кристаллы мочевой кислоты, что убедительно говорит об их участии в процессах выделения.

ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 4

Цель работы. Изучить строение кровеносной и выделительной системы пчелы.

Необходимое оборудование и материалы. Микроскоп МБС-1, ванночки, пинцеты, препаровальные иглы, энтомологические булавки, глазные ножницы, предметные стекла, салфетки, вода, макет пчелы, таблицы, живые пчелы.

Методика проведения работы. Для изучения кровеносной и выделительной систем пчелы используют живых пчел, которых наркотизируют в морилке, заряженной хлороформом или серным эфиром. Затем ножницами обрезают у пчел крылья и ножки чтобы они не мешали вскрытию.

Далее пчелу помещают в восковую ванночку стернитами вверх и закрепляют энтомологическими булавками. Одной булавкой прокалывают грудь пчелы, а второй, слегка растягивая брюшко, прокалывают последний сегмент брюшка. Затем глазными ножницами делают разрез вдоль тела посредине стернитов. Ванночку заполняют водой. Далее осторожно отгибают препаровальной иглой стерниты влево и вправо, закрепляя их энтомологическими булавками. У взрослой пчелы сердце лежит очень близко к спинной поверхности, поэтому для его вычленения необходимо удалить все внутренности брюшка.

Учащиеся рассматривают под бинокуляром и зарисовывают в тетрадях спинной сосуд в составе пяти камер, спинную диафрагму, края которой прикреплены к тергитам. Отмечают крыловидные мышцы в стене диафрагмы, перикардиальные клетки кремового оттенка, находящиеся вблизи сердца, а между сердцем и тергитами – группу клеток жирового тела.

Затем проводят наблюдения за сокращением сердца. Учащиеся отмечают, что сокращается сердце в виде перистальтической волны, которая возникает в задней его части и движется по направлению к голове. Определяют скорость перистальтической волны. Результаты наблюдений заносят в рабочую тетрадь.

Далее вычленяют сердце путем осторожного поднятия его иглами вместе с мышцами и слоем гиподермы и помещают в физиологический раствор в чашки Петри. Затем проводят наблюдения за ритмическими сокращениями сердца. После этого отсекают глазными ножницами две последние камеры сердца и вновь наблюдают за его работой. Отмечается, что ритмические сокращения сердца продолжаются, если оно целиком или частично вырезано из тела. Рассматривают мальпигиевы сосуды.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Какая система кровообращения у медоносных пчел? 2. Назовите основные органы, входящие в состав кровеносной системы. 3. Какое количество камер имеет сердце пчелы? 4. Какова роль спинной и брюшной диафрагм в кровообращении? 5. Какова роль и назначение пульсирующих органов? 6. Какие функции выполняет кровеносная система пчелы? 7. Расскажите о химическом составе гемолимфы пчелы. 8. Как отражается на химическом составе гемолимфы пчелы паразитирование клеща варроа? 9. Каким образом удаляются из организма пчелы продукты обмена?

СТРОЕНИЕ ДЫХАТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ

Дыхательная система насекомых (рис. 24) своеобразна и характеризуется тем, что снабжение тканей и клеток тела кислородом обеспе-

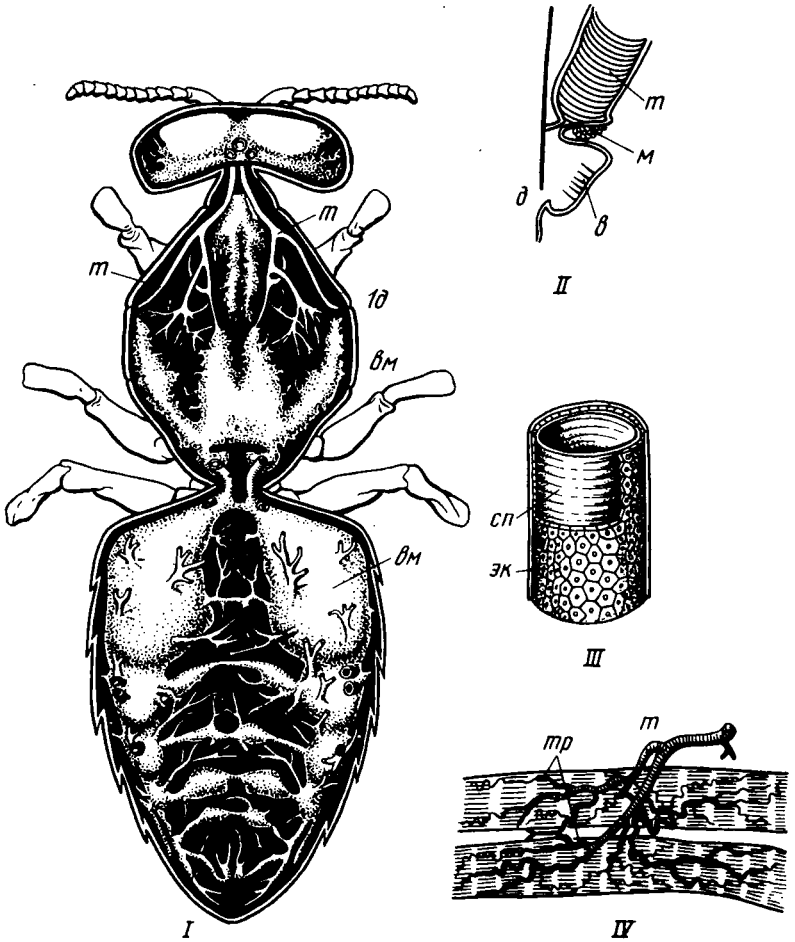


Рис. 24. Дыхательная система пчелы:

I – воздушные мешки и главные трахейные стволы; *II* – продольный разрез брюшного дыхальца; *III* – часть трахеи при сильном увеличении; *IV* – разветвления трахеи и трахеолы в мышечной ткани; *т* – трахеи; *1д* – первое грудное дыхальце; *вм* – воздушные мешки; *д* – вход в дыхательную камеру; *м* – мышца замыкающего аппарата; *в* – волоски; *сп* – спиральные утолщения; *эк* – эпителиальные клетки; *тр* – трахеолы

чивается непосредственно. Она состоит из большого числа сильно разветвленных воздухоносных трубок – *трахей,* пронизывающих все тело. Трахеи открываются наружу *дыхальцами* (стигмами), а мельчайшие разветвлеиия трахей образуют трахейные капилляры – *трахеолы.* У медоносных пчел крупные трахейные стволы образуют сильные расширеиия – *воздушные мешки.*

Дыхальца, или стигмы, расположены по бокам сегментов груди и брюшка. У пчелы 10 пар дыхалец – три пары на грудном отделе и семь пар иа брюшном.

Дыхальца имеют сложное строение. С наружным воздухом дыхальце сообщается через небольшое продольное отверстие. Через это отверстие воздух попадает в сферическую полость – *дыхательную камеру,* внутренние стенки которой обильно покрыты волосками. Сеть волосков выполняет функцию фильтра, проходя через который воздух очищается от механических примесей – зерен цветочной пыльцы, пыли. Кроме того, они предотвращают проникновение через этот фильтр ряда паразитов.

Так, Ли (1963) показал, что молодые пчелы имеют в дыхальцах мягкие эластичные волоски, через которые легко проникает в трахею клещ акарапис вуди. У пчел старше 9-дневного возраста волоски затвердевают, и клещи через такую решетку волосков проникнуть не могут, поэтому в этом возрасте пчелы не заражаются.

От переднего края дыхательной камеры отходит *ветвь трахеи,* которая открывается вторым концом в воздушном мешке. Отверстие трахеи имеет вид щели. В месте ее отхода находится *запирающий аппарат,* который состоит из двух пружинящих кусков хитина, связанных запирающей мышцей. Сближая края пластин, она закрывает трахею, и воздух при этом не может поступать в нее. Закрывание и открывание дыхалец обеспечивает более интенсивный обмен газов при дыхательных движениях насекомого. При закрытом дыхальце полностью прекращается доступ воздуха в трахейную систему, что позволяет пчелам длительное время находиться в отравленном воздухе, изолировав себя от него.

Трахея представляет собой трубку, стенки которой состоят из двух слоев: внутреннего хитинового (интимы) и внешнего однослойного трахейного эпителия (матрикса).

Внутренний хитиновый слой содержит тонкую экзокутикулу, которая образует спиральные утолщения (тенидии, или спираль). Эти утолщения постоянно поддерживают трахею в расправленном состоянии. Одновременно спиральные утолщения придают трахеям прочность, гибкость и растяжимость. Так, при повышении давления трахея может укоротиться на 20–30%, а при растяжении увеличиться почти вдвое без нарушения ее строения и функции.

Отходящие от дыхалец короткие трахейные стволы ведут в воздушные мешки. Одна пара самых крупных воздушных мешков расположе-

на симметрично по бокам брюшка. В груди расположены четыре парных и два непарных мешка. В мешках отсутствуют спиральные утолщения, поэтому их стенки могут спадаться при сжатии брюшка и увеличиваться при его расширении. В голове и груди воздушные мешки не могут спадаться, как в брюшке, так как они постоянно заполнены воздухом и сохраняют свой объем. Стигмы дыхательной пластинки жалоносного аппарата также соединены с небольшими воздушными мешками, которые дают отростки в большие воздушные мешки.

Мешки брюшка, груди и головы соединены друг с другом трахейными стволами.

Воздушные мешки обеспечивают интенсивное дыхание пчелы во время полета, когда необходим добавочный кислород в связи с повышенным уровнем обмена веществ. Кроме того, за счет них уменьшается удельная масса пчелы, что в значительной степени облегчает ее полет. Воздушные мешки делают возможным изменения объема внутренних органов (кишечника, яичника), не оказывая влияния на внешние размеры тела пчелы. Так, например, у молодой неплодной матки хорошо развитые воздушные мешки выполняют свою основную роль в первые дни ее жизни, когда она совершает очистительные и брачные полеты. После спаривания же с трутнями у матки сильно увеличиваются в размерах яичники за счет сжатия воздушных мешков брюшка и она теряет способность к полетам. У маток в семьях, готовящихся к роению, резко снижается уровень кладки яиц, что ведет к уменьшению объема яичников, а воздушные мешки вновь расправляются, заполняясь воздухом, и матка приобретает способность к полету.

От воздушных мешков отходят многочисленные трахеи. Они ветвятся, образуя все более тонкие трубочки. Все органы пчелы оказываются пронизанными трахеями, приносящими к ним воздух. Диаметр трахей постепенно уменьшается. Мельчайшие трахеи с просветом в 1 мкм и менее называются трахеолами. Они лежат непосредственно на поверхности клеток, но иногда проникают и внутрь их. Некоторые трахеолы, имеющие диаметр до 2–5 мкм, заканчиваются особой трахейной клеткой. Внутри этих клеток трахеола разделяется. Стенки трахеол и трахейных клеток проницаемы для газов и воды. Концы их всегда замкнуты, поэтому обмен газов происходит через их стенки.

ПРОЦЕСС ДЫХАНИЯ

При дыхании воздух через дыхальца проникает в главные трахейные стволы и далее по разветвлениям трахей меньшего диаметра достигает трахеол, через которые и осуществляется отдача кислорода тканям и непосредственно клеткам.

Большинство насекомых совершают дыхательные движения, состоящие из ритмичных сжатий и расширений брюшка. Так, брюшко пчелы

во время таких движений увеличивается в длину на 12 %, а в ширину – на 2,5 %. Движения брюшка обеспечивают механическую вентиляцию трахейной системы. При расширении брюшка давление внутри воздушных мешков значительно снижается, что ведет к засасыванию воздуха через дыхальца. Объем воздуха в воздушных мешках и трахейных стволах при интенсивном дыхании увеличивается и уменьшается на $^1/_3$ их общего объема. Ритм дыхательных движений, а следовательно, и интенсивность трахейной вентиляции зависят от внешних условий и состояния пчелы. Так, спокойно сидящая пчела совершает 40 дыхательных движений в минуту, вернувшаяся из полета – до 150. Наиболее интенсивны дыхательные движения у пчелы во время полета.

Установлено, что вентиляция трахейной системы у пчелы носит направленный характер – воздух входит в одни дыхальца и выходит через другие. Воздух в тело пчелы попадает через брюшные дыхальца в момент расслабления брюшка. При сжатии брюшка воздух перегоняется из брюшка в грудь. Брюшные дыхальца в этот момент закрыты, а проподемальные открыты. Отработанный воздух выходит через проподемальные дыхальца. При полете воздух поступает в трахейные стволы через брюшные и первое грудное дыхальца, а выходит через проподемальные.

Помимо дыхательных движений, трахейная система вентилируется еще дополнительно движениями мышц при полете. Воздушные мешки в голове вентилируются за счет изменений кровяного давления: при повышении его воздушные мешки сжимаются, выталкивая воздух, при снижении – раздуваются.

У пчел при выдохе воздушные мешки брюшка спадаются, что создает хорошие условия для отсасывания воздуха из трахей в мешки во время выдоха. Тем самым воздушные мешки выполняют роль резервуаров, в которых воздух при вдохе накапливается, а затем при выдохе, главным образом во время фазы сжатия, несколько продвигается в трахеи.

С фазой сжатия связана ритмичная работа дыхалец, которые открываются и закрываются синхронно с общими дыхательными движениями пчелы. Ритмическая работа дыхалец и дыхательные движения брюшка регулируются как нервным, так и химическим путем. Повышение концентрации CO_2 в атмосфере приводит к открыванию дыхалец на длительное время. Недостаток кислорода также стимулирует дыхательные движения брюшка пчелы.

С помощью дыхательных движений при открытых дыхальцах воздух легко проникает в крупные трахеи. Проникновение же его в тонкие трахеи и трахеолы путем нагнетания невозможно вследствие огромного капиллярного сопротивления. В этом случае согласно *диффузионной теории Крога* (1920), транспортирование O_2 и CO_2 по трахейной системе осуществляется благодаря процессам газовой диффузии. Движущая сила диффузии – разность парциальных давлений газа в атмосфере и в концевых разветвленных трахеях. Парциальное давление кислорода выше в атмосфере и ниже в тканях, испытывающих

потребность в этом газе. В результате возникают диффузионные потоки кислорода, направленные внутрь тела насекомого.

Процесс газообмена в мельчайших трахеях и трахеолах установлен и детально изучен Уигглсуорсом (1930). Обычно кончик трахеолы заполнен жидкостью. Наблюдения Уигглсуорса показали, что высота столбика этой жидкости определяется потребностями тканей в кислороде. Если мышечная ткань находится в покое, то столбик жидкости в обслуживающих мышцу трахеолах достаточно длинен. Если же мышца переходит в активное состояние и начинает сокращаться, то столбик жидкости укорачивается, воздух проходит на его место и снабжение мышечных волокон кислородом улучшается в связи с их возрастающими потребностями. Чем больше недостаток кислорода, тем полнее освобождаются трахеолы от жидкости. Изменение величины столбика жидкости в трахеолах – это саморегулирующийся процесс, обеспечивающий усиление доставки воздуха к клеткам при повышенной потребности в кислороде. Силы, развивающиеся при изменении уровня осмотического давления в жидкостях, близки к 10 атм, т.е. того же порядка, что и капиллярные силы, удерживающие воду в трахеолах.

Вентиляция трахейной системы обеспечивает не только поступление в организм кислорода, но и удаление из него CO_2. Это достигается как при дыхательных движениях (путем выдыхания), так и с помощью диффузии через кожу. Последний способ имеет немаловажное значение ввиду того что диффузия CO_2 через ткани совершается в 36 раз интенсивнее, чем кислорода. Вместе с тем большая часть CO_2 удаляется через трахейную систему в газообразном состоянии и до 25 % его выводится из организма диффузно.

При сравнении строения дыхательной и кровеносной систем отмечается взаимная отрицательная связь между ними: кровеносная система медоносной пчелы развита слабо и за исключением аорты никаких кровеносных сосудов не имеет, напротив, трахейная дыхательная система сильно развита, мельчайшие разветвления ее проникают в самые отдаленные части тела. Такое различие в строении дыхательной и кровеносной систем определяется их функциями: кровеносная система в основном разносит по телу питательные вещества и выводит продукты распада, а дыхательная система выполняет функцию газообмена, доводит до клеток тела кислород, обеспечивая тем самым процесс окисления, и удаляет из тела продукты окисления – CO_2.

Биохимически дыхание представляет собой окислительный процесс, идущий за счет кислорода воздуха и сопровождающийся выделением CO_2. В процессе окисления участвуют окислительные ферменты оксидазы. Он сопровождается постепенным распадом белков, жиров или углеводов и выделением энергии. Освобождающаяся при этом энергия идет на поддержание жизнедеятельности организма. Этим определяется физиологическая необходимость дыхания.

Так как при дыхании поглощаемые и выделяемые вещества газообразны, процесс дыхания называется также газообменом, являющимся одним из звеньев общего обмена веществ. В понимании обменных

процессов, происходящих в организме, большое значение имеет *дыхательный коэффициент* – отношение количества выделенного CO_2 к количеству поглощенного кислорода. Вычисление дыхательного коэффициента позволяет установить, какие вещества используются для окисления во время дыхания пчелы. При полном окислении углеводов он равен 1, белков – 0,78–0,82, жиров – 0,7.

Дыхательный коэффициент у пчел зависит и от их возраста. У молодых пчел, выкармливающих личинок и усиленно потребляющих белковый корм – пыльцу, дыхательный коэффициент 0,7. У летных пчел, питающихся главным образом сахаром, в состоянии покоя и при непродолжительном полете дыхательный коэффицент равен 1. В зимний период, когда пчелы используют для питания преимущественно мед, дыхательный коэффицент равен 0,94.

На величину дыхательного коэффициента влияет температура окружающей среды. Максимальной величины он достигает при 17° С, минимальной – при 32° С.

Потребность пчел в кислороде изменяется в зависимости от их состояния, от температуры и влажности наружного воздуха, количества пчел в семье, состояния их гнезда и др.

У отдельно взятых пчел вне гнезда семьи потребление кислорода возрастает с повышением внешней температуры. Как правило, повышение температуры на 10° С увеличивает интенсивность дыхания насекомого и потребление кислорода в 2–3 раза.

Среди других внешних факторов, влияющих на газообмен и потребление кислорода, следует сказать о влажности. В условиях пониженной влажности, когда возникает угроза быстрого испарения воды из организма, насекомые часто закрывают дыхальца. Это приводит к снижению интенсивности дыхания.

Потребление пчелами кислорода резко повышается с изменением их активности. Так, у летящей пчелы поглощение кислорода увеличивается в 500 раз и более по сравнению с полным покоем.

Профессор В. В. Алпатов (1930) установил, что за 1 мин пчела, находившаяся в сосуде, потребляет следующее количество кислорода, $мм^3$:

	При 18° С	При 35° С
Неподвижна	0,9	–
Медленно передвигается	8	5
Передвигается, чистится	36	25
Передвигается, чистится, иногда взмахивает крыльями	62	68
Передвигается по стенке, около половины времени крылья в движении	235	210
Летает, крылья в постоянном движеиии	520	460

Потребность пчелиной семьи в кислороде складывается из потребности самих пчел и их расплода, находящегося в разных стадиях развития. Ученые установили, что в нормальном состоянии для семьи пчел (вместе с расплодом) требуется в активный летний период около 20 л воздуха в час (на 1 кг пчел), а зимой – лишь около 4 л.

Особенно велика потребность пчелиной семьи в кислороде во время выполнения интенсивных работ по выращиванию расплода, выделению воска и строительству сотов, переработке нектара в мед.

При низких температурах наружного воздуха пчелы уплотняются на сотах и формируют клуб. В таких условиях пчелы не могут интенсивно снабжаться кислородом, что выработало у них способность нормального существования при повышенных концентрациях CO_2.

Так, семьи пчел (без расплода), помещенные в сплошные фанерные ящики, свободно переносили снижение кислорода до 9,8%, при этом содержание CO_2 колебалось от 13,1 до 2,9%. В опытах профессора А. Ф. Губина (1946) пчелы в замкнутой колбе стали погибать лишь после того, как концентрация кислорода снизилась до 5%, а содержание CO_2 возросло до 9%. Но и при таком составе воздуха некоторые пчелы продолжали жить в течение 2–3 дней. Небольшие группы пчел, находящиеся на открытом воздухе, съедали запас корма и значительно быстрее погибали, чем помещенные в замкнутый сосуд. Эти различия произошли по причине того, что у пчел в условиях недостатка кислорода резко снижается обмен веществ.

На интенсивность обмена веществ и потребление кислорода огромное влияние оказывает состояние пчелиной семьи. Беспокойство пчел, вызванное любым фактором, резко повышает обмен веществ. Так же повышается обмен веществ при помещении пчел в условия, к которым они не приспособились в процессе эволюции. Так, закрытие летка в улье в теплое время года вызывает резкое беспокойство, повышение температуры и даже гибель пчел. Поэтому при недостаточной вентиляции улья во время перевозки семей при высоких температурах пчелы легко „запариваются" – становятся мокрыми и погибают.

ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 5

Цель работы. Изучить строение дыхательной системы пчелы.

Необходимое оборудование и материалы. Микроскопы МБС-1 и МБИ-1, ванночки, пинцеты, препаровальные иглы, энтомологические булавки, глазные ножницы, предметные стекла, салфетки, вода, макет пчелы, таблицы, живые пчелы.

Методика проведения работы. Для изучения дыхательной системы следует брать живых пчел, которых наркотизируют перед самым началом работы. Для работы каждому учащемуся раздают по одной усыпленной пчеле.

Для препарирования дыхательной системы пчелу закрепляют в восковой ванночке спинной стороной вверх. Затем с помощью ножниц делают продольный разрез посредине тергитов брюшного отдела. Конец ножниц не следует погружать глубоко внутрь брюшка, чтобы не повредить внутренние органы. Ванночку наполняют водой. Осторожно с помощью пинцета и игл отгибают влево и вправо тергиты брюшка, закрепляя их булавками. По бокам пищеварительной системы будут заметны два больших мешка белого цвета. Это и есть брюшные воздушные

мешки, которые становятся еще более отчетливыми, если осторожно удалить кишечник. От мешков отходят крупные трахеи, которые затем ветвятся.

Учащиеся зарисовывают в тетрадях общее строение дыхательной системы пчелы, отмечая трахейные воздушные мешки, расположенные в брюшке, груди и голове.

Затем учащиеся получают задание отделить небольшой участок трахейного ствола. Вычленеиную трахею помещают в каплю жидкости на предметное стекло и накрывают покровным стеклом. Приготовленный временный препарат рассматривают вначале при малом, а затем при большом увеличении микроскопа.

Учащиеся зарисовывают общий вид трахеи с ее ответвлениями, эпителиальный наружный слой и хитиновую спираль в стенке трахеи.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Расскажите о строении дыхательной системы пчелы. 2. Где размещены, как устроены и какую функцию выполняют дыхальца пчелы? 3. Почему клещ акарапис вуди не может попасть в трахеи пчел старше 3-дневного возраста? 4. Расскажите о строении трахей, воздушных мешков и трахеол. 5. Как у пчелы происходит вдох и выдох? 6. Как происходит поступление кислорода в трахеолы и трахейные клетки и как удаляется CO_2? 7. Что называется дыхательным коэффициентом? 8. Какова потребность пчел в кислороде в зависимости от их состояния? 9. Как пчелы относятся к повышенной концентрации CO_2?

ГЛАВА 6. ОРГАНЫ РАЗМНОЖЕНИЯ

У насекомых, как и у многих многоклеточных животных, размножение осуществляется обоеполым путем. В таком способе размножения выделяются три этапа: I – осеменение, т. е. перенос спермы от самца к самке; II – оплодотворение, или слияние ядер яйцеклетки и спермия; III – откладка яиц. Обычно у высших животных оплодотворяется яйцеклетка вслед за спариванием. У медоносных же пчел матка спаривается 1 раз в начале жизни, после чего десятки миллионов спермиев длительное время хранятся у нее в особом мешочке – семяприемнике. Эти спермии сохраняют жизнеспособность в течение всей жизни матки (до 8 лет), оплодотворяя откладываемые ею яйца.

Кроме того, у многих насекомых, в том числе и у пчел, существует особая форма размножения – *партеногенез,* или девственное размножение, при котором неоплодотворенные яйца способны к развитию. При этом свойства вновь возникающей особи формируются из наследственных задатков только одной родительской особи – матки. Партеногенетически (из неоплодотворенных яиц) развиваются мужские особи – трутни, а женские особи развиваются из оплодотворенных яиц и несут наследственные задатки и матки, и трутней, с которыми спаривалась матка.

По мнению ученых, партеногенез возник как приспособление, обеспечивающее более высокую выживаемость того или иного вида животных: продолжение потомства оказалось возможным без самцов и процесса оплодотворения.

Медоносной пчеле свойственны две формы размножения: воспроизведение отдельных индивидов пчелиной семьи и воспроизведение самих семей посредством роения.

ПОЛОВАЯ СИСТЕМА ТРУТНЯ

Половая система трутня (рис. 25) представлена двумя семенниками, от которых отходят семяпроводы, принимающие затем вид семенных

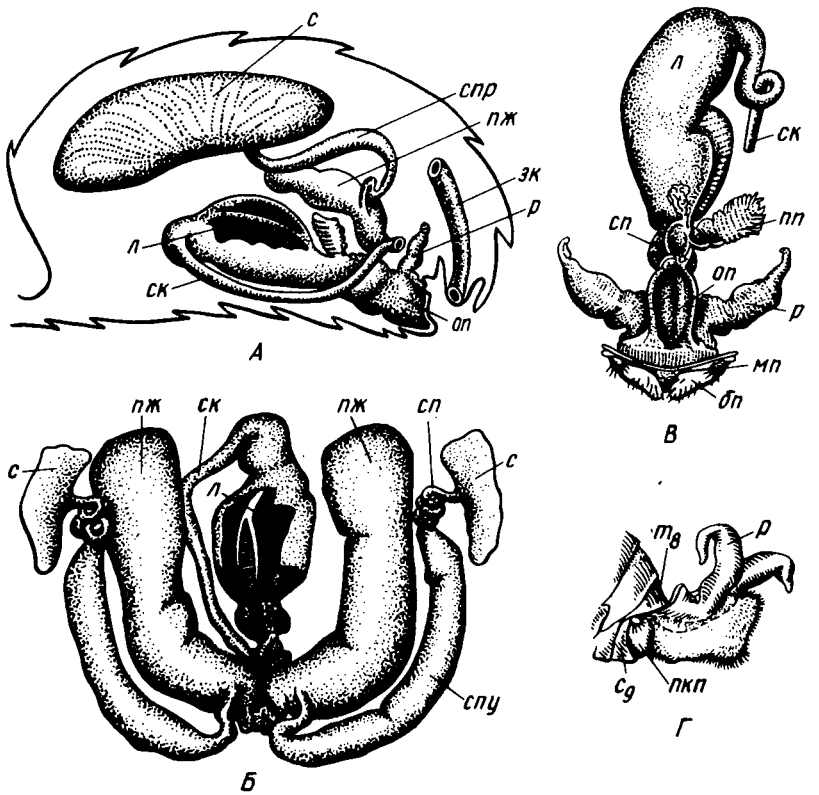


Рис. 25. Поповые органы половозрелого трутня:

А – размещение половых органов в брюшке; *Б* – вид со спиины; *В* – копулятивный аппарат; *Г* – копулятивный аппарат в вывороченном состоянии; *ск* – семяизвергательиый каиал; *л* – луковица; *с* – семенник; *спр* – семяпровод; *пж* – придаточная железа; *зк* – задняя кишка; *р* – рожки; *оп* – основание пениса; *сп* – спиральная полоска; *пп* – перистый придаток; *мп* – малая покровная пластинка; *бп* – боковая покровная пластинка; *т8* – последний тергит брюшка; *с9* – последний стернит брюшка; *пкп* – покровная пластинка; *спу* – семенной пузырек

пузырей, двумя придаточными (слизеотделительными) железами и копулятивным аппаратом.

Семенники обычно имеют вид округлых тел и состоят из многочисленных (до 200) слегка извилистых трубочек – *семенных канальцев,* в которых развиваются мужские половые клетки. Семенные канальцы впадают в одно чашеобразное расширение, от которого отходит узкий извилистый *семяпровод.* В средней части семяпровод расширяется, образуя *семенной пузырек,* далее семяпровод уменьшается в диаметре, образуя короткую трубку, которая входит в стенку основания *придаточной железы.*

Стенки семенного пузырька имеют сильно развитые мышцы, которые играют большую роль в процессе выведения семени при копуляции.

В конце семенного пузырька весь просвет канала заполнен слоем клеток, которые образуют как бы губчатую пробку, препятствующую выходу спермиев из семенного пузырька.

Придаточные половые железы (мукусные) представляют собой два больших, слегка изогнутых образования цилиндрической формы. Стенки желез состоят внутри из мощного слоя железистых клеток, за которыми находятся три мышечных слоя. Наиболее сильные мышцы находятся вокруг отверстия мешка в том месте, где в него входит семяизвергательный канал. Они сжимают резервуар придаточной железы и выдавливают ее содержимое в семяизвергательный канал.

Секреторные клетки придаточной железы относятся к типу мерокринных. В клетках образуется секрет сначала в небольших вакуолях. Отделившись от клетки пузырек с секретом лопается, выливая содержимое в просвет (резервуар) железы.

Выходу секрета придаточных половых желез из резервуаров препятствует преграждающая тонкая пленка. Во время копуляции эта пленка прорывается под давлением секрета, которое создается при сокращении мышц.

Копулятивный аппарат трутня состоит из семяизвергательного канала, луковицы, шейки и основания пениса с двумя парными рожками. Все отмеченные образования эктодермального происхождения. Они лишены мышц и выстланы кутикулой.

Семяизвергательный канал представляет собой длинную трубку, лишенную мышц, но достаточно упругую, обусловленную кольцеобразными хитиновыми утолщениями в его стенках. Семяизвергательный канал, утолщаясь книзу, образует *луковицу.* Внутри луковица заполнена студенистой массой.

За луковицей расположена *шейка пениса.* Верхняя стенка шейки образует около луковицы свисающий вперед полый карман со складчатыми стенками – *перистый придаток.*

За шейкой следует плотное *основание пениса,* от которого по обе стороны отходят два больших полых выступа – *рожки.*

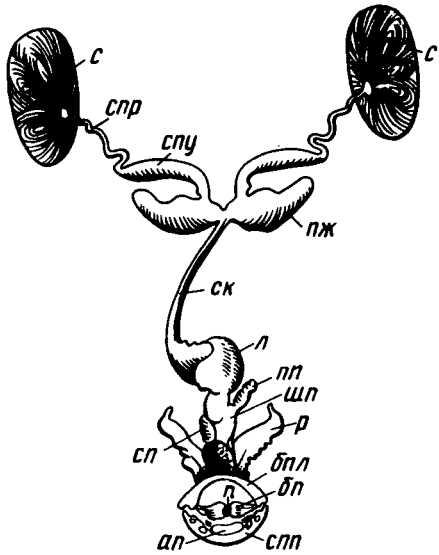


Рис. 26. Половые органы куколки трутня:

с – семенники; *спр* – семяпровод; *спу* – семенной пузырек; *пж* – придаточная железа; *ск* – семяизвергательный канал; *л* – луковица; *пп* – перистый придаток; *шп* – шейка пениса; *р* – рожки; *бпл* – брюшная пластинка; *бп* – боковые покровные пластинки; *спп* – спинные пластинки; *ап* – анальная пластинка; *сп* – спиральная полоска; *п* – половое отверстие

Сложная структура совокупительного органа трутня является не только адаптацией к удержанию матки при копуляции в свободном полете, но также может рассматриваться как приспособление для преодоления расстояния между отверстием на вершине брюшка и отверстием влагалища матки без того, чтобы быть поврежденным жалом.

Половые органы трутня достигают максимального развития в стадии куколки (рис. 26). К 6-му дню жизни у куколки завершается развитие семенников. Развитие спермиев заканчивается за 4 дня до выхода трутня из ячейки. Вскоре после выхода трутня из ячейки половые органы значительно изменяются. К 6–8 дневному возрасту спермии полностью переходят в семенные пузырьки, которые сильно увеличиваются в размерах. Семенники дегенерируют, а их размер уменьшается в 13 раз, превращаясь в плоские треугольные тела. Полная половозрелость трутней наступает к 12-му дню после выхода их из ячеек. К этому времени сперма накапливается в семенных пузырьках, а весь просвет придаточных желез к 5-му дню жизни трутня заполняется слизью (мукусом), которая постепенно из жидкой превращается в густую, молочно-белой окраски.

Таким образом, у половозрелого трутня готовая сперма находится в сильно увеличенных семенных пузырьках и готовая слизь – в придаточных железах. По экспериментальным данным В. В. Тряско (1955), в семенных пузырьках половозрелого трутня в среднем 0,43 мг спермы, содержащей около 10,9 млн спермиев.

СПЕРМАТОГЕНЕЗ

Мужские половые клетки развиваются в каждой из 200 семенных трубочек. Процесс развития и созревания спермиев называют *сперматогенезом.* В концевой части семенного канальца находится *зародышевый эпителий,* из которого образуются клетки двух видов: первичные недифференцированные мужские зародышевые клетки – *сперматогонии* и небольшое количество *фолликулярных клеток.* Эти первичные сперматогонии многократно делятся, образуя вторичные сперматогонии, располагающиеся в определенные группы, вокруг которых образуется общая клеточная оболочка (рис. 27). Мелкие, неправильной формы фолликулярные клетки разбросаны среди сперматогоний и между их группами. Такое скопление клеток, окруженное общей оболочкой, называется *семенной цистой.*

Вторичные сперматогонии принимают пирамидальную форму; основания пирамид направлены к оболочке цисты, а вершины – к центру. Внутри каждой цисты происходит дальнейшее деление клеток с образованием *сперматоцитов,* которые продвигаются дальше по направлению к выходу из канальца.

Еще ниже по канальцу находится зона, в которой каждая сперматоцита делится на две *пресперматиды,* а каждая из них, в свою очередь, образует две *сперматиды* (незрелые спермии, которые все еще имеют круглую форму). При созревании спермия происходят изменения в ядре, однако количество хромосом остается тем же, так как на всех стадиях сперматогенеза ядро обладает лишь гаплоидным набором хромосом.

Спермии обычно состоят из головки, шейки и хвостика. Однако в типичном спермии насекомого передний конец не расширен, головка

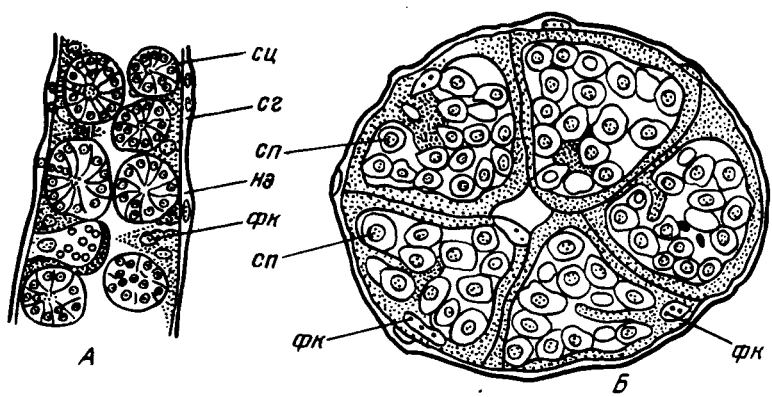


Рис. 27. Семенной каналец семенника:

А – продольный разрез; *Б* – поперечный разрез через семенную цисту в более поздней стадии развития; *сц* – семенная циста; *сг* – сперматогония; *сп* – сперматоциты; *нэ* – наружный эпителий; *фк* – фолликулярные клетки

не обособлена от хвостика, но прикрыта шапочковидной структурой, представляющей собой акросому. Вероятно, отсутствие хорошо выраженной головки обусловлено тем, что яйца насекомых окружены оболочками, защищающими их от потерь воды. В момент оплодотворения спермий проникает сквозь эти оболочки через одно из отверстий — *микропиле*. Чтобы не происходило быстрое испарение воды из яйца, эти отверстия должны быть достаточно узкими. Поэтому для насекомых особенно выгодна удлиненная червеобразная форма спермия, лишенного утолщенной головки, которая могла бы помешать ему пройти через микропиле.

Спермий трутня представляет собой тонкую нить с заостренным кончиком. Его длина около 250 мкм, а толщина около 5 мкм.

Сперма трутня имеет слабокислую реакцию, ближе к нейтральной (pH 6,0–6,8). В дистиллированной воде спермии быстро погибают, но в 1%-ном и 2%-ном растворах поваренной соли и в 6%-ном растворе глюкозы они живут достаточно долго (3 ч и более). Охлаждение спермы до 0° С не убивает спермии, после повышения температуры до 23–25° С они вновь возобновляют движение.

ПОЛОВАЯ СИСТЕМА МАТКИ

Половая система матки представлена двумя яичниками, парными яйцеводами, переходящими в непарный яйцевод, семяприемником и влагалищем (рис. 28).

Яичники по форме напоминают грушу, которая широкой частью обращена к концу брюшка. У только что вышедшей из маточника неплодной матки яичники небольших размеров. У плодной яйцекладущей матки яичники достигают полного развития и значительно увеличиваются в размерах. Длина зрелого яичника у плодной матки 5–6 мм, а наибольший диаметр 3–4 мм.

Яичник матки состоит из большого числа параллельно расположенных *яйцевых трубочек* (овариол). Наружные концы каждых восьми яйцевых трубочек собраны в группы и образуют чашечки, впадающие в общую для всех трубочек полость, от которой отходит *яйцевод*. В вершине яичника эти трубочки тонкие, но постепенно диаметр их увеличивается, что приводит к увеличению толщины и всего яичника. Число яйцевых трубочек в яичниках маток неодинаково. На количество яйцевых трубочек в яичниках маток значительное влияние оказывают условия их выращивания.

Так, по экспериментальным данным профессора Г. Ф. Тараиова (1972), у искусственно выведенных маток, развивающихся в оптимальных условиях, количество яйцевых трубочек достигало 250 пар, тогда как у маток, выведенных в неблагоприятных условиях, их насчитывалось в 2 раза меньше.

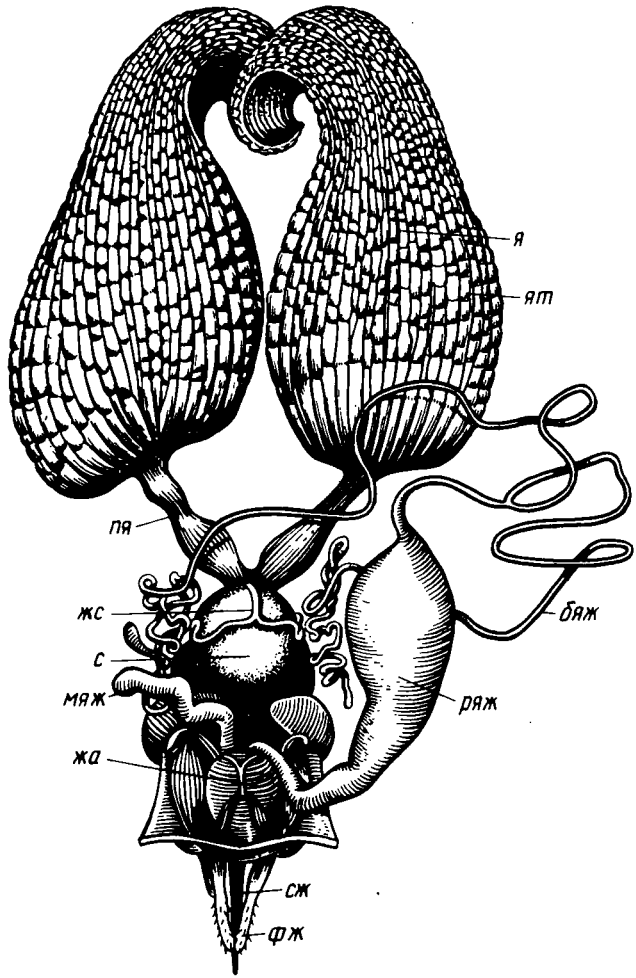


Рис. 28. Половые органы матки.

я – яичник; *ят* – яйцевые трубочки; *бяж* – большая ядовитая железа; *ряж* – резервуар ядовитой железы; *сж* – стилеты жала; *фж* – футляр жала; *жа* – жалоносный аппарат; *мяж* – малая ядовитая железа; *с* – семяприемник; *жс* – железа семяприемника; *пя* – парные яйцеводы

Число яйцевых трубочек, формирующих яичник, в значительной степени определяет потенциальную плодовитость матки по откладке яиц и силу семьи.

От широких концов яичников отходят *парные яйцеводы,* имеющие в средней части некоторое утолщение. Стенки яйцеводов имеют многочисленные складки, за счет которых может в значительной степени из-

меняться их объем. Увеличение объема яйцевода необходимо для временного хранения спермы у неплодных маток сразу же после спаривания их с трутнями. В этот момент в яйцевод попадает огромное количество спермы, откуда она постепенно в течение 18–24 ч переходит в семяприемник. Кроме того, именно в средней части яйцевода скапливаются яйца, выпадающие из яйцевых трубочек, что обеспечивает более постоянную кладку яиц маткой.

Стенки парных яйцеводов с внутренней стороны выстланы тонким слоем хитина, имеющим короткие волоски. С наружной стороны стенки имеют небольшой слой продольных мышц, обеспечивающих сокращение яйцеводов, приводящее к слабому перемещению яиц.

Правый и левый яйцеводы сливаются в один короткий *непарный яйцевод.* Непарный яйцевод имеет более развитый мышечный слой: в нем, кроме продольных, имеются еще поперечные (кольцевые) мышцы, обеспечивающие более энергичную его перистальтику.

Сверху над непарным яйцеводом расположен *семяприемник* (рис. 29). Он имеет шарообразную форму. Выводной проток семяприемника впадает в непарный яйцевод. Этот проток по выходе из семяприемника, прежде чем войти в непарный яйцевод, соединяется с протоком придаточной железы.

Стенки семяприемника пронизаны множеством трахеол, через которые происходит доставка кислорода и удаление CO_2, что указывает на интенсивные процессы обмена веществ.

В месте выхода выводного протока из семяприемника образуется мышечный орган – *семенной насосик,* который играет основную роль в процессе подачи спермиев на яйцо, проходящее по яйцеводу. У старых маток часто нарушается функция семенного насосика и они начинают откладывать большое количество неоплодотворенных яиц.

Вслед за коротким непарным яйцеводом находится *влагалище,* которое, так же как и яйцевод, представляет собой трубку. Строение стенок влагалища такое же, как и яйцевода: внутренняя стенка выстлана слоем хитина с эпителиальными клетками, а с внешней стороны стенки имеют мощные кольцевые мышцы.

В нижней стенке влагалища находится полый выступ – *зубец влагалища,* за счет которого яйцо подается к отверстию канала семяприемника той стороной, где имеется микропиле. Зубец влагалища значительно повышает эффективность оплодотворения, обеспечивая более точное попадание капельки спермы на нужное место яйца.

ПОЛОВАЯ СИСТЕМА РАБОЧЕЙ ПЧЕЛЫ

Рабочие пчелы – это самки с недоразвитыми половыми органами. Яичники нормальной рабочей пчелы недоразвиты и имеют вид тонкого, прозрачного тяжа. От лентовидных яйцевых трубочек отходят длинные, более толстые тяжи – недоразвитые парные яйцеводы (рис. 30),

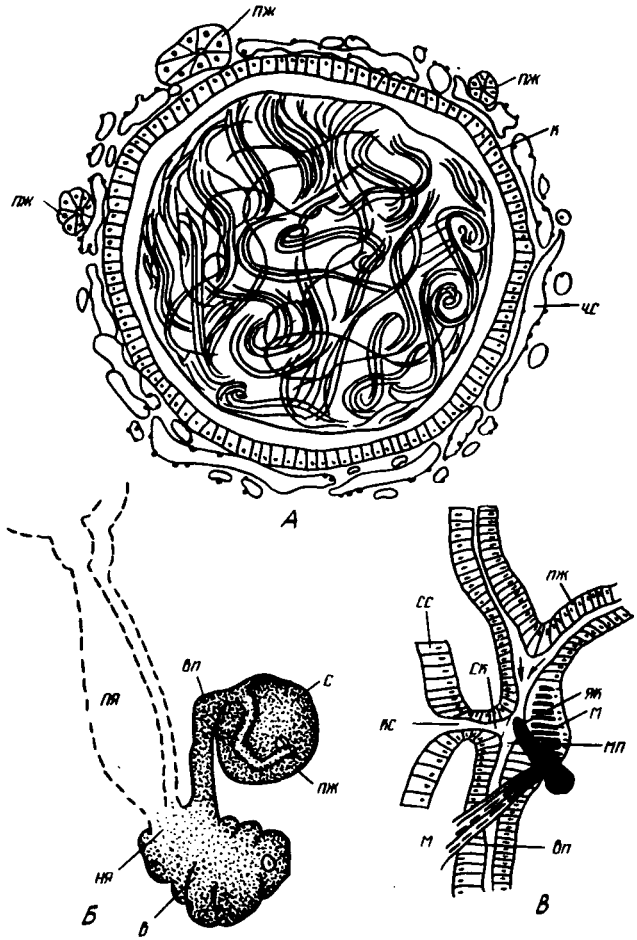


Рис. 29. Строение семяприемника плодной матки:

А – поперечный разрез семяприемника; *Б* – положеиие семяприемника и иепарного яйцевода; *В* – поперечный разрез выводного протока; *пж* – придаточная железа; *к* – капсула; *чс* – чехол; *пя* – париые яйцеводы; *вп* – выводной проток; *с* – семяприемник; *в* – влагалище; *ня* – непарный яйцевод; *м* – мышцы семеиного насоса; *кс* – канал семяприемника; *ск* – створки клапана; *сс* – стенка семяприемника; *як* – язычковый клапан; *мп* – межклапанное пространство

которые сливаясь образуют непарный яйцевод. В отдельных случаях заметно шарообразное тельце – рудимент семяприемника.

Число яйцевых трубочек в яичниках рабочих пчел колеблется от 1 до 24 в каждом. Достаточно часто правый и левый яичники имеют разное количество яйцевых трубочек. Яичники молодых пчел при определенных условиях могут развиваться, и тогда в них появляются

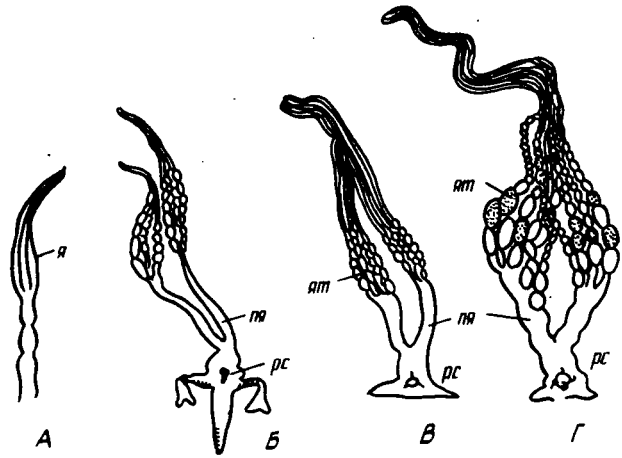


Рис. 30. Половые органы рабочей пчелы *(А)*, анатомической трутовки *(Б)*, пчелы-трутовки *(В, Г)*:

я – яичник; *пя* – парные яйцеводы; *рс* – рудимент семяприемника; *ят* – яйцевые трубочки

отдельные яйцевые трубочки. Пчел, в яичниках которых еще только начинают развиваться яйца, называют *анатомическими трутовками.* Такие пчелы яиц не откладывают. Пчел, имеющих созревшие яйца и откладывающих их в ячейки сота, называют *физиологическими трутовками.* По внешнему виду пчелы-трутовки ничем не отличаются от обыкновенных рабочих пчел. Физиологические пчелы-трутовки приступают к откладке неоплодотворенных яиц при длительном отсутствии в семье матки.

Пчелы-трутовки не способны к спариванию с трутнями, и поэтому они откладывают неоплодотворенные яйца, из которых развиваются только трутни. Как правило, трутовки откладывают по нескольку яиц в одну ячейку, прикрепляя их к стенкам ячеек. По этому признаку пчеловод определяет физиологических пчел-трутовок.

В большом количестве пчелы-трутовки появляются не только в безматочной семье, но и в семье с маткой при недостаточной загрузке пчел работой по выращиванию большого количества расплода, строительству сотов, сбору и переработке нектара. Так, Л. И. Перепелова (1926) показала, что в семье при подготовке к роению всегда появляется большое количество анатомических пчел-трутовок. В это время формируется группа бездеятельных пчел. Они не могут реализовать образуемое в их организме маточное молочко, потребляют его сами, что ведет к развитию яичников. Число анатомических трутовок в семье может достигать 90%, а физиологических – около 25% всех рабочих пчел, находящихся в семье. Пчелы-трутовки, как и другие нормальные пчелы, летают за нектаром, но приносят его меньше первых. По данным Г. Ф. Таранова (1948), пчелы семей,

в которых много пчел-трутовок, собирают меда значительно меньше, чем семьи без пчел-трутовок (табл. 2).

2. Количество пчел-трутовок и медосбор пчелиных семей

Количество пчел в семье с развитыми яйцевыми трубочками, %	Собрано меда на 1 кг пчел, кг	Число учтенных семей
–	21,4	2
20	17,5	4
50–60	7,4	7

Развитие яйцевых трубочек у пчел – процесс обратимый. При появлении в семье большого количества расплода, который пчелы начинают усиленно кормить, пчелы-трутовки исчезают.

ООГЕНЕЗ

В яйцевых трубочках яичников протекают следующие физиологические процессы: оогенез, т. е. размножение и рост первичных зародышевых клеток, сопровождающиеся их дифференциацией на зрелые яйцеклетки и питательные клетки; вителлогенез, т. е. снабжение яйцеклеток запасными питательными веществами.

Оогенез включает три основные последовательные этапа:

I – многократное митотическое деление первичных зародышевых клеток с образованием оогониев;

II – повторное митотическое деление оогониев с их последующей дифференциацией на ооциты и питательные клетки;

III – мейотическое деление ооцитов, в результате которого образуются гаплоидные яйцеклетки, способные к дальнейшему развитию и слиянию со спермиями.

Передний, наиболее тонкий конец яйцевой трубочки заполнен недифференцированными клетками зародышевого эпителия – *оогониями* (рис. 31). Эта часть трубочки называется *зоной деления клеток.* Клетки в этой зоне делятся, увеличиваясь в размере, и постепенно продвигаются к выходу из трубочек.

Далее по яйцевой трубочке среди растущих клеток дифференцируются *ооциты,* наиболее крупные клетки, из которых в последующем развиваются яйцеклетки. Большая часть других клеток превращается в *желточные клетки,* которые наполняются питательными веществами, получая их из гемолимфы через более мелкие *фолликулярные клетки.*

По мере удаления от конца яйцевых трубочек на границах расположения ооцитов образуются *перетяжки* (камеры), в которых яйцевые камеры чередуются с желточными.

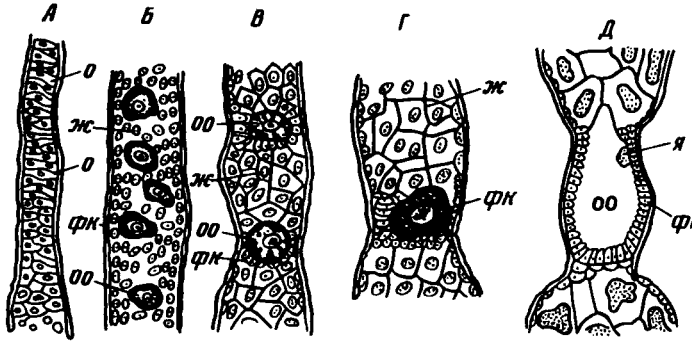


Рис. 31. Участки яйцевой трубочки матки:

А – концевая нить и зона деления клеток; *Б* – образование ооцитов; *В* – иачало образования яйцеклеток; *Г* – начало образование яйцевых камер; *Д* – участок трубочки с яйцевой камерой; *о* – оогоний; *ж* – желточные клетки; *фк* – фолликулярные клетки; *оо* – ооциты; *я* – ядро яйцеклетки

При продвижении далее по трубочке из ооцита образуется *яйцеклетка.* Около яйцеклетки группируется по 48 желточных клеток. Одновременно яйцеклетка окружается одним рядом фолликулярных клеток. Желточные клетки играют основную роль в снабжении яйцеклеток питательными веществами.

В самом конце яйцевой трубочки содержатся только яйцевые камеры. Яйцеклетка, наполненная желтком, постепенно превращается в *яйцо* (зона созревания яиц).

При превращении ооцита в яйцеклетку его тонкая клеточная оболочка дает начало *желточной оболочке.* На начальных этапах образования желточная оболочка имеет пористое строение, но затем она становится сплошной. Поверх нее образуется наружная фолликулярная оболочка яйца – *хорион,* который в яйце насекомого играет ту же роль, что и скорлупа в яйце птицы.

Созревание яйца сопровождается изменением числа хромосом. Созревающая яйцеклетка (оогония) имеет диплоидный (двойной) набор хромосом в количестве 32. Затем наступает мейотическое, или редукционное, деление ооцитов, при котором один набор хромосом остается в цитоплазме яйцеклетки, а второй – отшнуровывается вместе с небольшим количеством цитоплазмы. В яйцеклетке остается гаплоидный набор хромосом, и она готова к оплодотворению. При оплодотворении сливаются ядра мужских и женских клеток, что приводит к восстановлению двойного набора хромосом. Поэтому зигота, и все клетки тела, содержит диплоидный набор хромосом.

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ ЯИЦ И ОТКЛАДКА ИХ МАТКОЙ

Созревшее яйцо сначала поступает в воронкообразное расширение яичника, а затем по парному яйцеводу передвигается в непарный. В непарном яйцеводе на яйцо попадает капелька спермы из семяприемника. Секрет, выделяемый придаточной железой семяприемника, проникает в межклапанное пространство и своим давлением открывает клапан. Часть спермиев из семяприемника перемещается в межклапанное пространство, после чего открывается язычковый клапан и секрет со спермиями проталкивается в канал семяприемника, а затем в яйцевод.

После того как порция спермы вытечет из канальца семяприемника, давление в протоке падает и клапан капсулы закрывается. Однако благодаря поступлению жидкости в верхнюю часть межклапанного протока давление быстро восстанавливается и новая порция спермы попадает в проток.

Установлено, что секрет, выделяемый придаточными железами, стимулирует движение спермиев и выход их из семяприемника. Секреция этой железы регулируется эндогенными, или внешними, стимулами, действующими через центральную нервную систему. Участие секрета железы, вероятно, обеспечивает свойственное медоносным пчелам избирательное оплодотворение, когда оплодотворяются только те яйца, из которых развиваются самки, а самцы получаются из неоплодотворенных яиц.

На одно яйцо в область микропиле попадает капелька спермы, насчитывающая от 3 до 12 спермиев. Однако для оплодотворения достаточно только одного спермия. Установлено, что у молодых (плодных) маток на яйцо попадает большее число спермиев, чем у старых.

Механизм проникновения спермиев в яйцо очень сложный. Шеттлер (1960) показал, что яйцеклетка в силу наличия пока неизвестного механизма способна воспринимать наиболее активный спермий, что определяет избирательность оплодотворения.

В цитоплазме яйца хвостик спермия растворяется, ядро разбухает, округляется, а затем сливается с ядром яйцеклетки.

Оплодотворенные яйца матка откладывает в пчелиные ячейки, а неоплодотворенные – в трутневые. Процесс откладки оплодотворенных и неоплодотворенных яиц маткой регулируется через центральную нервную систему функцией семенного насосика. Мышцы семенного насосика сокращаются рефлекторно под влиянием нервного импульса, возникающего в чувствительных волосках брюшка при опускании его в узкую пчелиную ячейку. При откладке яйца в более широкую трутневую ячейку чувствительные волоски не испытывают сжатия и импульс не возникает, вследствие чего капелька спермы на яйцо не попадает и оно выходит неоплодотворенным. Не случайно пчелы строят роевые мисочки сначала (на период откладки оплодотворенного яйца) узкими, а затем (после выхода личинки) значительно расширяют их.

При благоприятных условиях высококачественная матка откладывает 2000 яиц и более в сутки. Масса яиц, отложенных за сутки, может превысить массу самой матки. Из этого можно судить об интенсивности процесса образования яиц в ее яичниках. Матки начинают откладывать яйца в ячейки сота, когда температура в гнезде не ниже 32° С.

Пчелиные матки могут жить до 8 лет, но наиболее интенсивно они откладывают яйца в течение первых 2 полных лет. На 3-й год жизни плодовитость значительно снижается, поэтому в практическом пчеловодстве принято после полных 2 лет работы менять старых маток на молодых.

Количество откладываемых яиц значительно меняется: в начале весны матка откладывает до 100 яиц; после весеннего очистительного облета и поступления пыльцы в улей – до 1000; в разгар активного сезона – до 2000; с наступлением главного медосбора яйцекладка постепенно начинает снижаться; осенью – прекращается.

Установлена тесная взаимосвязь между размером откладываемых яиц и их количеством в течение сезона. Так, наибольший размер яиц бывает в начале мая (длина 1,61 мм, ширина 0,33); затем по мере увеличения кладки яиц размер их уменьшается (длина до 1,43, ширина 0,32 мм); осенью, когда яйценоскость снижается, длина яиц вновь увеличивается (до 1,85 мм).

Величина яйца имеет важное значение для последующего развития зародыша: чем оно больше, тем крупнее личинка, тем качественнее развивающаяся особь. Матки, выращенные в условиях одной семьи-воспитательницы из мелких и крупных яиц, отличаются по качеству. Так, пчелы из семей с матками, выведенными из крупных яиц, выращивали дополнительно к медосбору 1 кг пчел и имели на 9 кг больше продуктивность, чем семьи пчел с матками, выведенными в тех же условиях из мелких яиц.

ПРОЦЕСС СПАРИВАНИЯ

Спаривание матки с трутнями происходит в воздухе во время полета. Возраст маток, вылетающих на спаривание, может быть от 7 до 30 дней и более. Время вылета маток на спаривание определяется двумя основными причинами: физиологическим состоянием ее половой системы и погодными условиями.

В течение первых 7 дней в организме маток протекают глубокие физиологические процессы, обусловливающие их половозрелость. Содержимое семяприемника матки, только что вышедшей из маточника, имеет нейтральную реакцию, а в возрасте 7 суток реакция становится щелочной. К этому времени семяприемник приобретает способность к восприятию спермы. Матки в возрасте до 5 дней и старше 24 дней практически не привлекают трутней. Матки старше 35-дневного возраста безвозвратно теряют способность к спариванию. Они трутневеют, присту-

пая к откладке исключительно неоплодотворенных яиц, из которых развиваются трутни. В семье появляется „горбатый расплод" (выпуклые ячейки), по наличию которого пчеловод делает вывод о том, что матка отрутневела.

Установлено, что в большинстве случаев матки вылетают первый раз на ориентировочные и очистительные облеты в возрасте 6–12 дней, а спариваются – на 10–12-й день. Со дня выхода молодой матки из маточника и до начала яйцекладки проходит в среднем 14 дней. Таким образом, проверку начала яйцекладки маток рекомендуют проводить на 14-й день после их выхода из маточника.

Массовый вылет маток на спаривание отмечается при температуре воздуха не ниже 25° С и относительной влажности воздуха 60–80%. При температуре ниже 19° С, как и при сильном ветре, спаривание маток невозможно. Чаще всего матки спариваются с 14 до 16 ч 30 мин.

Как уже отмечалось, трутни достигают половой зрелости и способны к спариванию на 12–14-й (по Руттнеру – на 15–20-й) день жизни. Впервые трутни вылетают на очистительные и ориентировочные облеты на 4–7-й день жизни.

Продолжительность жизни трутня от 23 до 54 дней. В безматочных семьях трутни остаются на зиму и погибают лишь весной. После спаривания трутень погибает.

Вылетают трутни из улья в среднем 3 раза за день, хотя имеются сведения о том, что отдельные вылетают и до 7 раз. Половозрелые трутни находятся в полете в среднем 30 мин. С. Н. Назин (1987) выявил четкие различия в продолжительности лёта трутней различных пород. Так, продолжительность полета среднерусских трутней составляет 37,7 мин, итальянских – 29,3, а серых горных кавказских – 25,5 мин. Продолжительность полета трутней зависит от количества корма в медовом зобике, которого больше у среднерусских (30,4 мг) и меньше у серых горных кавказских трутней (24,5 мг). Массовый вылет трутней на спаривание отмечается с 14 ч, достигая максимума в 15–16 ч, к 17 ч лёт трутней практически прекращается. Наибольшее количество трутней за день собирается около матки в июле, а наименьшее – в конце августа.

Длительность первой копуляции составляет 1,5 с. Продолжительность брачного полета в среднем 24 мин.

Трутням принадлежит активная роль при отыскивании маток в воздухе при спаривании, на что указывает высокое развитие у них органов чувств. Известно, что у трутней обонятельных рецепторов на каждом усике в 10 раз больше, чем у маток, и в 5 раз больше, чем у рабочих пчел. В сложном глазу трутня содержится большее число омматидиев (7–8 тыс.), чем у матки (3–4 тыс.) и рабочих пчел (4–5 тыс.). У трутней также значительно больше клеток в зрительной доле мозга, чем у рабочих пчел и маток.

Трутни отыскивают неплодных маток по специфическому запаху эктогормона, выделяемого верхнечелюстными железами матки при полетах. Причем половой гормон привлекает трутней только в воздухе. Вблизи улья на эктогормон неплодной матки трутни практически не реагируют.

Половые феромоны принадлежат к аттрактантам, т. е. к химическим веществам, привлекающим насекомых. Феромоны действуют как дистантные раздражители и воспринимаются обонятельными рецепторами, расположенными на антеннах. Раздражение этих рецепторов обусловливает специфические рефлекторные реакции, обеспечивающие сближение полов и спаривание. После ампутации антенн трутень не ищет матку и не копулирует с ней. Аттрактивность пчелиных маток действует только на расстоянии до 60 м и на определенной высоте над уровнем земли в зависимости от условий (от 3 до 35 м). Установлено, что самцы проявляют высокую избирательную чувствительность к половому феромону самки своего вида. Выявлена избирательность спаривания пчелиных маток с трутнями различных пород. При наличии на изолированном пункте в равном количестве трутней трех пород (среднерусской, итальянской и серой горной кавказской) спаривание среднерусских маток происходило только со среднерусскими трутнями.

В связи с этим можно сделать вывод, что у маток разных пород выделяется или разное количество феромона, или различного состава.

Считается, что целенаправленное движение самцов к самке возможно только в струе феромона и происходит по зигзагообразной траектории. Трутни, привлеченные маткой, образуют „комету" с различным количеством особей (до нескольких сот). Внутри кометы постоянно происходит перестройка, одни трутни вырываются вперед, другие отстают. В этом у пчел, возможно, заключается одна из форм полового отбора, теория которого сформулирована Ч. Дарвиным.

Но это не единственный ориентир трутней при отыскивании, они пользуются дополнительно зрительными стимулами, помогающими определить положение маток в пространстве. Трутни начинают видеть матку с 1 м.

Е. К. Еськов (1968) установил, что пчелы способны воспринимать звуки, передаваемые по воздуху. Причем для пчел различных пород характерны свои звуковые сигналы. В связи с этим, возможно, что матки и трутни могут обмениваться и звуковой информацией.

Кроме того, трутни также имеют особый пахучий орган, выделяющий специфический эктогормон, играющий важную роль в брачных полетах.

Трутни распространяются в воздушном пространстве неравномерно. Так, в одних местах недалеко от пасеки обнаруживаются скопления трутней, в других – ни одного.

Матки спариваются в одних и тех же определенных местах, улетая на расстояние не более 1,5–2 км от пасеки. Наиболее быстро трутни собираются к матке на высоте около 10–12 м.

Руттнер считал, что в воздушном пространстве существуют две зоны: в зоне от 1 до 8 м летают рабочие пчелы, а в зоне свыше 10 м – трутни и матки, что значительно облегчает поиск друг друга.

До недавнего времени считалось, что матка вылетает на спаривание 1 раз и спаривается только с одним трутнем. Позже было установлено, что свыше 50% маток вылетают на спаривание более 1 раза. Глубокое физиологическое обоснование многократному спариванию маток дала В. В. Тряско. Она показала, что количество спермы в парных яйцеводах матки сразу же после спаривания в несколько раз превышает то количество, которое продуцируется одним трутнем. Недостаточная наполненность спермой семяприемника побуждает матку к повторным вылетам на спаривание. Более 50% маток вылетают на спаривание 2–3 раза. Во время каждого полета матка спаривается с 6–10 трутнями (в среднем с 7).

Биологическая целесообразность многократного спаривания заключается в том, что при этом расширяются возможности избирательного оплодотворения в интересах воспроизведения наиболее жизнеспособного и приспособленного к условиям среды потомства.

В момент спаривания происходит выворачивание пениса трутня, в результате которого внутренние стенки его канала становятся внешними. Полное выворачивание пениса завершается выворачиванием луковицы. Рожки выгибаются книзу. При спаривании вывороченный пенис трутня попадает в камеру жала матки, а боковые рожки проникают в совокупительные карманы, что обеспечивает удержание матки при копуляции в свободном полете. После выворачивания пениса трутень моментально погибает.

Сперма трутня попадает в половые пути маток следующим образом. Под воздействием сокращения мышц стенок семенных пузырьков семенная жидкость под давлением прорывает губчатую пробку, закрывающую выход из семенных пузырьков, и поступает в основание придаточных желез, а затем в семяизвергательный канал. Затем сокращаются более мощные мышцы придаточных желез, из которых под давлением поступает мукус. Мукус прорывает пленку, закрывающую протоки придаточных желез, и идет вслед за спермой по семяизвергательному каналу. Мукус своей массой как бы проталкивает перед собой сперму. Дойдя до вывороченной луковицы, сперма попадает в преддверие влагалища. Мукус, излившийся вслед за спермой, образует пробку, препятствующую выливанию спермы наружу. Первоначально сперма попадает в парные яйцеводы, которые сильно увеличиваются в объеме. Мукус быстро затвердевает, он не попадает в яйцеводы и со спермой не смешивается. Через 1–5 ч после поступления в семяприемник спермии впадают в состояние анабиоза.

Обычно на конце брюшка матки, возвратившейся со спаривания, виден белый комочек – „шлейф", который закрывает выход из камеры жала матки.

Келлер (1962) высказал мысль о том, что сперма каждого трутня лежит в семяприемнике матки более или менее обособленным слоем, а позже Пейдж (1984), С. Н. Назин (1987) установили, что в семяприемнике происходит смешивание спермы, поэтому при полиандрии возможно одновременное попадание на яйца спермиев разных трутней.

ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 6

Цель работы. Изучить строение половой системы матки, трутня и рабочей пчелы.

Необходимое оборудование и материалы. Микроскопы МБС-1, ванночки, пинцеты, препаровальные иглы, энтомологические булавки, глазные ножницы, предметные стекла, салфетки, макет пчелы, таблицы, заспиртованные матки, трутни и рабочие пчелы.

Методика проведения работы. Для препарирования половых органов матки ее помещают на дно восковой ванночки и закрепляют энтомологическими булавками за грудь и последний сегмент брюшка. Ножницами разрезают тергиты посредине вдоль брюшка. При помощи игл и пинцета тергиты отгибают влево и вправо, закрепляя их энтомологическими булавками. Осторожно удаляют кишечный канал и ванночку заливают водой. Учащиеся рассматривают под микроскопом и зарисовывают яичники, парные яйцеводы, непарный яйцевод, семяприемник с придаточной железой, влагалище.

Затем учащимся предлагается рассмотреть и зарисовать постоянные гистологические препараты поперечных срезов яичников матки. Они подсчитывают количество яйцевых трубочек в яичнике. Данные подсчетов заносят в тетрадь.

Далее препарируют половую систему рабочих пчел. Рассматривают под микроскопом и зарисовывают общий план строения половой системы рабочей пчелы. Отмечается, что общий план строения половой системы рабочей пчелы такой же, как и у матки, но все органы недоразвиты.

Затем точно таким же образом учащиеся препарируют и половые органы трутня. Удалив кишечник, рассматривают естественное положение половых органов трутня. Чтобы лучше рассмотреть половой аппарат трутня, его необходимо вынуть с помощью игл и пинцета на предметное стекло в капельку физиологического раствора. Надо иметь в виду, что основание копулятивного органа связано с двумя парами хитиновых пластинок задней части брюшка. Чтобы полностью отпрепарировать половой аппарат трутня, его необходимо извлечь вместе с упомянутыми хитиновыми пластинками.

После этого вычлененный половой аппарат рассматривают на темном столике микроскопа и зарисовывают его строение. Зарисовывая органы размножения трутня, учащиеся обращают внимание на следующие детали строения: семенники, семяпроводы, семенные пузыри, придаточные железы, семяизвергательный канал, луковицу, спиральную пластинку, складчатый придаток, рожки.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Из каких органов состоит половая система трутня? 2. Какие изменения происходят в половых органах взрослого трутня? 3. Из каких органов состоит половая система матки? 4. В чем сходство и различие в строении половых систем матки и рабочей пчелы? 5. Что представляют собой анатомические и физиологические трутовки? 6. Расскажите о процессе развития спермиев. 7. Расскажите

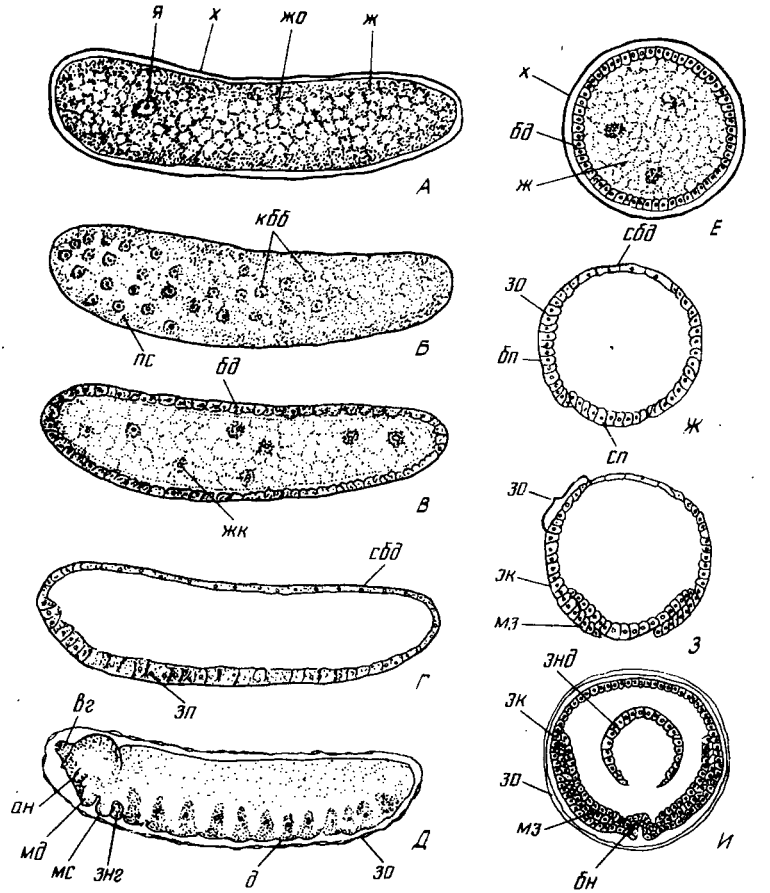


Рис. 32. Развитие зародыша рабочей пчелы:

А – продольный разрез яйца до начала развития; *Б* – получившиеся в результате дробления ядра клетки и проникновение их через желток к поверхностному слою; *В* – бластодерма в продольном разрезе; *Г* – зародышевая полоска; *Д* – молодой зародыш на стадии 52–54 ч от начала развития; *Е* – поперечный разрез яйца с образовавшейся бластодермой; *Ж* – разделение зародышевой полоски на срединную и боковые пластинки; *З* – образование мезодермы; *И* – поперечный разрез зародыша; *я* – ядро; *х* – хорион (наружная оболочка ядра); *жо* – желточная оболочка; *ж* – желток; *кбб* – клетки будущей бластодермы; *пс* – поверхностный слой цитоплазмы; *бд* – бластодерма; *жк* – желточные клетки; *сбд* – спинная бластодерма; *зп* – зародышевая полоска; *вг* – верхняя губа; *ан* – антенны; *мд* – мандибулы; *мс* – максиллы; *энг* – зачаток нижней губы; *д* – дыхальце; *зо* – зародышевая оболочка; *бп* – боковая пластинка; *сп* – срединная пластинка; *эк* – эктодерма; *мз* – мезодерма; *энд* – энтодерма; *бн* – брюшная нервная цепочка

о процессе образования женских яйцеклеток. 8. Назовите сроки наступления половой зрелости матки и трутней. 9. Каково биологическое значение явления полиандрии? 10. Чем объяснить вывод пчелами значительного количества трутней в семье? 11. Опишите механизм откладки маткой оплодотворенных и неоплодотворенных яиц. 12. Какие факторы влияют на яйценоскость маток? 13. Какое влияние оказывает возраст маток на их физиологическое состояние и работоспособность? 14. Каким образом трутни отыскивают неплодных маток во время брачных полетов?

ГЛАВА 7. РОСТ И РАЗВИТИЕ ОСОБЕЙ ПЧЕЛИНОЙ СЕМЬИ

Развитие насекомых делится на эмбриональное, происходящее внутри яйца, и постэмбриональное, протекающее после выхода личинки из яйца и продолжающееся до стадии взрослого насекомого.

ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ

Эмбриональное, или зародышевое, развитие рабочей пчелы, матки, трутня включает все изменения, происходящие под оболочкой яйца, в результате которых из одноклеточного яйца формируется многоклеточное существо – личинка (рис. 32). Только что отложенное маткой яйцо, как правило, одним концом приклеивается к донышку ячейки и стоит на нем вертикально. Длина яйца 1,6–1,8 мм, ширина 0,31–0,33 мм. Оно слегка изогнуто, вытянутой цилиндрической формы, противоположный от места прикрепления конец слегка расширен. На 2-й день яйцо принимает наклонное положение, а на 3-й день – оно ложится на дно ячейки. В свободном расширенном конце яйца находится крошечное отверстие, через которое из семяприемника матки во время прохождения яйца по яйцеводу проникают спермии. Это отверстие называется *микропиле.* В другое время микропиле бывает непроницаемым как для бактерий, так и для вирусов. В яйце есть передний и задний концы. В свободном переднем конце яйца развивается голова личинки.

Яйцо медоносных пчел представляет собой билатерально-симметричную клетку с двумя оболочками: плотной наружной – *хорионом,* образовавшейся за счет отмерших клеток фолликулярного эпителия, и тонкой внутренней – *желточной.* Внутренняя часть яйца, ограниченная оболочками, представлена *ядром* и *цитоплазмой.* Значительная часть цитоплазмы занята *желтком,* представляющим собой запас питательных веществ, необходимых для питания и развития зародыша.

Эмбриональное развитие начинается с дробления ядра. Дочерние ядра, образующиеся в результате деления, сначала беспорядочно располагаются внутри желтка, а затем передвигаются с небольшими участками цитоплазмы к периферии яйца и образуют сплошной слой клеток – *бластодерму,* который выстилает изнутри всю оболочку яйца. На выпуклой стороне яйца клетки бластодермы начинают расти и размножаться

быстрее, чем клетки вогнутой стороны. В результате этого образуется *зародышевая полоска* в виде широкого тяжа. Это начало образования зародыша. Зародышевая полоска растет благодаря делению и дифференциации клеток, формированию тканей. В результате этих процессов происходит развитие личинки. Во второй половине 2-го дня начинается процесс сегментации зародыша. На переднем конце зародышевой полоски образуется *предротовая лопасть* (акрон), на котором формируется бугорок – *зачаток верхней губы.* Ниже этого бугорка появляется углубление – *будущий рот.* Затем – *зачатки усиков.* Назад от головного сегмента отчленяются сегменты груди и брюшка. С брюшной (вентральной) стороны этих сегментов появляются выросты – *зачатки парных конечностей.* Сначала это происходит на груди, а позже и на брюшке. При этом в головном отделе обнаруживается явственная сегментация: образуются *зачатки пяти сегментов головы.* Кроме того, появляются *дыхательные отверстия* – стигмы, а также *зачатки прядильных желез* и *мальпигиевых сосудов.* По мере образования сегментов тела и конечностей происходит обособление отдельных частей.

В дальнейшем зародышевая полоска увеличивается в размерах. Размножение клеток бластодермы приводит к впячиванию средней части зародышевой полоски (*процесс гаструляции*), которая опускается глубже внутрь яйца и отделяется от бластодермы. В процессе гаструляции образуется сначала продольный желобок на поверхности зародышевой полоски, а затем наружные края желобка начинают расти навстречу друг другу. В результате будущий второй зародышевый слой впячивается внутрь зародышевой полоски. Когда края желобка смыкаются, то образуется *наружный слой* (эктодерма). Под ним располагается *внутренний слой* (мезодерма). На концах мезодермального слоя появляются впячивания, состоящие из групп клеток, образующих третий *зародышевый слой* (энтодерму). Начинают появляться *зачатки отдельных органов.* Их развитие и дифференциация продолжаются до вылупления личинки из ячейки.

Из эктодермы образуются стенка тела, передняя и задняя кишка, трахейная и нервная системы и многие железы; из энтодермы – зачатки жала, крыльев и конечностей, концевые участки половых путей, нервная система и органы чувств; из мезодермы – мышцы, жировое тело, половые железы.

Вполне сформировавшийся *зародыш,* превратившийся, по существу, в личинку, заполняет все яйцо. Она начинает интенсивно двигаться, набирать воздух в трахеи, заглатывать амниотическую жидкость, благодаря чему увеличивает объем своего тела. Личинка освобождается от зародышевых оболочек, разрывает хорион (вторичную оболочку яйца, сформированную путем преобразования фолликулярных клеток эпителия) и вылупляется, т. е. выходит наружу. Обычно эмбриональное развитие медоносных пчел продолжается примерно 3 суток. Изменения в температурном режиме могут увеличить или сократить период эмбрионального развития.

ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ

После выхода личинки из яйца начинается постэмбриональное развитие, которое сопровождается метаморфозом (превращением).

Метаморфоз представляет собой глубокие преобразования в строении организма, в результате которых личинка превращается во взрослое насекомое. В зависимости от характера постэмбрионального развития у насекомых различают два типа метаморфоза:

неполный (гемиметаболия), когда развитие насекомого характеризуется прохождением только трех стадий – яйца, личинки и взрослой фазы (имаго);

полный (голометаболия), когда переход личинки во взрослую форму осуществляется на промежуточной стадии – куколочной.

При неполном превращении образ жизни ранних стадий и имаго сходен. Личинка при этом типе развития похожа на взрослое насекомое и подобно ему имеет сложные глаза, ротовые органы, а затем и хорошо видимые снаружи зачатки крыльев. Зачатки крыльев с каждой следующей линькой увеличиваются в размерах и в последнем предимагинальном возрасте могут уже покрывать несколько сегментов брюшка. У насекомого последнего предимагинального возраста происходит полное развитие имагинальных структур, и взрослая особь появляется в результате последней линьки полностью сформированной. Неполное превращение характерно для прямокрылых, клопов, равнокрылых и др.

При полном метаморфозе весь цикл развития характеризуется прохождением стадий яйца, личинки, предкуколки, куколки и имаго (табл. 3).

3. Продолжительность стадий развития особей пчелиной семьи, дней

Стадия развития	Рабочая пчела	Матка	Трутень
Яйцо	3	3	3
Личинка	6	5	7
Предкуколка	3	2	4
Куколка	9	6	10
Продолжительность цикла	21	16	24

Эта форма превращения характерна для жесткокрылых, чешуекрылых, перепончатокрылых, двукрылых и ряда других насекомых. В этом случае червеобразные личинки внешне не сходны со взрослой особью. Личинки не имеют фасеточных глаз, видимых зачатков крыльев, и часто у них иной тип ротовых частей, чем у взрослых особей.

Переход личинки во взрослую особь осуществляется на стадии куколки. Это непитающаяся стадия, во время которой из тканей, принадлежа-

щих более ранним стадиям, формируются имагинальные структуры. У большинства насекомых эта стадия неподвижна. Куколка не реагирует на внешние раздражители и облачена толстым покровом. В конце этой стадии лопается оболочка и появляется взрослое насекомое.

У насекомых регуляция метаморфоза осуществляется *гормонами,* вырабатываемыми эндокринными железами (железами внутренней секреции). В настоящее время известны три гормона метаморфоза, контролирующие постэмбриональное развитие: ювенильный, гормон линьки (личиночный), активационный. Ювенильный гормон образуется и накапливается в прилежащих телах, которые представляют собой два небольших клеточных образования, лежащих позади мозга с боков пищевода.

Если у молодой личинки удалить прилежащие тела, то за ближайшей линькой последует окукливание, несмотря на то что в нормальном состоянии ей предстояло бы проделать еще несколько линек. Этот гормон обусловливает рост личинок, контролирует развитие ряда органов и процессов. Например, жировое тело не растет и не функционирует в отсутствие этого гормона.

Гормон линьки, или экдизон, образуется в проторакальных железах*, которые находятся в переднегруди личинки над первым нервным ганглием рядом с первым дыхальцем. Он синтезируется в организме насекомого из холестерина. Гормон вызывает процесс линьки и, таким образом, косвенно регулирует рост и образование структур. Введение этого гормона насекомым вызывает образование вздутий на гигантских хромосомах. Анализ этих вздутий показал что в них происходит интенсивный процесс образования РНК**. Считают, что первым результатом действия экдизона является активация генов, затем стимуляция биосинтеза РНК и образование соответствующих ферментов, которые обеспечивают процесс метаморфоза.

Активационный гормон образуется в специальных нейросекреторных клетках, которые расположены в передней спинной части надглоточного ганглия. Эти железы лучше развиты у рабочих пчел, менее – у маток и еще менее – у трутней. Активизационный гормон влияет на возобновление активности насекомых после каждой линьки и стимулирует образование двух других гормонов – экдизона и ювенильного.

Медоносная пчела относится к насекомым с полным превращением (рис. 33).

Стадия личинки. Характеризуется интенсивным питанием и ростом. Стадия личинки рабочей пчелы длится 6 дней, матки – 5, трутня – 7. В первые дни личинки медоносных пчел получают так много корма, что плавают на его поверхности. Основу корма составляет секрет гипофарин-

---

* Проторакальная железа имеется только у личинки. После окукливания она атрофируется и у имаго отсутствует.

** РНК – рибонуклеиновая кислота.



Рис. 33. Стадии развития пчелы

геальных желез пчел-кормилиц – полупрозрачная жидкость белого цвета. Молочко, секретируемое железами пчел-кормилиц, отличается высокими питательными свойствами. В нем содержатся углеводы, белки, жиры, минеральные вещества, витамины группы В. Перед тем как дать личинке корм, рабочая пчела, опустив голову в ячейку, многократно раскрывает и смыкает верхние челюсти. Затем прикасается челюстями к донышку ячейки и выделяет жидкий корм. Другие пчелы-кормилицы таким же образом добавляют следующие порции молочка в ячейку с личинкой. На всю личиночную стадию приходится около 10 тыс. посещений ячейки с одной личинкой.

Корм молодых личинок и личинок старшего возраста неодинаков. Во второй период жизни личинка рабочей пчелы начинает получать кашицу – смесь, которую готовят пчелы-кормилицы из меда и пыльцы.

В период личиночной стадии линейные размеры личинки рабочей пчелы увеличиваются более чем в 10 раз. Так, длина только что вылупившейся личинки составляет 1,6 мм, 1-суточной – 2,6, 2-суточной – 6, а к концу личиночной стадии – 17 мм (она почти полностью занимает донышко ячейки). Длина личинки матки к концу стадии достигает 26,5 мм.

Интенсивное питание обеспечивает личинкам значительное возрастание массы тела. Вылупившаяся личинка весит около 0,1 мг. За первые 2 суток масса личинки рабочей пчелы увеличивается в 45 раз, а масса личинки трутня – в 85 раз. К концу стадии масса личинки рабочих особей увеличивается в 1565 раз, а маточных – в 2926 раз.

В процессе роста личинки периодически линяют. При этом происходит образование новой кутикулы. За время личиночной стадии происходит пять линек: первая – через 12–18 ч после выхода из яйца; вторая – через 36; третья – через 60; четвертая – через 78–89; пятая – через 144 ч. Процесс линьки продолжается около 30 мин и регулируется гормоном линьки – экдизоном.

По внешнему виду личинка резко отличается от взрослой пчелы (рис. 34). Она имеет червеобразную форму, мягкие покровы беловатого цвета. Тело ее состоит из головы, членистого туловища и анальной лопасти.

Голова личинки маленькая, тупоконусообразная, основание конуса формируется головной капсулой, которая разделена продольным швом

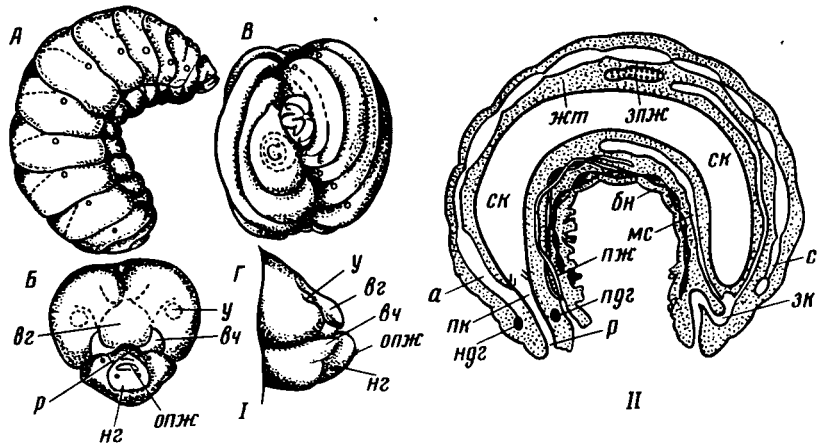


Рис. 34. Внешнее (*I*) и внутреннее (*II*) строение личинки пчелы:

А – общий вид; *Б* – вид со стороны головы; *В* – положение взрослой личинки на дне ячейки; *Г* – вид сбоку; *у* – зачатки усиков; *вг* – верхняя губа; *вч* – верхняя челюсть; *опж* – отверстие прядильной железы; *нг* – нижняя губа; *р* – рот; *ндг* – надглоточный ганглий; *пк* – передняя кишка; *а* – аорта; *ск* – средняя кишка; *жт* – жировое тело; *зпж* – зачаток половой железы; *с* – сердце; *зк* – задняя кишка; *мс* – мальпигиев сосуд; *бн* – брюшная нервная цепочка; *пж* – прядильная железа; *пдг* – подглоточный ганглий

на две равные выпуклые части, так называемые щеки. Вершина конуса в передней части головы образуется верхней губой и другими ротовыми частями. Часть головы, включающая нижнюю губу, верхнюю челюсть и часть головной капсулы, к которой они присоединены, отделена от головной капсулы глубоким желобом, который проходит на каждой стороне между основанием верхней челюсти и максиллой и простирается до задних границ головы.

Мандибулы отходят от головной капсулы в форме конусообразных органов. Антеннальные зачатки расположены на головной капсуле над основанием мандибул в виде круглых бугорков.

У личинки на грудных члениках нет наружных зачатков ни крыльев, ни ножек. Отсутствуют сложные глаза. Однако под личиночной кутикулой обозначаются их зачатки, которые называются *имагинальными почками.* Имагинальные почки ножек имеют веретенообразный вид и расчленены поперечными бороздками. Зачатки крыльев состоят из двух плоских загнутых внутрь отростков гиподермы. Находятся они по бокам второго и третьего грудных сегментов. Образование таких структур взрослого насекомого из имагинальных почек позволяет развиваться у личинок специализированным структурам, не переходящим в организм взрослого насекомого. В области восьмого и девятого брюшных сегментов на брюшной стороне появляются зачатки половых органов.

Следует отметить, что развитие крыльев, антенн, глаз, ножек происходит не путем перестройки редуцированных личиночных структур, они развиваются из обособленных находящихся в неактивном состоянии участков эмбриональных тканей, называемых зачатками.

Личинки отличаются от взрослой пчелы и строением внутренних органов (см. рис. 34). Центральное место в теле личинки занимает кишечный канал, который состоит из трех отделов – передней, средней и задней кишки. Передняя кишка имеет вид короткой тонкой трубки, немного расширенной у заднего конца. В передней кишке находятся небольшая ротовая полость, короткая глотка и пищевод. Медовый зобик, характерный для взрослых пчел, отсутствует. В стенке передней кишки имеются мышцы, которые обеспечивают заглатывание жидкого корма. В месте соединения пищевода и средней кишки расположена небольшая кольцевая складка, играющая роль клапана. Он закрывает просвет пищевода и препятствует обратному поступлению содержимого средней кишки в пищевод. К концу личиночной стадии на месте клапана образуется толстая перегородка, закрывающая среднюю кишку.

Средняя кишка – самый крупный отдел кишечника и занимает большую часть тела личинки. Отличительной чертой этого отдела является отсутствие соединений его с задней кишкой, в результате чего непереваренные части корма остаются в ней в течение всей личиночной стадии. Соединение этих двух отделов происходит лишь перед прядением кокона, когда личинка уже запечатана. В этот период перепонка, которая отделяет среднюю кишку от задней, прорывается и каловые массы переходят в заднюю кишку, после чего удаляются из организма на дно ячейки.

В средней кишке у личинки имеются мальпигиевы сосуды. Их у медоносной пчелы четыре. Они представляют собой длинные, слегка извитые трубки, тянущиеся вдоль средней кишки. На протяжении личиночной жизни мальпигиевы сосуды замкнуты. Лишь к 6-му дню личиночной стадии, когда они сильно раздуваются от накопившихся там продуктов распада, прорываются задние концы и содержимое переходит в заднюю кишку, а затем удаляется. Таким образом, личинка во время своего роста и питания не испражняется.

Задняя кишка небольшого размера и представляет собой узкую трубку, изогнутую под острым углом и заканчивающуюся анальным отверстием.

Сердце личинки состоит из 12 камер одинакового строения (у взрослой пчелы их всего пять) и представляет собой тонкостенную трубку, расположенную непосредственно под кутикулой брюшка и груди. У второго сегмента грудного отдела проходит аорта. Она имеет вид трубки, загнутой книзу, которая затем переходит в голову и заканчивается у передней поверхности мозга, где гемолимфа выливается в полость тела. На поверхности аорты расположена густая сеть трахей.

Между всеми камерами сердца имеются отверстия, через которые гемолимфа поступает в сердце. Благодаря тому что утонченные перед-

ние концы каждой камеры вдаются вовнутрь следующей камеры, не допускается обратный ток жидкости.

Дыхательная система личинки довольно проста и представлена двумя большими продольными трахейными стволами, идущими по бокам тела, с мелкими ответвлениями от них, которые распространяются по всему телу. По бокам сегментов располагаются 10 пар дыхалец, которые представляют собой впадины, окруженные узкими хитиновыми колечками.

Нервная система состоит из двух просто устроенных головных ганглиев (большого надглоточного и маленького подглоточного) и брюшной нервной цепочки, простирающейся по нижней стороне груди и брюшка. Брюшная цепочка состоит из 11 ганглиев – 3 грудных и 8 брюшных. Последний брюшной ганглий находится в середине одиннадцатого сегмента; он образовался за счет слияния ганглиев трех последних сегментов. Между собой ганглии соединены парными коннективами. Подглоточный ганглий соединен с брюшной нервной цепочкой также посредством двух коннективов.

Половые органы имеются у личинки рабочей пчелы в зачаточном состоянии и представлены двумя валиками, расположенными в восьмом сегменте. Длина их в среднем 0,27 мм, а ширина 0,14 мм. В течение всей личиночной стадии происходит развитие зачатков яичников. У 2-дневной личинки они незначительны по размерам, у 6-дневной они уже удлиняются и располагаются по направлению к хвостовому концу через девятый сегмент. К концу личиночной стадии у рабочей пчелы количество яйцевых трубочек достигает 130–150. Во время последующих стадий при превращении личинки в куколку происходит распад личиночных тканей и количество яйцевых трубочек у рабочей пчелы уменьшается с 20 до 3, у матки же яичники продолжают развиваться и в стадии куколки.

Хорошо развито у личинки жировое тело, где происходит накопление питательных веществ. У личинки старшего возраста жировое тело достигает 60% массы тела и заполняет практически всю полость между средней кишкой и кутикулой личинки. Жировое тело является сосредоточением жиров, белков и углеводов, за счет которых в дальнейшем идет развитие куколки. Жировое тело, помимо собственно жировых клеток, состоит также из экскреторных клеток и эноцитов, которые улавливают соли мочевой кислоты.

Прядильная железа имеется только у личинок. Секрет этой железы служит материалом для прядения кокона перед переходом личинки в стадию куколки. Прядильная железа имеет вид двух длинных трубок, которые размещены под средней кишкой с брюшной стороны. В передней части обе трубки соединяются в непарный выводной проток, который открывается под ротовым отверстием на кончике нижней губы.

У личинки в течение всей стадии развиваются зачатки жала, одна пара которых находится на одиннадцатом сегменте и две пары на двенадцатом. Между этими сегментами имеется зачаток полового отвер-

стия. Зачаток большой ядовитой железы возникает лишь к концу личиночной стадии, а в начале стадии куколки из углубления покрова на девятом сегменте образуется малая ядовитая железа.

На 5–6-е сутки после выхода личинки из яйца пчелы начинают запечатывать ячейку восковой крышечкой. Помимо воска, в состав материала, из которого состоит крышечка, входит пыльца, вода и бумагообразная масса. Крышечка получается пористой, благодаря чему в ячейку проникает воздух, необходимый для дыхания личинки, а затем и куколки. С этого момента личинка заканчивает свой рост, прекращает питание.

Как только ячейка запечатана, личинка выпрямляется в ней, стенки кишечника сокращаются и непереваренные остатки корма, прорвав сначала тонкую стенку средней кишки, переходят в толстую, а оттуда наружу. Экскременты личинка откладывает в один из уголков ячейки. После этого личинка прядет кокон, т. е. оплетает внутреннюю поверхность ячейки. При прядении кокона личинка использует секрет прядильной железы, мальпигиевых сосудов и клейких выделений стенок своего тела. Процесс прядения изучен и подробно описан Велихом (1930).

Во время прядения кокона личинка делает быстрые ритмические дрожащие движения; начиная с головы, волна перемещается по сегментам. В 1 мин личинка делает до 280 движений. Одновременно с дрожанием личинка делает передним концом тела качательные движения головой. Они носят характер штриховых, эллипсовидных, неправильной кривой сверху вниз или справа налево. При этом из отверстия с клапаном на нижней губе вытекает прозрачное вещество, которое личинка выделяет в виде одной толстой или нескольких тонких нитей. В течение 2 дней личинка, поворачиваясь, укрепляет стенки кокона. При прядении кокона в поведении личинок рабочих пчел, трутней и маток отмечено сходство, разница лишь в форме кокона. Она зависит от размеров ячейки, в которой находится личинка. Например, у рабочей пчелы кокон соответствует форме шестигранной призмы, донышко которой представляет собой трехстороннюю пирамиду, а крышечка – точный отпечаток запечатанной пчелиной ячейки. Кокон после выхода молодой пчелы не удаляется. В связи с тем, что в одной ячейке выводятся десятки поколений, со временем диаметр ячейки суживается. Так, если нормальная ячейка свежеотстроенного сота имеет объем 0,282 см ^{3} и толщину дна 0,22 мм, то после выхода 20 поколений пчелиных особей кубатура ячейки уменьшается до 0,248 см^3, а дно утолщается до 1,44 мм.

Личинка рабочей пчелы и матки прядет кокон 2 дня, а личинка трутня 3 дня. Затем она линяет пятый раз. Этой линьке предшествует целый ряд изменений в организме личинки. Зачатки всех придатков, находящихся под кутикулой, начинают выворачиваться или выдвигаться наружу и превращаться во внешние части тела. Эти органы постепенно принимают форму, характерную для куколки. Голова, ротовые органы и ножки поворачиваются с переднего направления к задне-брюшному. После окончания прядения кокона личинка выпрямляется и замирает. Начинается подготовительный процесс к стадии куколки, который требует значительного времени. Этот период называется стадией предкуколки.

Стадия предкуколки. Продолжительность стадии предкуколки для рабочей пчелы 3 дня, для матки – 2, для трутня – 4 дня. Для этого периода характерны значительные преобразования в строении личинки. Личиночная кутикула полностью отделяется от куколочной под воздействием специального гормона линьки экдизона. Исключение составляют трахейные соединения между личиночными и куколочными дыхальцами. Голова по размеру уже составляет $^2/_3$ размера головы имаго. Глаза укрупняются, а их поверхность становится складчатой и морщинистой. Грудь отделяется от головы хорошо видимой перетяжкой. Крылья начинают расти вширь, на этом этапе они морщинистые и плотно прижаты к груди. Ротовые органы удлиняются и сливаются в компактную группу.

Сегменты груди и брюшка разделяются по горизонтальной линии на две половины – спинную и брюшную, приобретая постепенно строение, характерное для взрослой особи.

Кроме того, подвергаются распаду внутренние органы. Этот процесс называется *гистолизом.* Он сопровождается проникновением и внедрением в ткани кровяных телец – фагоцитов. Источниками энергии, необходимой для химических реакций, лежащих в основе этих процессов, служат запасы жиров, гликогена и других углеводов в жировом теле личинки, сахар гемолимфы и мышц. При гистолизе гемоциты начинают функционировать как пожирающие клетки, т. е. фагоциты, и ферменты превращают жировое тело, большую часть мышц личинки в питательный субстрат, доставляемый гемолимфой к растущим тканям. На более поздних этапах гистолиза сами фагоциты усваиваются новыми развивающимися тканями. Наибольшим изменениям подвергается мышечная система, в результате чего предкуколка обездвиживается.

В передней кишке появляется медовый зобик с клапаном, средняя кишка становится петлеобразной и приобретает складчатое строение. В задней кишке появляется два отдела – тонкая и прямая кишка. Увеличивается количество трубочек мальпигиевых сосудов. Наблюдается частичное слияние ганглиев нервной цепочки, в результате чего у куколки имеется семь ганглиев брюшной цепочки взамен 11 ганглиев личинки. Уменьшается в размере жировое тело.

Стадия предкуколки заканчивается сбрасыванием старой кутикулы, из-под нее выходит куколка.

Стадия куколки. Вся поверхность тела у только что появившейся куколки покрыта складками, но не сморщена. По своему строению куколка похожа на взрослую пчелу, хотя в отличие от последней она неподвижна, ее тело лишено пигментации (белого цвета). Однако внутренние жизненные процессы не затормаживаются, а протекают с большой результативностью. Куколка сразу же после завершения последней линьки покрывается кутикулой. Для стадии куколки характерны глубокие преобразования. Источником пластических веществ для образования новых органов и тканей, или для *гистогенеза,* служат продукты распада,

разносимые гемоцитами. Полностью распадаются прядильные железы, пищеварительный канал, жировое тело, мышцы.

Вместо распавшихся органов и тканей личинки формируются новые органы взрослого насекомого.

Голова намного длиннее и расширена почти до размеров головы имаго. Между расширенной головой и зауженной переднегрудью имеется перемычка. Однако таковая отсутствует между грудным и брюшным сегментами. Куколка еще не имеет крыльев, но усики, хоботок и ножки уже ясно обозначены.

Часть элементов жирового тела в этот период рассеяна в области головы и груди, а часть сконцентрирована в брюшке. С возрастом элементы жирового тела более равномерно распределяются в голове, груди и брюшке. Меняется структура желудка.

Сердце изменяется мало: уменьшается число камер с 12 до пяти. На протяжении всей куколочной стадии сердце не прекращает функционировать, так как для процесса метаморфоза необходимо передвижение гемолимфы. Увеличивается масса надглоточного ганглия в голове. Происходит это за счет недифференцированных нервных клеток. Кроме того, сливаются нервные ганглии в груди, а также последние четыре ганглии на конце брюшка.

Зачатки половых желез не разрушаются. Их рост на начальной стадии связан с распадом клеток жирового тела и освобождением пластического материала в виде альбумидов. По мере своего развития они входят в соприкосновение с частями протоков половых желез, возникающих из эктодермы.

Одним из показателей внутренней жизни куколки является ее дыхание.

Дыхательная система претерпевает целый ряд изменений в процессе гистолиза и гистогенеза. Так, увеличиваются первое и третье грудные дыхальца, а второе, наоборот, уменьшается. Разрушаются трахеи. Новые трахеи, так же как и воздушные мешки, формируются из имагинальных зачатков, которые расположены на трахейных стволах.

Сложные глаза вырастают из зачатков по бокам головы. Как уже говорилось выше, первоначально куколка имеет белый цвет. За время развития в процессе формирования различных органов окраска внешних покровов куколки меняется в следующей последовательности: через день после окукливания фасеточные глаза еще чисто-белые, через 2 дня появляется желтоватый оттенок, на 14-й день они становятся розоватой окраски, а к 16-му дню — темно-лиловой.

Суставы ножек сначала желтоватого цвета, с 18-го дня суставы и коготки на ножках приобретают желто-коричневую окраску, пятки и ротовые части несколько светлее. Грудь становится цвета слоновой кости. С 19-го дня начинает слегка темнеть грудь. Брюшко цвета слоновой кости. Концы члеников ножек коричневые. Более значительное потемнение наблюдается на конце подбородка и у основания верхней челюсти. Глаза становятся фиолетовыми. На 20-й день цвет всей куколки темно-серый.

Стадия имаго. В конце куколочной стадии сбрасывается куколочная шкурка, из-под которой выходит вполне сформировавшаяся пчела. Мандибулами пчела прогрызает крышечку ячейки и выходит на поверхность сота. Только что вышедшая пчела по сравнению с пчелой старшего возраста имеет более мягкий хитиновый покров и, кроме того, ее тело густо покрыто волосками. Со временем пчелы теряют частично свой волосяной покров, а хитин становится значительно тверже. В течение имагинального периода никаких существенных изменений во внешних структурах пчелиных особей не происходит.

Обмен веществ в постэмбриональный период. У личинки и куколки происходят интенсивные обменные процессы, в результате которых накапливаются питательные вещества, необходимые для формирования взрослой пчелы.

По данным Штрауса (1911), особенностью обмена веществ пчел является накопление значительных количеств гликогена в качестве энергии для метаморфоза. К концу личиночной стадии содержание гликогена достигает 30% сухой массы личинки. В это же время наблюдается увеличение количества жира, разрастание жировых клеток.

В первую очередь в организме пчелиных особей расходуется глюкоза. Общее ее содержание в организме личинок рабочих пчел вдвое больше, чем в организме маточных личинок. Когда содержание глюкозы в гемолимфе падает ниже допустимой величины, начинают распадаться и использоваться сложные углеводы. Наибольшая концентрация глюкозы наблюдается в середине открытой стадии.

Необходимо отметить, что активность большинства изучаемых ферментов наивысшая у молодых личинок. Затем она снижается и достигает минимума в куколочной стадии. При этом падение активности ферментов у рабочих пчел более существенное, чем у маток. Существует мнение, что в период постэмбрионального развития у маток более аэробный углеводный обмен по сравнению с рабочими особями, а ускоренные сроки развития маток объясняют более высокой активностью целого ряда ферментов. Установлены также различия в количестве и качестве митохондрий (клеточных органоидов) у маточных личинок старше 3-дневного возраста по сравнению с таковыми у личинок рабочих пчел такого же возраста. В соответствии с этим наблюдаются и некоторые различия в некоторых окислительных процессах, протекающих в митохондриях.

Множество исследований посвящено изучению газообмена у разных форм медоносных пчел в постэмбриональный период. Полученные данные показали (И. А. Кан, Н. П. Лаврова, 1935), что количество поглощенного кислорода на одну особь и на единицу массы у трех форм медоносной пчелы в течение всего постэмбрионального развития изменяется. Потребление кислорода одной личинкой рабочей особи резко возрастает в первые дни личиночной стадии, достигая максимума к моменту запечатывания ячейки, а на стадии предкуколки и куколки снижается, достигая минимума при гистолизе.

У личинки матки кривая потребления кислорода идет вверх вплоть до запечатывания ячейки. Однако после запечатывания кривая поглощения кислорода падает (что совпадает с прядением кокона) и достигает минимума в начальной стадии куколки. Уровень потребления кислорода на единицу массы у маток наиболее низкий по сравнению с рабочими пчелами и трутнями.

Количество поглощенного кислорода на одну особь у трутней в постэмбриональный период выше, чем у маток и рабочих пчел.

Дыхательный коэффициент, который характеризует субстрат, используемый в качестве источника энергии в течение всей стадии развития личинки у рабочей пчелы, изменяется, и его величина превышает единицу. Если величина дыхательного коэффициента выше единицы, то это указывает на интенсивность процессов, связанных с переходом соединений, богатых кислородом, в соединения, более бедные кислородом.

Рост дыхательного коэффициента во второй период развития личинки совпадает со временем перехода на качественно иной вид корма, преимущественно углеводный. После запечатывания ячейки и вплоть до окукливания личинки дыхательный коэффициент устанавливается на величине 0,9.

Основными источниками энергии у запечатанной личинки и предкуколки служат углеводы, откладывающиеся в виде гликогена, а во второй половине стадии куколки – жиры.

У матки в отличие от рабочей пчелы дыхательный коэффициент ко 2-му дню личиночного развития уменьшается, что является характерным для жирового обмена. На 4–5-й день этой же стадии дыхательный коэффициент практически равен значению дыхательного коэффициента личинки рабочей пчелы, что указывает на трансформацию углеводов в жир. В стадии запечатанной личинки значение дыхательного коэффициента ниже единицы, что указывает на расщепление углеводов.

Из вышеизложенного можно сделать выводы, что газообмен у медоносных пчел характеризуется рядом закономерностей, присущих для насекомых. В процессе развития личинок интенсивность дыхания, выраженная в количестве кислорода, потребляемого на единицу массы, понижается. Однако количество кислорода, потребляемого на одну личинку, увеличивается, достигая максимума перед окукливанием. На стадии куколки газообмен падает, повышаясь к выходу имаго. В то же время наряду со сходством имеются различия в дыхательном обмене трех форм медоносных пчел.

ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ МАТКИ

Личинка, из которой развивается матка, выходит, как и личинка рабочей пчелы, из оплодотворенного яйца и в первые дни ничем не отличается от личинки рабочей пчелы.

Пчелы выводят маток в трех случаях: при подготовке к роению, при потере или гибели матки, при смене старой матки.

В связи с этим существует два вида маточников: роевые и свищевые. В нормальных условиях при подготовке к роению пчелы отстраивают на сотах (на ребрах или на нижнем крае) мисочки, в которые матка откладывает яйца. По мере роста личинки пчелы надстраивают стенки мисочки, вследствие чего получается особая форма ячейки – маточник. В этом случае пчелы закладывают *роевые маточники.* В случае гибели (потери) матки пчелы строят *свищевые маточники.* Для этого пчелы выбирают ячейку с личинкой, вокруг которой сгрызают стенки соседних ячеек, таким образом расширяя ее. В результате перестройки узкие шестигранные пчелиные ячейки превращаются в широкие мисочки. Выбранную личинку пчелы снабжают большим количеством молочка. Свищевые маточники, как правило, находятся в расплодной зоне, но иногда их отстраивают и в нижней части гнезда. Способность пчелиной семьи отстраивать свищевые маточники позволяет ей выжить при неожиданной гибели матки.

Из яйца личинка вылупляется через 3 дня. В течение всей личиночной стадии маточную личинку кормят молочком, состоящим из одинакового количества различных секретов: прозрачного и молочно-мутного. Чем старше маточная личинка, тем больше число кормлений. Имеются данные, что в пересчете на 1 ч количество посещений рабочими пчелами маточной личинки возрастает: с 13 у 1-дневной до 16 у 3-дневной и до 25 – у 4-дневной. При этом продолжительность каждого кормления также увеличивается.

Рембольд (1982) подсчитал, что маточная личинка за весь период кормления получала корм 1600 раз, причем на пребывание у каждой маточной личинки кормилицей было потрачено в общей сложности в среднем 17 ч. Количество маточного молочка, принесенного в каждый маточник, равнялось приблизительно 1,5 г.

Корм в маточных ячейках имеется и после запечатывания ячейки (через 7,5 дней), поэтому личинка продолжает питаться и масса ее увеличивается, достигая максимума через сутки после этого. К концу стадии личинки масса маток увеличивается в 2926 раз.

С развитием у маточной личинки происходят линьки, количество которых не отличается от линек личинок рабочих пчел.

Различия в строении тела между личинкой рабочей пчелы и матки проявляется только после 3-го дня личиночной стадии, а в физиологии и обмене веществ – значительно раньше.

Так, Щуп и Диксон (1959) показали, что первые 15 ч маточная личинка при одинаковом потреблении кислорода выделяет больше CO_2, чем личинка рабочей пчелы. Для маточной личинки характерен более высокий уровень содержания ювенильного гормона.

Результаты исследований Цандера и Беккера (1925) показали, что у маток, выведенных из личинок до 3-дневного возраста, развитие таких органов, как яичники,

семяприемник, гипофаренгиальные железы, полностью соответствуют норме. Эти данные позволили Цандеру рекомендовать возрастной предел использования личинок для вывода маток 1,5 дня.

Вайссом (1971) установлено, что матки, выведенные из яиц и молодых (до 1,5-дневного возраста) личинок, по таким признакам, как масса тела, число яйцевых трубочек, форма головы, передние челюсти и задние ножки почти не отличались друг от друга.

Стадия личинки у матки продолжается 5 дней. Затем личинка матки, так же как и личинка рабочей пчелы, начинает прясть кокон. Механизм этого процесса сходен с прядением кокона личинками рабочих пчел. Однако в отличие от личинки рабочей пчелы личинка матки часто прекращает прядение кокона и начинает потреблять корм. П. М. Комаровым (1937) установлено, что из 24 ч шестых суток личиночной стадии маточная особь 12 ч тратит на поедание корма. С прекращением прядения кокона личинка выпрямляется, становится неподвижной — наступает стадия предкуколки. Процессы, происходящие на стадии предкуколки и куколки, у матки носят сходный характер с процессами, протекающими на этих стадиях у рабочей пчелы.

Детально изучив процесс развития половых органов у матки, профессор Г. А. Кожевников (1905) пришел к выводу, что наиболее интенсивное развитие яичников происходит у матки тогда, когда все ткани личинки подверглись распаду и питание органов идет за счет материала, образовавшегося при гистолизе.

К концу стадии личинки количество яйцевых трубочек в яичнике маточной личинки достигает 150—200. Постепенно они меняют свое первоначальное положение. Затем расширяются части яйцевода, примыкающего к яичнику, и, наконец, образуются парные яйцеводы. Яйцевые трубочки на протяжении личиночной стадии увеличиваются в размере и при дальнейшем развитии образуют яичник.

В отличие от рабочей пчелы матка свое развитие заканчивает на 16-й день. Пчелы запечатывают ячейки с рабочей личинкой через 8 дней, а маточной — через 7,5 дней.

Матка самостоятельно прогрызает маточник и выходит из него. Первоначально матка сама заполняет зобик медом, но вскоре корм она получает исключительно от рабочих пчел. Длина туловища у матки составляет 15—25 мм, масса тела — 220—300 мг. Она является единственной женской особью с развитыми половыми органами.

ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ ТРУТНЯ

Развитие трутня в общих чертах сходно с таковым рабочих пчел. Однако в отличие от рабочей пчелы и матки он развивается из неоплодотворенного яйца. Таким образом, трутень наследует только признаки матери. Ряд различий между рабочей пчелой и трутнем проявляется на

стадии яйца. Так, трутневые яйца содержат относительно меньше плазмы и имеют более плотную оболочку, чем пчелиные. Кроме того, к концу периода дробления ядер в трутневом яйце образуется вдвое больше, чем в пчелином. Уже в яйце у трутня из мезодермы возникают зачатки половых желез. Период эмбрионального развития у трутней на 10 ч длиннее, чем у рабочих пчел и маток.

Личинки трутней в первые 3 дня личиночной стадии снабжаются молочком так же обильно, как личинки рабочих пчел и маток. С 4-дневного возраста пчелы-кормилицы начинают добавлять в корм пыльцу. Первым, кто обнаружил различие в личиночном корме маток и трутней, был Планта (1888, 1889). Содержание сухого вещества в корме личинок маток выше, чем у личинок трутней. Были отмечены расхождения и по содержанию азотистых веществ, жиров и углеводов в корме молодых трутневых личинок и старше 4-дневного возраста. Он также заметил зерна пыльцы в корме личинок трутня старшего возраста.

На всем протяжении личиночной стадии происходит развитие семенников. В возрасте 3–6-часовой личинки уже обнаруживаются зачатки двух семенников, которые расположены в спинной части седьмого – девятого сегментов. У 6-дневной личинки сформированы по 200 поперечных канальцев. К концу личиночной стадии семенники достигают практически полной величины. Стадия личинки у трутня продолжается 7–9 дней, стадия куколки – 10–14 дней. В стадии куколки формируются придаточные железы, семяизвергательный канал и копулятивный орган. Половые органы к 5-му дню развития куколки заканчивают свое формирование. В течение 3 дней трутневая личинка прядет кокон. Стадия куколки продолжается 10–14 дней.

Весь период развития трутней при благоприятных условиях составляет 24 дня. Если условия неблагоприятные, то сроки развития удлиняются до 30 дней.

Единственное назначение трутня – это осеменение матки. Поэтому трутни выводятся, как правило, весной или в первой половине лета, когда семья готовится к роению.

ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 7

Цель работы. Ознакомится с внешним строением яйца, личинки, предкуколки и куколки медоносной пчелы.

Необходимое оборудование и материалы. Лупы, микроскоп МБС-1, пинцеты, препаровальные иглы, предметные стекла, глазные ножницы, салфетки, вода, эмалированные и восковые ванночки, сот с разновозрастным расплодом, зафиксированные в 70%-ном спирте личинки, предкуколки и куколки рабочих пчел, трутней и маток.

Методика проведения работы. Для ознакомления со стадиями развития рабочей пчелы из гнезда пчелиной семьи извлекают рамку с разновозрастным расплодом. Первоначально на ней находят яйца, которые слегка изогнуты, вытянутой цилиндрической формы, около 1,5 мм длиной. Только что отложенные яйца в ячейках

расположены параллельно ее стенкам. Перед выходом личинки, как правило, яйцо наклоняется передним концом к донышку ячейки.

Затем рассматривают личинок разного возраста и печатный расплод (личинок и куколок, которые находятся в запечатанных ячейках). По более темному оттенку крышечек (они очень тонкие и голова куколки просвечивает сквозь них) можно отличить зрелых кукопок от только что запечатанных личинок. Необходимо обратить внимание на трутневый расплод, который по внешнему виду отличается от расплода рабочих особей. Ввиду того что личинки трутней значительно крупнее личинок пчел, их запечатывают более выпуклой крышечкой (горбатый расплод).

При наблюдении за развитием матки находят на сотах мисочки, а также запечатанные маточники. Желательно зарисовать их форму.

Для детального ознакомления с внешним строеннем личинки, предкуколки и куколки используют материал, зафиксированный в спирте. При его рассматривании под бинокуляром отмечают различия в строении личинки и куколки, а также зарисовывают отдельные стадии развития рабочей пчелы.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Какова продолжительность стадии яйца, личинки, предкуколки и куколки рабочей пчелы, трутня, матки? 2. Какие изменения происходят в яйце медоносной пчелы? 3. Какие стадии относятся к постэмбриональному развитию? 4. Дайте определение процессу метаморфоза. 5. В чем различия между личинкой и имаго рабочей пчелы? 6. Что представляет собой молочко? Какие железы рабочих пчел секретируют его? 7. Сколько линек происходит в стадии личинки? 8. Какие процессы происходят в стадии предкуколки? 9. Какие изменения характерны для стадии куколки? 10. Какие условия определяют развитие маточной личинки? 11. В чем заключается отличие развития трутня от рабочей пчелы и матки?

ГЛАВА 8. НЕРВНАЯ СИСТЕМА

СТРОЕНИЕ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Нервная система регулирует все функции организма, объединяет его в единое целое и является посредником между органами чувств и всеми другими органами. Через органы чувств организм воспринимает информацию из внешней среды, перерабатывает ее в нервных центрах и в соответствии со своим внутренним физиологическим состоянием совершает необходимые целесообразные действия. Нервная система полностью определяет поведение пчел во внешней среде соответственно импульсам, поступившим в нее из органов чувств. У насекомых нервная система сильно дифференцирована, имеет сложное строение и может быть подразделена на три части: центральную, периферическую и вегетативную (симпатическую).

Центральная нервная система

В центральной нервной системе пчелы различают головной мозг и брюшную нервную цепочку.

Головной мозг. Он состоит из надглоточного и подглоточного ганглиев, соединенных между собой тяжами.

Надглоточный ганглий. По своему значению и физиологической роли в какой-то мере напоминает головной мозг высших животных. Он является координирующим центром активной деятельности пчелы. Вследствие этого основная масса мозга состоит из чувствительных и особенно ассоциативных клеток, а не двигательных. Он возник в результате полного слияния трех отдельных ганглиев. В надглоточном ганглии выделяют три крупных отдела: протоцеребрум, дейтоцеребрум, тритоцеребрум (прото-, дейто-, трито- от греческих слов „первый", „второй", „третий"; церебрум – по-латински „мозг") (рис. 35).

Протоцеребрум – это первый, или передний, самый крупный и наиболее сложно устроенный отдел мозга. В нем развито около шести крупных ганглиозных ассоциативных центров: протоцеребральные лопасти, протоцеребральный мост, центральное тело, стебельчатые (грибовидные) тела, межцеребральная часть, вентральные тела. Наиболее развита пара

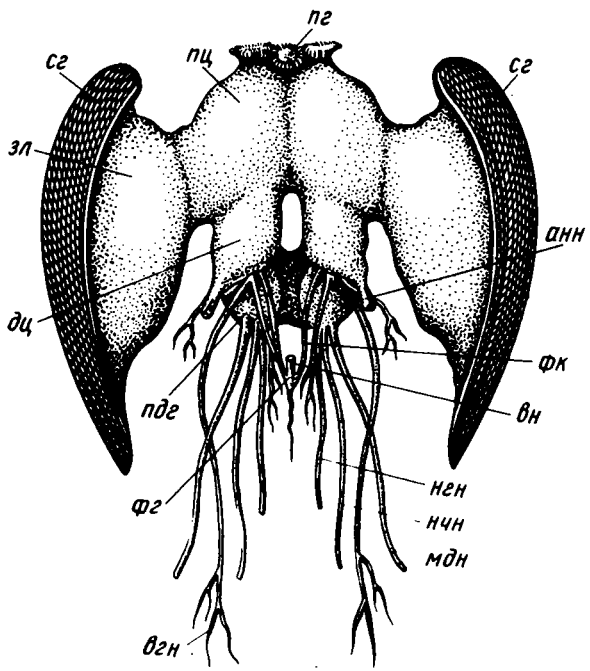


Рис. 35. Головной мозг пчелы с главными нервами (вид спереди):

вгн – верхнегубной нерв; *фг* – фронтальный ганглий; *пдг* – подглоточный ганглий; *дц* – дейтоцеребрум; *зл* – зрительная лопасть; *сг* – сложный глаз; *пц* – протоцеребрум; *пг* – простой глаз; *анн* – антеннальный нерв; *фк* – фронтальный коннектив; *нгн* – нижнегубной нерв; *нчн* – нижнечелюстной нерв; *мдн* – мандибулярный нерв

стебельчатых тел. Они считаются высшим ассоциативным и координирующим центром нервной системы, состоят из скоплений ассоциативных нейронов. Степень развития грибовидных тел тесно коррелирует со сложностью поведения насекомых. Они достигают максимального развития у общественных насекомых (ос, пчел, муравьев), ведущих по сравнению с другими более сложный образ жизни и обладающих высокой способностью к обучению. Это дает основание считать грибовидные тела главными регуляторами жизнедеятельности насекомых. Амбрустер (1913) назвал их „органами интеллекта". В них переплетаются самые разнообразные нервные процессы, впечатления и импульсы, рефлексы и инстинкты.

Из трех форм особей пчелиной семьи наибольшего развития стебельчатые тела достигают у рабочих пчел, занимая $^1/_5$ всего мозга, у маток и трутней, поведение которых не отличается таким многообразием, стебельчатые тела менее развиты.

Стебельчатое тело (рис. 36) имеет на верхнем конце два расширения в форме чаши, поддерживаемой толстой ножкой, которая на нижнем конце разделяется на доли (корешки).

По бокам протоцеребрума выступают зрительные доли, связывающие мозг с фасеточными глазами. Степень развития зрительных долей теснейшим образом зависит от величины сложных глаз. Эти глаза наибо-

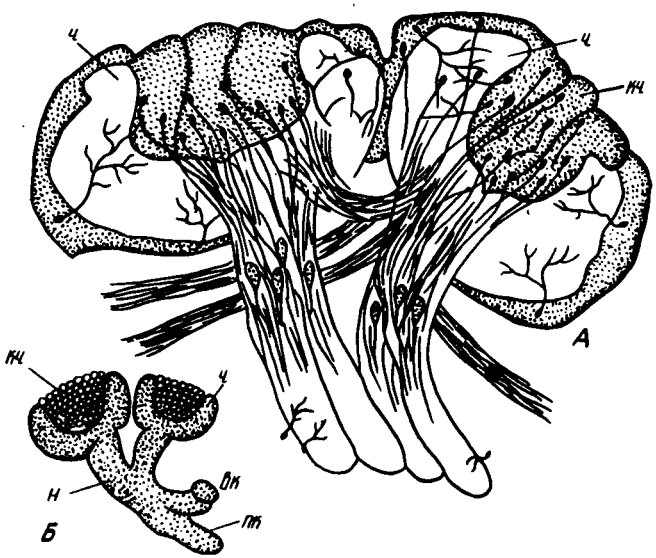


Рис. 36. Стебельчатые (грибовидные) тела:

А – детали строения; *Б* – общий вид; *ч* – чашечка; *кч* – клетки чашечки; *н* – ножка; *вк* – верхний корешок; *пк* – передний корешок

лее развиты у трутня и меньше у матки. Соответственно и зрительные доли достигают огромной величины у трутня и значительно меньшей у матки.

Дейтоцеребрум – это второй, или средний, отдел головного мозга, иннервирующей антенны. Как правило, антеннальный нерв начинается двумя обособленными корешками – двигательным и чувствительным. В месте их отхождения образуются небольшие выросты – обонятельные доли дейтоцеребрума.

Тритоцеребрум – это третий, или задний, отдел мозга, иннервирующий верхнюю губу и мышцы углов рта. Он разделен на две симметричные половинки, расположенные по бокам пищевода. Тритоцеребрум – высший центр иннервации внутренних органов.

Головной мозг насекомого содержит нейронов больше, чем вся остальная часть центральной нервной системы. Более 90% нейронов центральной нервной системы сосредоточено в мозге. Особенно много их в грибовидных телах и зрительных долях протоцеребрума (табл. 4).

4. Количество нейроиов в разиых отделах головиого мозга у рабочих пчел и трутией (по Виттхофт, 1967), шт.

Отделы мозга	Рабочая пчела	Трутень
Зрительные доли	432712	807658
Грибовидные тела	339488	295010
Остальная часть протоцеребрума	38470	45539
Дейтоцеребрум	14702	16530
Всего	825372	1164737

По очертаниям и размерам головной мозг у особей пчелиной семьи неодинаков. Мозг трутня в целом гораздо крупнее мозга матки и рабочей пчелы. Однако его массивность определяется усиленным развитием зрительных долей, которые по своей структуре и функции больше соответствуют не мозгу, а сетчатке глаза позвоночного животного. Другие отделы мозга в наибольшей степени развиты у рабочей пчелы.

Подглоточный ганглий. Иннервирует ротовые органы и слюнные железы. Он лежит в нижней части головы под глоткой и соединен с мозгом околоклеточными коннективами (межсегментными продольными тяжами).

Брюшная нервная цепочка. У предков современных членистоногих каждый ганглий иннервировал только собственный сегмент. У насекомых произошло обособление грудного отдела, на котором находятся основные локомоторные органы – ножки и крылья. Поэтому грудные ганглии получили усиленное развитие и приобрели морфологические черты, отличающие их от брюшных ганглиев.

Полный метаморфоз у медоносных пчел сопровождается концентрацией ганглиев и уменьшением их числа у взрослой пчелы по сравнению с ее личинкой.

Личинка пчелы имеет нервную цепочку, состоящую из 13 ганглиев по одному в каждом сегменте (кроме двух последних): в голове – 2, в груди – 3, в брюшке – 8.

В груди у личинки 3 ганглия, а у взрослой рабочей пчелы второй грудной ганглий сливается с заднегрудным, а также с двумя ближайшими брюшными. Третий грудной ганглий стал первым в брюшке рабочей пчелы. Он и следующие за ним 2 брюшных ганглия остаются простыми, а шестой и седьмой сливаются. Девятый ганглий остается без изменений. Таким образом, у рабочей пчелы всего 9 ганглиев, включая головные.

У матки и трутня грудные ганглии сохраняют такое же строение, как и у рабочих пчел, а в брюшке – пятый, шестой и седьмой ганглии сливаются в один сложный брюшной. Следовательно, у маток и трутней имеется только 8 ганглиев.

Слияние брюшных ганглиев связано с деятельностью половых органов. Концентрация нервной системы у медоносных пчел значительно улучшает управление организмом и в целом способствует общему повышению морфо-физиологического уровня.

Процессы слияния нервных центров протекают на стадии куколки.

От первого грудного ганглия отходят нервы в передние ножки, а от второго – в средние и задние ножки, к основаниям крыльев, мышцам ножек и крыльев, а также в первый и второй брюшные сегменты. Брюшные ганглии иннервируют органы и покровы только своих сегментов. От ганглиев брюшка идут нервы в половые органы, жалоносный аппарат и последний членик брюшка.

От каждого ганглия отходят нервные стволы – со спинной стороны двигательные, а с брюшной – чувствительные.

Периферическая нервная система

К периферической нервной системе относятся разбросанные по телу пчелы чувствительные нейроны, а также нервы, отходящие от ганглиев центральной и вегетативной нервной системы.

Вегетативная (симпатическая) нервная система

Вегетативная нервная система объединяет и согласовывает работу внутренних органов (пищеварения, кровообращения, дыхания и т. д.). Ее деятельность подчинена центральной нервной системе, хотя и имеет в ряде случаев определенную автономию. У пчел она состоит из трех отделов: краниального, туловищного и каудального.

Краниальный отдел вегетативной нервной системы обеспечивает иннервацию сердца, аорты, глотки, области передней кишки, трахей, головы, управляет глотательными движениями насекомого.

Туловищный отдел представлен непарным нервом, расположенным между коннективами грудных и брюшных ганглиев. Импульсы непарного нерва вызывают сокращения мышц замыкательного аппарата дыхалец. Кроме того, непарный нерв иннервирует скелетные мышцы и оказывает на них регулирующее влияние.

Каудальный отдел иннервирует задний отдел кишечника и половые органы. Он связан с концом непарного нерва.

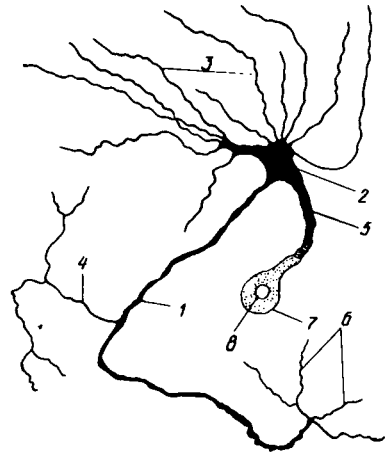


Рис. 37. Типичный нейрон насекомого (по В. П. Тищенко, 1977):

1 – аксон; *2* – главное мозговое разветвление; *3* – дендриты; *4* – коллатеральная ветвь аксона; *5* – клеточный отросток; *6* – концевые разветвления аксона; *7* – тело нейрона; *8* – ядро

Нервные клетки

Основная структурная единица нервной системы пчелы, как и всех насекомых, – нервная клетка, или нейрон (рис. 37). От тела нейрона отходит обычно один длинный неразветвленный аксон и несколько коротких ветвящихся дендритов. Дендрит служит входом нейрона, а аксон – выходом. Аксон подходит к другим нейронам или к исполнительным органам – эффекторам. Наиболее обычными эффекторами служат мышцы или железы.

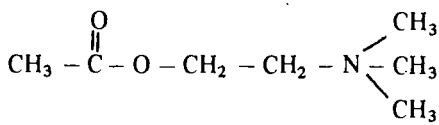
Различают три главных типа нейронов: чувствительные, двигательные и вставочные.

РЕФЛЕКТОРНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ПЧЕЛ

Рефлексы. И. П. Павлов указал, что нервная система связывает многочисленные части организма друг с другом, а также организм в целом как сложнейшую систему с бесконечным числом внешних раздражителей. Эта связь осуществляется посредством рефлексов.

Рефлекс начинается с воздействия какого-либо фактора на чувствительную клетку, от которой по чувствительному нерву передается воз-

буждение в ганглий. В ганглии чувствительные клетки имеют множество концевых разветвлений. Между ними находятся такие же концевые разветвления двигательных нервов. Концевые окончания двигательных и чувствительных нервов имеют множественные контакты – синапсы. В синапсах происходит передача возбуждения от чувствительных нейронов к двигательным. В зависимости от способа передачи нервных импульсов синапсы подразделяют на два типа – химические и электротонические. Медоносные пчелы имеют характерные признаки химических синапсов. В химических синапсах выделяется специальное вещество, являющееся медиатором (переносчиком) возбуждения. Важнейшим медиатором возбуждения в синапсах служит ацетилхолин, который представляет собой уксуснокислый эфир холина – азотистого вещества:



С помощью ацетилхолина возбуждение через синапсы передается соседним клеткам и распространяется дальше.

Для нормальной передачи возбуждения необходимо быстрое удаление избытка ацетилхолина, иначе возбуждение будет чрезмерным. Удаление производится с помощью фермента холинэстеразы, которая разлагает ацетилхолин на уксусную кислоту и холин.

От чувствительных нервных клеток ганглия возбуждение (импульс) передается соответствующим мышцам, железам или другим органам. Путь, по которому нервное возбуждение прошло от рецептора к центру и от центра к рецептору, составляет *рефлекторную дугу.* Ответная реакция организма на раздражение получила название *рефлекса.* В состав любой рефлекторной дуги входят рецептор, эффектор и нервные клетки, относящиеся к разным функциональным категориям. В конечном счете работа эффекторов проявляется в виде мышечных движений, а сам рефлекс есть не что иное, как мышечная реакция.

Рефлексы бывают простые и сложные. К *простым рефлексам* относят кратковременные реакции на определенные раздражения. *Сложные рефлексы* состоят из ряда координированных действий; они вызываются не одним фактором, а их комплексом (сочетанием). Например, если слегка придавить ножку спокойно сидящей пчелы, то раздражение воспримется чувствительными волосками и передастся ближайшему ганглию, а оттуда по двигательному нерву мышце ножки. В результате пчела в ответ на раздражение отодвинет ножку. В данном случае сокращение мышцы – простой рефлекс. При более сильном раздражителе возбуждение проходит по всей нервной брюшной цепочке и попадает в голов-

ные ганглии. В этом случае у пчелы вырабатывается сложное ответное действие на раздражение, и оно передается нескольким мышцам, в результате чего пчела взлетает. Это пример сложного рефлекса.

Простые и сложные рефлексы, называемые также *безусловными,* – врожденные, наследственные. Пчела рождается, имея уже готовый набор рефлексов, которые будут проявляться каждый раз, когда внешние условия окажут на пчелу соответствующее воздействие.

Особое место в поведении пчел занимают *условные рефлексы,* вырабатываемые в процессе жизни.

Условные рефлексы проявляются при использовании медосбора. Стоит лишь одной пчеле из семьи найти обильный источник нектара, как через несколько минут его будут собирать уже сотни, а затем тысячи пчел этой же семьи.

Пчела летит за пищей в силу врожденного безусловного рефлекса. При этом цвет, запах и форма цветка сами по себе для пчелы не имеют никакого сигнального значения. Однако после того, как пчела найдет нектар в цветке с определенным сочетанием цвета, запаха и формы, то эти признаки становятся для нее условными пищевыми сигналами. В этом случае у пчелы вырабатывается условный рефлекс на определенный цвет, запах и форму цветков. Условный рефлекс на данное сочетание раздражителей сохраняется до тех пор, пока запасы корма не иссякнут в этих цветках. Когда же пчела не находит нектар, происходит угасание условно-рефлекторной реакции. Как показали исследования академика И. П. Павлова, во время угасания условный рефлекс не исчезает полностью, а попадает под действие внутреннего угасательного торможения.

Условные рефлексы, вырабатывающиеся у пчел при отыскивании и собирании нектара, позволяют им быстро находить растения, выделяющие нектар, переключаться на другие растения, когда прежние отцветают и не выделяют его.

Условные связи сохраняются длительное время. Это особенно относится к условному рефлексу на местоположение гнезда. По данным И. А. Левченко (1961), полное угасание этого рефлекса происходит за время зимовки (5–6 мес). Однако Линдауэр (1963) сообщил о том, что данная связь не угасает. После 1–2 пищевых подкреплений угасшая реакция быстро восстанавливается до исходного уровня.

Процесс торможения условных рефлексов, протекающих в центральной нервной системе пчелы, обеспечивает большую гибкость и пластичность их поведения. Пластичность в значительной степени определяется индивидуальными особенностями нервных процессов, возрастом и степенью тренированности насекомого.

Исследованиями профессора Н. Г. Лопатиной (1971) установлено, что пищевой условный рефлекс вырабатывается значительно быстрее на запахи цветов, обычно посещаемых пчелами, чем на запахи цветов, не посещаемых ими, или на искусственный запах бутилового спирта.

Условно-рефлекторная деятельность медоносной пчелы показывает индивидуальную, видовую и породную изменчивость.

Индивидуальная изменчивость условно-рефлекторной деятельности медоносных пчел проявляется независимо от возраста в скорости укрепления положительных условных связей, образования и длительности сохранения тормозных условных рефлексов и в быстроте переделки сигнального значения раздражителей.

Индивидуальная изменчивость выражается и в наличии пчел (20–25%), у которых не вырабатывается определенная система посещения мест подкреплений по условным сигналам.

Профессор Московского университета Г. А. Мазохин-Поршняков и др. (1971) также выявили неоднородность пчел одной и той же семьи как в несовпадении признаков стимулов, на которые они обращают внимание в первую очередь, так и в различной скорости обучения решать одну и ту же задачу.

Видовая изменчивость условно-рефлекторной деятельности пчел определяется различиями, связанными с разрешающей способностью зрительного анализатора.

Породная изменчивость была детально изучена Н. Г. Лопатиной, М. Г. Рагим-заде (1959, 1961, 1962), которые показали, что условно-рефлекторная деятельность медоносных пчел находится в большой зависимости от врожденных адаптаций к определенным экологическим условиям существования.

Линдауэр (1975) установил глубокие различия в обучаемости пчел крайнской и итальянской пород при их дрессировке на запах различных цветов в разные периоды дня. Так, при одинаковых условиях крайнские пчелы запоминают преимущественно положение дрессировочной кормушки, а итальянские пчелы – одновременно ее форму и положение. Этим можно объяснить большее блуждание итальянских пчел по сравнению с крайнскими. Первые запоминают форму улья, а вторые – местоположение улья. Эти данные позволяют сделать вывод о том, что для круглогодового содержания семей в передвижных павильонах при их скученном размещении больше подходят крайнские пчелы, чем итальянские.

Функции брюшных, грудных и головных ганглиев в рефлекторной деятельности пчел. В брюшке насекомого каждый ганглий обслуживает один сегмент или группу соседних сегментов. Он выступает в роли *первичного рефлекторного центра* по отношению к иннервируемым сегментам. Получая информацию от рецепторов, первичный рефлекторный центр управляет работой мышц и придатков, расположенных в зоне его иннервации. В целостной нервной системе деятельность брюшных ганглиев подчинена *вторичным рефлекторным центрам* – подглоточному ганглию и мозгу.

Брюшные ганглии, лишенные связей с высшими отделами центральной нервной системы, способны к некоторым простейшим безусловно-

рефлекторным реакциям. Например, вычлененные последние брюшные сегменты пчелы при местном раздражении выпускают жало. Рефлекторная дуга этой реакции охватывает всего один ганглий.

Наиболее важная функциональная задача грудных ганглиев заключается в обслуживании органов передвижения – ножек и крыльев. Установлено, что изолированный грудной ганглий самостоятельно, без участия других нервных центров управляет движением только отдельной ножки. Однако ходьба и бег требуют согласованной работы всех шести ножек. Эти достаточно сложные локомоторные акты могут осуществляться только при сохранении коннектив между грудными ганглиями. Ритмические движения ног определяются „командными" импульсами, которые приходят в грудные ганглии от мозга. Мозг, как правило, оказывает тормозящее влияние на подвижность насекомых. Поэтому реакция бегства становится более продолжительной после обезглавливания насекомого, когда снимается тормозящее влияние мозга.

Грудные ганглии управляют ритмом колебаний крыльев во время полета. Для поддержания длительного полета необходимо постоянное обдувание ветром механорецепторов, расположенных на голове и у основания крыльев. Следовательно, в запуске и поддержании полета у насекомых участвуют разные рецептивные поля.

В контроле скорости полета, деталей движения крыльев и ритма крыловых взмахов ведущее значение принадлежит рецепторам, расположенным на антеннах.

Головные ганглии могут выступать в роли первичных рефлекторных центров, обслуживающих те придатки головы, которые входят в зону их иннервации. Функции головных ганглиев как вторичных рефлекторных центров проявляются в их способности затормаживать или возбуждать сегментарные рефлексы и комбинировать деятельность отдельных мышц в сложные двигательные акты.

Локомоторная активность насекомого находится под контролем двух систем головных ганглиев – тормозящей и возбуждающей. Подглоточный ганглий возбуждает двигательную активность, но сам тормозится со стороны протоцеребрума. Следовательно, подвижность насекомого регулируется на основе строго сбалансированных соотношений сигналов, поступающих в грудные ганглии от грибовидных тел (тормозящие сигналы), центрального тела и подглоточного ганглия (возбуждающие сигналы). Как показали исследования выдающегося русского физиолога Н. Е. Введенского (1919), возбуждение и торможение по своей природе едины и чрезмерное возбуждение приводит к торможению.

Мозг – высший анализатор, ответственный за окончательную оценку наиболее важных раздражителей, воздействующих на тело насекомого. Все органы чувств имеют свои центральные представительства в мозге. Анализируя поступающую от органов чувств информацию, мозг выдает ответные рефлекторные реакции в биологически целесообразные акты поведения. После удаления мозга поведение насекомого становится бес-

смысленным с точки зрения ситуации. Отдельные рефлексы возникают совершенно спонтанно.

Инстинкты. Мозг контролирует и определяет проявление сложных комплексов безусловных рефлексов, называемых *инстинктом.*

С возникновением общественного образа жизни у пчел выработались сложные инстинкты, обеспечивающие поддержание оптимального микроклимата в гнезде, поиск, сбор и переработку нектара, совместное выращивание расплода, строительство сотов, роение и т. д.

Инстинкты характерны тем, что вызываются они не одним каким-либо фактором, а комплексом факторов, или, как говорят, обстановкой, в которой находятся насекомые. Так, для откладки яиц маткой необходимо одновременно наличие следующих факторов: молодые пчелы, способные выкармливать расплод; „свита" пчел около матки; полноценные углеводные и белковые корма; свободные ячейки в качественных сотах; температура не ниже 32° С в зоне размещения матки. Если хотя бы один из перечисленных факторов отсутствует, то матка не будет откладывать яйца.

ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 8

Цель работы. Изучить строение нервной системы пчелы.

Необходимое оборудование и материалы. Микроскоп МБС-1, ванночки, пинцеты, препаровальные иглы, энтомологические булавки, глазные ножницы, предметные стекла, салфетки, макет пчелы, рабочие таблицы, рабочие пчелы и трутни, зафиксированные в 70%-ном растворе этилового спирта.

Методика проведения работы. В начале занятия преподаватель проверяет теоретические знания учащихся о строении нервной системы пчел. Затем учащиеся получают задание по препарированию, рассмотрению под микроскопом и выполнению рисунков головного мозга пчелы и брюшной нервной цепочки.

Для того чтобы вычленить головной мозг, необходимо лезвием срезать узкую полоску хитина с теменной части головы, а с боков – часть сложных глаз. Голову необходимо укрепить в восковой ванночке лицевой поверхностью вверх и осторожно пинцетом снять хитин с передней части головы. Под бинокуляром рассматривают естественное расположение головного мозга пчелы. Затем головной мозг следует осторожно освободить от воздушных мешков и гипофарингеальных желез, осторожно с помощью пинцета и игл поместить на предметное стекло в каплю физиологического раствора или воды. Приготовленный временный препарат рассматривают на темном столике микроскопа и зарисовывают в тетрадях его строение.

Для препарирования брюшной нервной цепочки пчелу или трутня помещают на дно восковой ванночки и закрепляют энтомологическими булавками за грудь и последний сегмент брюшка. Ножницами разрезают тергиты вдоль брюшка посредине. При помощи игл и пинцета тергиты отгибают влево и вправо, закрепив их энтомологическими булавками. Осторожно удаляют весь кишечник и ианосят несколько капель воды. Вдоль стернитов по центру брюшка хорошо бывают видны пять ганглиев цепочки. Два грудных ганглия залегают под массой грудных мышц и закрыты сверху внутренними выростами хитинового скелета. Чтобы обнаружить грудные ганглии, необходимо с помощью ножниц разрезать и удалить грудные мышцы.

Два грудных и пять брюшных ганглиев вычленяют из тела пчелы и переносят на предметное стекло для изготовления временного препарата. Его рассматривают под микроскопом и зарисовывают.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Назовите основные органы, входящие в нервную систему пчелы. 2. В чем основные различия в строении головного мозга трутня, рабочей пчелы и матки? 3. В чем основные сходства и различия в строении брюшной нервной цепочки у трех особей пчелиной семьи? 4. С чем связано слияние ганглиев в груди и брюшке? 5. Расскажите о строении периферической нервной системы. 6. Деятельность каких органов регулирует вегетативная (симпатическая) нервная система? 7. Как называется путь, проходимый нервным возбуждением от чувствительной клетки через ганглии к мышцам или органам? 8. В чем различия безусловных и условных рефлексов у пчел? 9. Что включает в себя понятие инстинкт? 10. Каковы основные инстинкты медоносных пчел и при каких условиях они срабатывают?

ГЛАВА 9. ОРГАНЫ ЧУВСТВ

Органы чувств — совокупность чувствительных элементов-рецепторов, приспособленных для восприятия одинаковых раздражителей внешней среды. Рецепторные клетки представляют собой специализированный компонент нервной системы, воспринимающий раздражения и передающий их в нервно-мышечный аппарат. Информация, поступающая в центральную нервную систему от рецепторных клеток, рассеянных по телу или объединенных в сложные рецепторные образования, чрезвычайно разнообразна. Рецепторы классифицируют по характеру воспринимаемых ими раздражений.

Медоносные пчелы имеют хорошо развитые органы зрения, в меньшей степени обоняния, осязания, вкуса и слуха.

ОРГАНЫ ЗРЕНИЯ

По сложности организации и многообразию даваемой информации зрительный анализатор у пчел далеко превосходит другие органы чувств. Медоносная пчела имеет два больших сложных, или фасеточных, глаза и три простых.

Сложные глаза. Они расположены по бокам головы (рис. 38). Поверхность глаза разделена на шестиугольные *фасетки* и состоит из кутикулярной *роговицы,* которая служит внешним защитным слоем, соответствующим роговой оболочке глаза человека. К каждой фасетке этой роговицы примыкает *кристаллический конус,* который окружает группа пигментных клеток. Образование, состоящее из фасетки и примыкающего к ней кристаллического конуса с пигментными клетками, называется *омматидием.* У рабочей пчелы сложный глаз состоит примерно из 5 тыс. плотно прилегающих омматидиев, у матки их 3—4 тыс., у трутня — 7—10 тыс. По числу омматидиев медоносная пчела уступает другим видам насекомых. Каждый из омматидиев расположен под небольшим углом к соседним омматидиям, и, таким образом, все они смотрят в разных направлениях. Все структуры омматидия выполняют определенные функции. Оптическую, или преломляющую, функцию выполняет про-

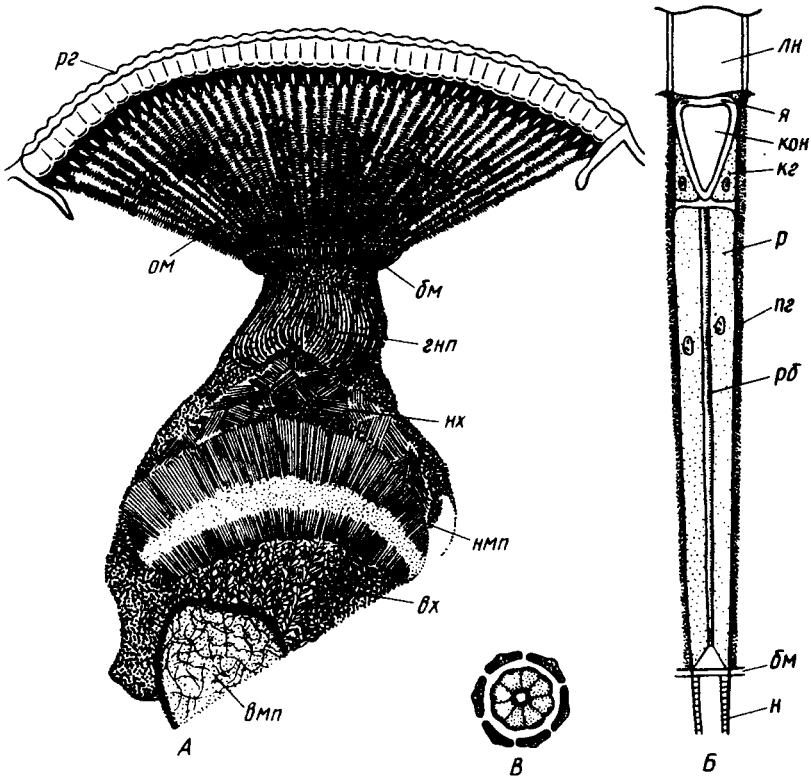


Рис. 38. Сложный глаз:

А – продольный разрез сложного глаза и зрительной лопасти мозга (*ом* – омматидии, *рг* – роговица, *бм* – базальная мембрана, *гнп* – ганглиозная пластинка зрительной лопасти, *нх* – наружная хиазма, *нмп* – наружная медуллярная пластинка зрительной лопасти, *вх* – внутренняя хиазма, *вмп* – внутренняя медуллярная пластинка); *Б* – продольный разрез омматидия (*лн* – линза, *я* – ядро клеток, *кон* – кристаллический конус, *кг* – корнеагенная клетка, *р* – клетка ретикулы, *пг* – пигментная клетка, *рб* – рабдом, *бм* – базальная мембрана, *н* – нерв); *В* – поперечный разрез омматидия

зрачный хрусталик и кристаллический конус. *Хрусталик* имеет вид двояковыпуклой линзы. Кристаллический конус образован четырьмя удлиненными прозрачными клетками и совместно с хрусталиком составляет единую оптическую систему. Светочувствительную функцию выполняет *сетчатка,* или ретина, которая состоит из восьми *ретинальных клеток,* расположенных под конусом. Эти клетки вытянуты вдоль омматидия и радиально соединены в общий пучок, образуя обкладку центрального стержня – *зрительной палочки,* или рабдома. У основания ретинальные

клетки переходят в нервные волокна, идущие к зрительным долям головного мозга.

Функцию оптической изоляции выполняет пигментная часть, которая состоит из трех видов клеток, содержащих черный пигмент. Он поглощает световые лучи. В совокупности эти клетки составляют обкладку ретинулы и хрустального конуса каждого омматидия, которая защищает рабдом от попадания света из соседних омматидиев, а также поглощает боковые лучи света. Следовательно, поле зрения каждого омматидия очень мало, и он воспринимает только незначительную часть рассматриваемого предмета. Однако большое число омматидиев дает возможность резко увеличить поле зрения путем взаимного приложения друг к другу, что дает возможность из отдельных мельчайших частей изображения создать общее мозаичное изображение.

В месте окончания зрительных палочек находится базальная *мембрана,* выстилающая глаз изнутри.

На всем протяжении сложного глаза его охватывает *глазная капсула.* Она служит местом скрепления сложного глаза с капсулой головы.

Простые глаза. У рабочей пчелы и матки они расположены на темени между сложными глазами по углам равнобедренного треугольника, у трутня – в области лба. Функция простых глаз заключается в улавливании изменений интенсивности света. Если у медоносной пчелы закрасить простые глаза, то она утром вылетает позднее, а вечером возвращается в улей раньше по сравнению с другими пчелами семьи. Следовательно, простые глаза позволяют насекомому оценивать абсолютную освещенность.

Простой глаз (рис. 39) с внешней стороны имеет вид бугорка. Эта внешняя часть глаза кутикулярного происхождения служит светопреломляющей линзой, т. е. *хрусталиком,* под которым находится тонкий слой прозрачных *корнеагенных клеток.* К слою корнеагенных клеток примыкает *сетчатка,* сложенная из отдельных *ретинул,* в которые сгруппированы две-три *зрительные клетки.* Зрительные клетки вытянуты параллельно центральной оси глаза. Внутри ретинулы, вдоль ее оси, лежит *рабдом.* Между ретинулами вклиниваются узкие *пигментные клетки.* Пигмент содержится и в самих зрительных клетках. При перенесении насекомого из темноты на яркий свет пигмент быстро перемещается кверху, уменьшая просвет линз. Скорость миграции пигмента зависит как от интенсивности, так и от спектрального состава адаптирующего света.

По краям простого глаза расположены *волоски.* Простые глаза в отличие от сложных иннервируются не из зрительных долей головного мозга, а из срединной части головного мозга. Простые глаза существенно отличаются от сложных тем, что у них на одну оптическую часть приходится серия чувствительных частей и, кроме того, они лишены хрустального конуса и их оптическая часть представлена одним хрусталиком.

Восприятие пчелой предметов. Небольшое число фоторецепторов в сложном глазу пчелы позволяет ей получить приближенное изображение

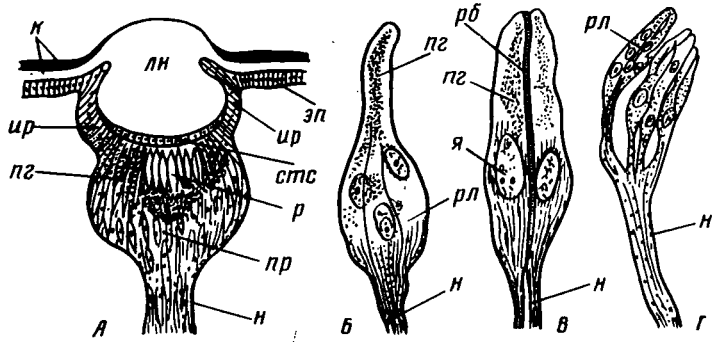


Рис. 39. Простой глаз:

А – продольный разрез среднего простого глаза взрослой пчелы (*пг* – пигмент, *ир* – ирисовые клетки, *к* – кутикула, *лн* – линза, *эп* – эпидермис, *стс* – полоска клеток стекловидного слоя, *р* – ретина, *пр* – промежуточные клетки, *н* – нерв); *Б* – группа клеток, образующих ретинулу у куколки на ранней стадии развития (*пг* – пигмент, *рл* – ретинула, *н* – нерв); *В* – клетки ретинулы у куколки на поздней стадии развития с образовавшимся между ними рабдомом (*рб* – рабдом, *я* – ядро клетки ретинулы, *пг* – пигмент, *н* – нерв); *Г* – четыре ретинулы (*рл*) и нерв (*н*)

предмета, которое нельзя сравнить с изображением, получаемым человеческим глазом. Пчела воспринимает смену изображений как мелькание. Глаз насекомого регистрирует изображение, сменяющееся через очень короткие промежутки времени, так как рабдомы быстро возвращаются к исходному состоянию после получения каждого светового импульса. Улавливание мельканий позволяет насекомым замечать даже слабые движения в окружающей среде.

Сложные глаза дают достаточно четкую картину предметов, находящихся вблизи, и позволяют различать силузты отдаленных предметов. Пчелы труднее распознают форму, размер предмета, чем окраску.

У пчел хорошо развито цветовое зрение. Они отчетливо различают синий, оранжевый, желтый и зеленый цвета. В пределах солнечного спектра от ультрафиолетовых лучей до инфракрасных пчелы улавливают ультрафиолетовую область (фиолетово-синюю, сине-зеленую и зеленожелто-оранжевую).

Ультрафиолетовые лучи – сильный раздражитель для глаза пчелы по сравнению с другими областями видимого спектра. Способность пчел улавливать ультрафиолет открывает им отличные от восприятия человека качества окружающей среды.

Кроме того, у медоносной пчелы была открыта способность различать поляризованный свет, испускаемый голубым небом, что позволяет ей ориентироваться в полете.

Впервые данные, показывающие, что пчелы способны различать поляризованный свет, были приведены Фришем (1948). Он выяснил механизм действия поляризованного света на сложные глаза пчелы, который основан на поляризационных свойствах рабдомов зрительных клеток. В омматидии пчелы к внутреннему концу хрустального конуса примыкает восемь радиально расположенных зрительных клеток, в которых каждый рабдом поляризует свет в разных плоскостях. Фриш изготовил модель омматидия пчелы, которая состояла из восьми треугольников из полярондной пленки, сложенных вершинами внутрь так, что каждый спектр поляризовал свет параллельно своему основанию. Если смотреть через эту модель на синее небо, то яркость треугольников будет различной и на модели виден крестообразный узор из темных и светлых секторов, неодинаковый для разных участков небосвода. Если смотреть через этот прибор на белое облако – источник деполяризованного света, то все восемь секторов выглядят одинаковыми.

При полете к источнику медосбора пчела в каждом омматидии получает картину восприятия соответственно величине поляризованного света. При возвращении в улей пчелы используют характеристики поляризационного света для ориентирования.

Рабочие пчелы используют зрительную информацию преимущественно для трех задач: навигации по поляризованному свету, удерживанию при движении постоянного курса, локализации и опознания пищевых или иных объектов.

ОРГАНЫ ХЕМОРЕЦЕПЦИИ

Органы хеморецепции включают органы обоняния, которые воспринимают и анализируют запахи – пары летучих соединений, присутствующие в воздухе в очень малой концентрации, и органы вкуса, которые анализируют жидкую среду с растворенными веществами в значительно большей концентрации.

Органы обоняния. Они сосредоточены в основном на усиках (антеннах), а именно на восьми концевых члениках жгутика (рис. 40). На члениках жгутика пчелы находится целый ряд *сенсилл* – чувствительных органов. Обонятельную функцию выполняют сильноразвитые на усиках *плакоидные сенсиллы.* Рабочая пчела имеет около 6 тыс. плакоидных сенсилл на каждом усике, матка – 3, трутень – около 30 тыс.

Наружная часть плакоидной сенсиллы представлена *кутикулярной пластинкой* (рис. 41), погруженной в ямку. Кутикулярная пластинка служит воспринимающей поверхностью. Наибольший диаметр этой пластинки 12–14 мкм. Ее поверхность пересечена 120–150 радиально идущими утолщениями, между которыми расположены поры. По краям она обрамлена тонкой незатвердевшей кутикулой. Благодаря тому что пластинки чрезвычайно тонки, они оказываются проницаемыми для молекул пахучих веществ.

Воспринимающая часть органа обоняния пчелы состоит из 12–18 *чувствительных клеток,* периферические отростки которых заканчиваются в области локализации пор. От внутреннего конца каждой чувствитель-

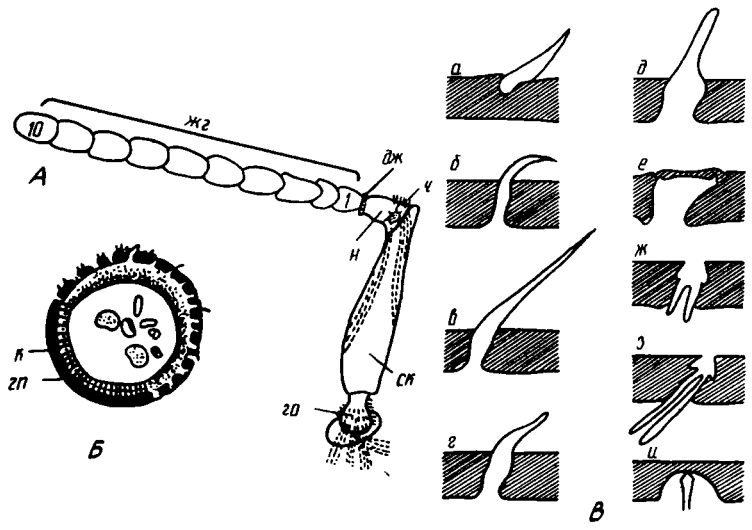


Рис. 40. Строение усика:

А – общий вид (*1–10* – членики усика, *жг* – жгутик, *дж* – джонстонов орган, *ч* – чувствительные щетинки, *н* – ножка, *ск* – скапус, *гб* – головка скапуса); *Б* – поперечный разрез (*к* – кутикула, *гп* – гиподерма); *В* – различные виды сенсилл на усиках (*а–г* – трихоидные, *д* – базиконическая, *е* – плакоидная, *ж* – целоконическая, *з* – ампулярная, *и* – колоколовидная)

ной клетки отходят нервные отростки, которые, соединяясь, образуют нерв, идущий к надглоточному ганглию.

Другой вид обонятельных органов у медоносной пчелы – *базиконическая сенсилла.* Кутикулярный отдел этого вида сенсилл представляет собой полый толстостенный конус, погруженный в углубление кутикулы. Базиконические сенсиллы иннервируются тремя–пятью чувствительными клетками, периферические отростки которых проходят в центр кутикулярного отдела .

Базиконические сенсиллы, помимо обонятельной функции, могут выполнять функцию вкусовых сенсилл и воспринимать изменение влажности.

Органы обоняния служат для отыскивания корма, обеспечения связи между мужскими и женскими особями, распознавания особей своей семьи.

Пчелы способны различать и запоминать разнообразные цветочные запахи, играющие роль пищевых сигналов. Их чувствительность к запахам значительно выше, чем у человека. Обонятельные органы воспринимают пары летучих соединений, присутствующих в воздухе в очень малой концентрации. Так, например, пчелы обнаруживают метилгептанон при концентрации в 40 раз меньшей, чем та, при которой его начинает чувствовать человек.

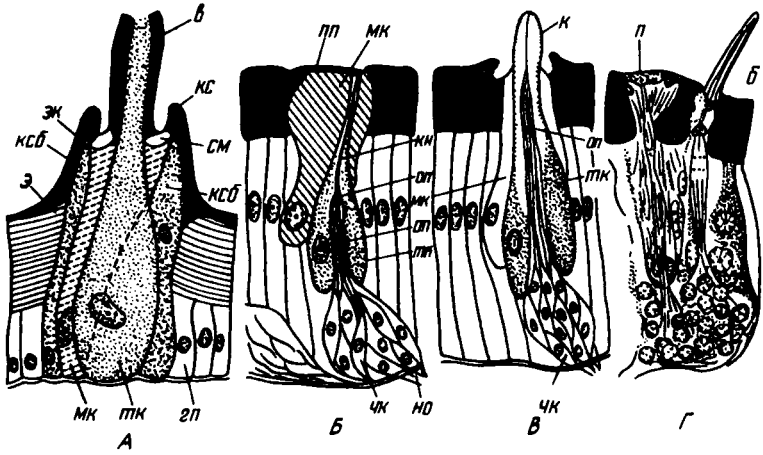


Рис. 41. Строение волоска и чувствительных органов:

А – схема строения волоска; *Б* – схема строения плакоидной (обонятельной) сенсиллы; *В* – схема строения базиконической (обонятельной) сенсиллы; *Г* – разрез плакоидной *(п)* и базиконической *(б)* сенсилл (по Фришу); *э* – эндокутикула; *ксб* – клетка сочленовного бугорка; *эк* – экзокутикула; *в* – волосок; *кс* – кольцевой сочленовный бугорок; *см* – сочленовная мембрана; *гп* – гиподерма; *тк* – трихогенная клетка; *мк* – мембранная клетка; *пп* – поровая пластинка; *кн* – конечная нить; *оп* – обонятельная палочка; *но* – нервные отростки; *чк* – чувствительные клетки; *к* – *конус*

Большое значение как в жизни насекомых вообще, так и в жизни пчел в частности имеют вещества, выделяемые специальными железами в окружающую среду и воздействующие на других особей того же вида, вызывая изменения в поведении или процессах развития. Эти вещества называются *феромонами.* Установлено, что в сенсиллах на антенне пчелы есть отдельные клетки, настроенные на восприятие CO_2. В плакоидных сенсиллах трутня и рабочей пчелы были обнаружены специфические клетки двух типов: одни – реагирующие на запах полового аттрактанта самки, другие – на запах секрета железы Насонова, выделяющей следовой феромон.

Органы вкуса. Вкусовые рецепторы располагаются преимущественно на ротовых частях, лапках ножек, концевых члениках усиков. Основное назначение вкусовых рецепторов – определение пригодности того или иного субстрата для питания.

Вкусовые восприятия у медоносных пчел наиболее детально были изучены Фришем (1935). Они способны различать сладкое, горькое, соленое и кислое. Органы вкуса контролируют пригодность корма. Обращает на себя внимание и такой факт, что вкусовые рецепторы, расположенные на хоботке и антеннах, отличаются разной величиной порога

реакции на растворы вкусовых веществ. Например, 5 %-ный раствор сахара пчелы не отличают от воды, тогда как человек чувствует небольшую сладость. Минимальная концентрация сахара в нектаре, при которой пчелы будут собирать его и приносить в гнездо, может изменяться в 4–10 раз. Из многих видов сахаров пчелы берут только те, которые усваиваются их организмом.

Для веществ, которые отвергаются пчелами, достаточно бывает в ряде случаев невысокой концентрации. Так, пчелы очень чувствительны к поваренной соли, даже незначительной ее примеси. Пороговые же концентрации соляной кислоты, хинина и сахарозы для пчел и человека имеют близкую величину.

Органы восприятия температуры, влажности и CO_2. Одним из основных экологических факторов, обеспечивающих нормальную жизнедеятельность медоносных пчел, является температура.

Термочувствительными органами у насекомых являются расположенные на антеннах трихоидные, базиконические и целоконические сенсиллы. Рецепторы температуры у медоносной пчелы найдены в целоконических сенсиллах. *Целоконические сенсиллы* представляют собой короткие волоски, скрытые в углублениях кутикулы. Они имеют вид капсулы с отверстием наружу. Иннервируется сенсилла чувствительными клетками. Целоконические сенсиллы располагаются группами на верхней и нижней сторонах внешних концов каждого из восьми наружных члеников жгутика.

Температурные рецепторы насекомых подразделяют на две категории – холодовые и тепловые: одни из них увеличивают количество генерируемых импульсов в ответ на понижение температуры, другие – на повышение. Холодовые рецепторы впервые были обнаружены на антенне пчелы. Типичных тепловых рецепторов у медоносных пчел до сих пор не найдено.

Ряд исследований показал, что пчелы воспринимают колебания температуры, составляющие десятые доли градуса.

При появлении личинок и яиц рабочие пчелы длительное время активно регулируют температуру соответствующих участков гнезда в пределах $35 \pm 0{,}5^{\circ}$ С.

Большинство насекомых, в том числе и медоносные пчелы, различают степень увлажнения воздуха. *Рецепторы влажности* были обнаружены на восьми дистальных члениках антенн пчел, но не исключено, что рецепторы влажности локализованы не только на антеннах.

Медоносные пчелы воспринимают и реагируют также на изменения концентрации CO_2 в окружающей среде.

ОРГАНЫ МЕХАНОРЕЦЕПЦИИ

Органы механорецепции (механического чувства) приспособлены к восприятию механической энергии раздражителя и включают органы осязания и слуха.

Органы осязания. Они расположены на самых различных участках тела пчелы. Больше всего их на тех участках тела, которые наиболее часто прикасаются к окружающим насекомое предметам, а именно: на усиках, ротовых придатках, лапках, поверхности брюшка и др. Представлены органы осязания трихоидными сенсиллами (осязательные волоски) и колоколовидными сенсиллами.

Трихоидная сенсилла состоит из двух частей: специализированного кутикулярного образования – волоска и нервного окончания, находящегося в тесном контакте с этим кутикулярным образованием. Любые изменения в окружающей среде вызывают изменения в сенсиллах. Раздражение волоска передается расположенной у его основания осязательной нервной клетке и по ее отросткам попадает в нервный центр, вызывая ощущения давления или прикосновения. Обычно сенсиллы такого типа группируются в местах наиболее частых контактов с механическими раздражителями и участвуют в рецепции весьма разнообразных механических стимулов.

К другому виду механорецепторов относятся *колоколовидные сенсиллы,* или кампаниформные (рис. 42), встречающиеся на различных участках тела, конечностях. В отличие от трихоидных сенсилл они специализируются как проприоцепторы упругих деформаций кутикулы при мышечных сокращениях. Располагаясь по линиям деформаций, они передают сигналы о силе и направленности изгибаний кутикулы.

Морфологически они отличаются от трихоидных сенсилл только тем, что лишены волоска, преобразованного здесь в невысокий овальный колпачок, к которому снизу подходит стержневидный концевой отросток чувствительной клетки. Колоколовидные сенсиллы у рабочей пчелы в количестве 1510 насчитываются на крыльях, 450 на ногах и 100 на жале; у матки – 1310 на крыльях, 450 на ножках; у трутней – 1998 у основания крыльев и 606 на ножках. Изменение натяжения кутикулы вокруг сенсиллы вызывает либо уменьшение, либо увеличение кривизны свода. Органы осязания контролируют движения тела насекомого, позволяют пчелам ориентироваться в улье, определять размеры ячеек и степень их пригодности для использования (с целью складирования перги или для кладки яиц).

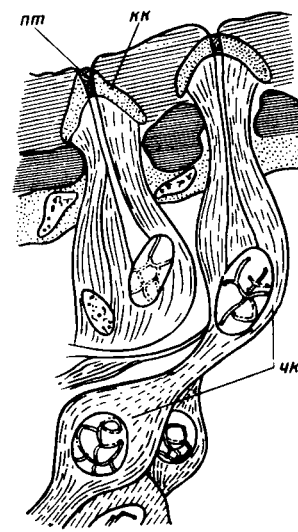


Рис. 42. Колоколовидный орган (продольный разрез):

пт – преломляющее тело; *кк* – кутикулярный тонкостенный купол; *чк* – чувствительная нервная клетка

Органы слуха. Восприятие механических раздражителей происходит также с помощью *хордотональных органов,* состоящих из хордотональных сенсилл, или сколопофор. Эти сенсиллы наряду с функциями проприоцепторов нередко приобретают способность к регистрации звуков.

Каждая хордотоиальная сенсилла состоит из трех клеток: колпачковой, обкладочной и чувствительного нейрона (рис. 43). Колпачковая

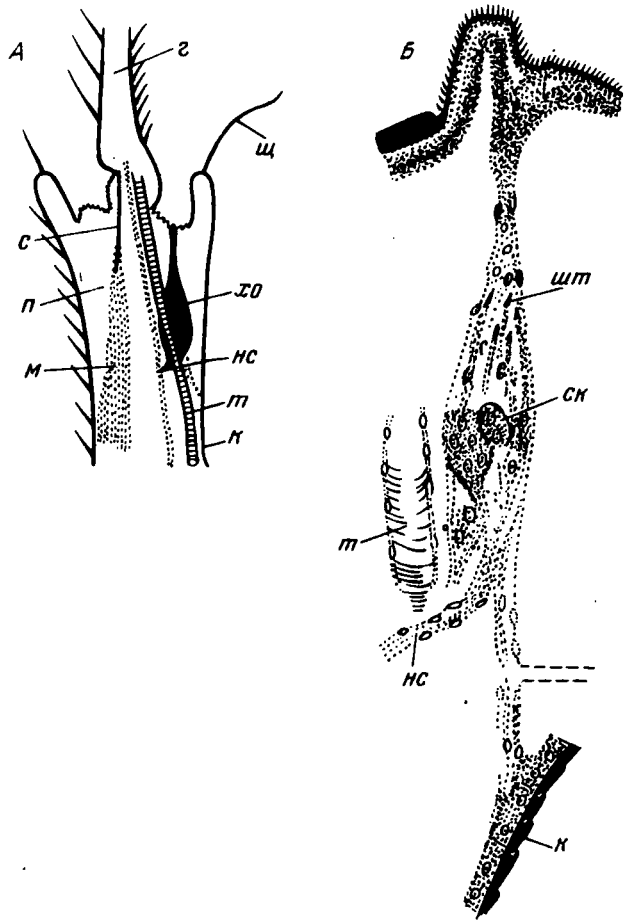


Рис. 43. Схема размещения (*А*) и строения (*Б*) хордотонального органа:

г – голень; *щ* – щетинка; *хо* – хордотональный орган; *нс* – нервный ствол; *т* – трахея; *к* – кутикула; *м* – мышца; *п* – пятна; *с* – сухожилие; *шт* – штифт; *ск* – сенсорные клетки

и обкладочная клетки равноценны эпидермальным клеткам осязательного волоска. Отличительная черта хордотональных сенсилл – наличие канала, в котором заключен наружный отросток чувствительной клетки. Хордотональные органы представляют собой серию особых сенсилл, натянутых между двумя участками кутикулы. Натянутые, как струны, они регистрируют малейшие деформации и воспринимают степень натяжения стенки тела.

Тщательно изучены и описаны группы сколопофор на туловище, голове, антеннах, ножках, крыльях и других частях тела.

Еще одной специализированной формой хордотональных органов является *Джонстонов орган*. Этот сложный орган расположен на втором членике антенны медоносной пчелы.

Сколопофоры Джонстонова органа образуют в педицеллярном членике цилиндр вокруг осевых нервов антенны и реагируют на смещение третьего членика (и связанного с ним жгутика) относительно второго. Стимуляция Джонстонова органа происходит как при активном ощупывании антеннами различных предметов, так и во время движения насекомого в воздушной среде (регулирует скорость полета). Джонстонов орган, кроме того, воспринимает звуковые колебания. Насекомые способны воспринимать не только звуковые колебания, но и любые колебания среды. Если ухо человека воспринимает изменение давления воздуха, вызываемое источником звукового колебания, то у насекомых чаще воспринимается движение воздуха.

В естественных условиях органы слуха могут реагировать на всевозможные звуки как биотического, так и абиотического характера. Однако совершенно ясно, что в первую очередь медоносные пчелы приспособлены к восприятию лишь тех звуковых сигналов, которые имеют для них значение.

Все типы описанных механорецепторов, а именно: трихоидные, кампаниформные и хордотональные сенсиллы, выполняют роль проприорецепторов, посылая в центральную нервную систему информацию о положении, деформации, смещении различных частей тела и пр.

ОРИЕНТИРОВАНИЕ ПЧЕЛ В ПРОСТРАНСТВЕ

Ориентироваться в условиях абсолютной темноты, различать ячейки, распознавать расплод, а также своих сестер пчеле помогают органы обоняния и осязания. Достигнув приблизительно 10-дневного возраста, она первый раз вылетает из улья. Во время первого облета происходит изучение местности, знакомство с местонахождением улья. За первым ориентировочным облетом следуют другие, более продолжительные.

В результате таких полетов пчелы осваивают всю зону своего лёта (запоминают наземные ориентиры, окружающие улей), которая может простираться на несколько километров во всех направлениях. Если старых пчел отнести за пределы освоенной зоны, то они не найдут дорогу

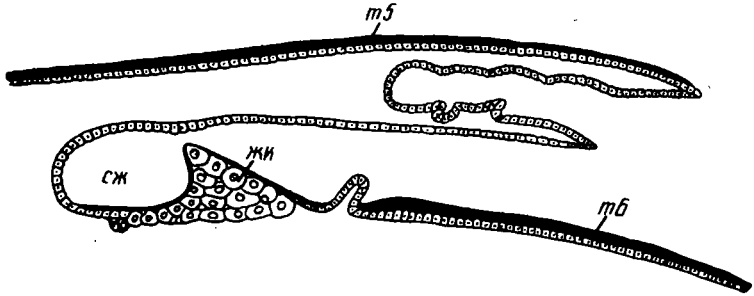


Рис. 44. Насонова железа пчелы:

т5, т6 – пятый и шестой тергиты брюшка; *жк* – железистые клетки; *сж* – сумка железы

в свой улей. Это объясняется отсутствием привычных для них ориентиров.

Одним из ориентиров, помогающим пчелам найти леток своего улья, является запах семьи. Часть пчел после окончания облета опускается у леткового отверстия головой к нему и посредством движений обнажают железу Насонова, которая выделяет секрет в желобок седьмого брюшного тергита (рис. 44). Эта железа состоит из 500–600 плотно упакованных клеток Лейдига. Среди пчел, продуцирующих секрет железы Насонова, встречаются все возрастные группы. За счет движения крыльев рабочая пчела пропускает сильную струю воздуха по верху брюшка. Благодаря этому запах секрета быстро распространяется и насыщает воздушный поток. Этот запах облегчает нахождение улья пчелами, которые облетываются впервые. Кроме того, когда изменяется положение улья или летка, то сразу же после его перемещения рабочие пчелы начинают интенсивно выделять пахучие вещества.

Важную роль в ориентировании пчел играет цвет улья. Многолетний опыт показывает, что если ульи на пасеке окрашены в цвета, хорошо различимые пчелами, то пчелы ошибаются редко.

При полете пчелы главным указателем направления на открытой местности служит положение солнца и зависящее от него направление поляризованных лучей света, являющихся для пчел „компасом".

В ряде случаев наиболее привлекательными ориентирами для пчел оказывается край леса, вдоль которого пчелы летят от улья до места кормления, линия берега реки, моря или дороги. Наземные вехи используются пчелами, хотя и не всегда, в относительной близости от гнезда или территории постоянного обитания.

ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 9

Цель работы. Изучить строение органов чувств, простого и сложного глаза пчелы.

Необходимое оборудование и материалы. Микроскоп МБС-1, ванночки, пинцеты, препаровальные иглы, энтомологические булавки, глазные ножницы, предметные стекла, салфетки, вода, макет пчелы, таблицы, живые пчелы.

Методика проведения работы. Для изучения строения простого и сложного глаза используют живых пчел, которых перед началом работы наркотизируют хлороформом или серным эфиром. Ножницами отчленяют голову и далее помещают ее в восковую ванночку, закрелив ли этом энтомологическими булавками.

Органы зрения у пчелы представлены сложными (фасеточными) и простыми глазами. Чтобы увидеть фасетки, необходимо с помощью препаровальной иглы с головы аккуратно снять часть оболочки сложного глаза. Затем эту оболочку очищают кончиком иглы от волосков и остатков тканей, делают препарат в глицерине и рассматривают под большим увеличением микроскопа. Простые глаза легко обнаруживаются с помощью лупы.

После просмотра необходимо сделать зарисовку строения головы с обозначением на рисунке фасеточных и простых глаз.

Кроме того, на голове пчелы в области лба имеется пара антенн, являющихся в основном органами обоняния и осязания. Антенны состоят из длинного членика, более короткого – жгутика, 10-членикового у рабочей пчелы и 11-членикового у трутня. Пользуясь лупой, необходимо найти усик и подсчитать количество члеников, входящих в состав жгутика у матки, рабочей пчелы и трутня. Отчленив один из усиков, рассматривают его под микроскопом и находят обонятельные ямки и осязательные волоски.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Какие органы чувств вы знаете у медоносной пчелы? 2. Каково устройство простых глаз? 3. Каким образом пчела воспринимает поляризованный свет? 4. Дайте морфологическую характеристику обонятельным сенсиллам. 5. Назовите место расположения температурных рецепторов и рецепторов влажности на теле пчелы. 6. Каково строение органов слуха? 7. Каким образом пчела ориентируется в пространстве?

РАЗДЕЛ III. ОБЩЕСТВЕННЫЙ ОБРАЗ ЖИЗНИ ПЧЕЛИНОЙ СЕМЬИ

ГЛАВА 10. ПРОИСХОЖДЕНИЕ ОБЩЕСТВЕННОГО ОБРАЗА ЖИЗНИ У ПЧЕЛ

Общественные насекомые определяются как ряд групп насекомых, которые образуют постоянные (сезонные или многолетние) объединения – семьи, состоящие из репродуктивных (размножающихся) и рабочих особей.

Термин „общественные насекомые" используется в узком смысле слова – для обозначения только настоящих общественных форм. К их числу относятся насекомые, у которых дочерние поколения живут вместе с материнскими или одной самкой-основательницей и проявляют в той или иной степени взаимное сотрудничество.

Основные черты общества насекомых – разделение функций между членами и постоянный обмен „информацией". Общество, или семья, насекомых – это единое целое, и любая особь не может существовать вне его.

Как известно, у пчелиных наиболее многочисленна группа одиночных насекомых, которая насчитывает свыше 20 тыс. видов. В ходе эволюции от одиночного образа жизни до общественного эта группа насекомых дала ряд переходных форм.

Так, родом галикт (Halictidae) представлен широкий диапазон различных уровней общественной организации, включая настоящее сообщество. В пределах этого рода можно увидеть все стадии перехода от одиночного образа жизни до полуобщественного даже с разделением самок на плодную матку и бесплодных рабочих особей. Большинство видов роет подземные гнезда и строит ячейки, помещая в них комочки пыльцы.

Например, Halictus quadricinctus снабжает личинок кормом в течение личиночной стадии. После запечатывания ячеек материнская особь продолжает охранять гнездо вплоть до выхода имаго. Затем она умирает, а потомство разлетается.

Заметный шаг в направлении развития общественной организации можно наблюдать у Halictus malachurus. В каждом гнезде имеется не только яйцекладущая матка, но и небольшое количество неплодных самок-работниц. Здесь уже наблюдается разделение функций: матка откладывает яйца и охраняет гнездо, а самки-работницы добывают корм и строят гнездо.

Довольно сложный образ жизни наблюдается у окаймленного галикта (Halictus marginatus). Оплодотворенная самка этого вида весной делает норку в земле. На глубине 30 см она выкапывает 3–6 овальных ячеек и запасает в каждой из них по комочку медового теста. После этого самка поднимается к выходу и закрывает его изнутри. Далее она двигается вниз, заваливая при этом весь ход. В конечном итоге самка оставляет лишь небольшой участок вместе с ячейками. Перед тем как впасть в оцепенение, она откладывает яйца на кусочки медового теста. В сентябре появляются молодые самки, которые вместе с основательницей зимуют в гнезде. Лишь весной они откапывают ход и начинают строить новые ячейки и снабжать их кормом. Количество ячеек при этом увеличивается до 15–20. После окончания они, так же как и старая самка, закрывают ход и затем, собравшись в одном месте, умирают. Старая самка вновь откладывает в ячейки яйца и после этого впадает в оцепенение до вылета очередного поколения. Так продолжается в течение 4–5 лет. Но на 5–6-м году наступают резкие изменения. После откладки яиц старая самка погибает, а из отложенных ею яиц выходят не только самцы, но и самки. Осенью, проделав самостоятельные выходы из гнезда, они покидают гнезда. Первыми это делают самцы, после чего они направляются на поиски самок из других гнездовий. Вскоре после спаривания, подобно трутням у медоносных пчел, они погибают. Оплодотворенные же самки собираются вновь в родном гнезде, где и зимуют. Весной самки разлетаются, и каждая из них становится родоначальницей собственного гнезда.

У ряда других видов галикт известны 1- или 2-летние семьи.

Уровень общественной организации насекомых характеризуется наличием и количеством в гнезде рабочих особей. Чем их в гнезде больше, тем, как правило, выше общественная организация семьи.

Следующий шаг по направлению к общественной жизни, которую мы наблюдаем у медоносных пчел, сделали шмели.

У шмелей наблюдается разделение самок на крупных плодных маток и мелких бесплодных, выполняющих все основные работы в гнезде. Однако при отсутствии матки рабочие особи могут откладывать яйца.

Весной перезимовавшие самки ищут место под листвой или в земляных норках для устройства гнезда. Гнездо шмелей представляет собой неправильный шар из травы, мха, прутиков. Ячейки строят из воска, секретируемого специальными железами в теле матки. Все ячейки имеют вначале неправильную форму. На дно одной или нескольких ячеек матка откладывает несколько яиц. В других ячейках самка делает запасы меда и перги. Это так называемые медовые горшочки. Вылупившиеся из яиц личинки растут и постепенно раздвигают ячейку, которую сначала самка, а затем рабочие особи постоянно чинят и поправляют. После окончания личиночной стадии личинка плетет тонкий кокон. Все развитие продолжается 20–30 дней, после чего появляются первые мелкие рабочие особи, которые не способны к спариванию. Через не-

сколько часов после своего появления работницы приступают к строительству гнезда, добыванию корма и выкармливанию личинок. Непрерывное наблюдение за личинками дает рабочим особям возможность распознавать, какие из них склонны развиваться в репродуктивных самок. Если матка погибла, то рабочие путем непрерывного и обильного кормления тех же личинок выращивают новых самок на смену. Матка теперь уже не покидает гнезда, она целиком и полностью занята только откладыванием яиц. С этого момента население гнезда и запасы корма начинают быстро расти.

При нормальных условиях самка, отложив 200–400 яиц, из которых выйдут рабочие особи, начинает откладывать яйца, из которых будут развиваться самки и самцы. В результате к концу лета выводится много крупных самок, полноценных в половом отношении, и самцов. Осенью молодое поколение покидает гнездо и спаривается. Вскоре самцы и старая матка гибнут, а молодые плодные самки отправляются на поиски подходящих мест для зимовки. При наступлении весны они дадут начало новым семьям.

Таким образом, у шмелей заметно разделение на маток и работниц.

На высшей ступени эволюции общественной жизни в мире животных стоит семья медоносных пчел.

По Брайену (1986), семья – это организованная система, которая перерабатывает корм и воспроизводит себе подобных, устанавливает и охраняет свою обособленность, препятствуя проникновению на свою территорию как чужих особей своего вида, так и многих других организмов. Целостность семьи зависит от способности ее членов немедленно узнавать друг друга.

В состав пчелиной семьи входят мужские особи (трутни), рабочие особи (неплодные самки), одна матка, которая является матерью всех этих пчел.

Женский пол в пчелиной семье представлен двумя формами – маткой и рабочей пчелой. Это явление носит название *полиморфизма,* или *многоформенности.* Этот термин введен в науку Лейкартом (1851–1853) и подразумевает наличие в пределах одного вида резко отличных по облику особей, не имеющих переходных форм. Если таких форм две, явление называется *диморфизмом.* Для общественных насекомых характерен полиморфизм, связанный с разделением функций разных особей в семье или колонии. В большинстве случаев виды животных представлены именно двумя формами – самцом и самкой. У некоторых же видов пол проявляется более чем двумя формами. Медоносная пчела является общественным видом с ярко выраженным полиморфизмом. Разграничение в функциях обусловило различие в строении тела женских особей.

Сравнивая строение организма матки и рабочей пчелы как во взрослом состоянии, так и в процессе развития, Г. А. Кожевников (1905) создал картину родственных связей и происхождения этих форм. Он

установил, что рабочая особь в начале развития имеет такое же число яйцевых трубочек, как и матка, и лишь затем у личинок и куколок, развивающихся в рабочих ячейках, число трубочек резко уменьшается. В 1921 г. Г. А. Кожевниковым была открыта переходная форма между маткой и рабочей пчелой, т. е. форма, у которой сочетаются признаки рабочих пчел и маток. Изучением внешнего и внутреннего строения переходных форм в дальнейшем занимался П. М. Комаров (1935). Он обнаружил два типа переходных форм: типа матки и типа рабочей пчелы. По всем важнейшим признакам внешнего строения эти формы обнаруживают черты смешанного характера.

Жизнь и работа отдельных особей подчинены общим функциям семьи. Каждая отдельная пчела в своей жизнедеятельности зависит от всей семьи в целом и, наоборот, работа всей семьи тесно связана с деятельностью отдельных пчел и их групп. Раздельное существование пчел невозможно: ни матка, ни трутень, ни рабочая пчела не могут жить самостоятельно, вне семьи. Совместная жизнь пчел оказалась весьма эффективной для добывания и запасания большого количества корма, выращивания расплода и сохранения особей в зимний период. Постепенно у членов пчелиной семьи выработались и развились анатомические и физиологические различия, обеспечивающие более эффективную их работу.

Забота о потомстве со стороны взрослых особей – одна из основных и важнейших особенностей общественного образа жизни медоносных пчел. Между ними как бы существует разделение труда, благодаря чему каждая из этих особей выполняет свою работу с большим совершенством.

Каждая пчелиная семья имеет индивидуальные особенности: специфический запах, способность к сбору и переработке нектара, устойчивость к заболеваниям, ройливость и т. д., сохраняющиеся до тех пор, пока в ней живет одна и та же матка – носительница всех наследственных свойств семьи. Со сменой матки изменяются индивидуальные особенности пчелиной семьи, ее состав (на смену прежнему поколению приходит новое с другими наследственными свойствами).

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Какие насекомые называются общественными? 2. Назовите переходные формы насекомых в ходе эволюции от одиночного образа жизни до общественного. 3. Что такое полиморфизм? 4. Назовите особенности образа жизни у галикт, шмелей, медоносных пчел.

ГЛАВА 11. СЕМЬЯ ПЧЕЛ И ЕЕ ГНЕЗДО

СОСТАВ ПЧЕЛИНОЙ СЕМЬИ

Структура сообщества медоносной пчелы сложная, между его индивидами существует разделение в функциях, обусловившее их полную

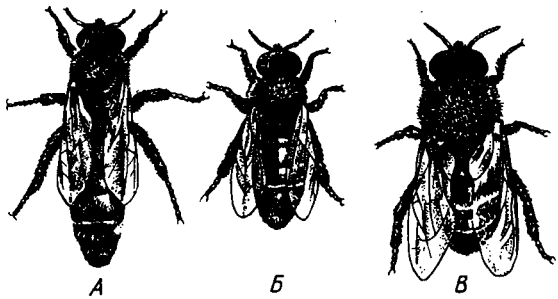


Рис. 45. Особи пчелиной семьи:
А – матка; *Б* – рабочая пчела; *В* – трутень

зависимость от всего сообщества в целом. Сообщество – пчелиная семья – состоит из одной матки, нескольких сотен трутней и нескольких десятков тысяч рабочих пчел (рис. 45). Состав пчелиной семьи в течение года непостоянен. Он зависит от природных условий, главным образом от температуры окружающей среды и наличия корма (источников медосбора). В условиях нашей страны пчелиные семьи развиваются интенсивно в весенне-летний период, к концу лета – началу осени рост их замедляется, а затем полностью прекращается. В активный период в семье пчел появляется расплод (совокупность развивающихся яиц, личинок и куколок).

Общественный образ жизни медоносной пчелы определил и наследственно закрепил особые свойства и действия индивидов, присущие в целом только семье как биологической единице.

Пчелиная семья характеризуется следующими признаками:

общностью происхождения – все пчелы и трутни являются потомками только одной матки;

общностью выращивания большого количества расплода (забота о потомстве), кормления, защиты гнезда и регулирования микроклимата своего жилища;

распределением работ между отдельными особями и отдельными группами пчел в зависимости от возраста и физиологического состояния их организма;

неспособностью ни одного из членов сообщества к самостоятельному существованию;

подчиненностью жизни и работы отдельных особей общим функциям всей семьи.

Матка. В благополучной семье пчел обычно находится только одна полноценная, с хорошо развитыми репродуктивными органами жен-

ская особь – матка. По размерам и массе она значительно превосходит рабочих пчел. В зависимости от физиологического состояния и породы пчел масса маток колеблется от 150 до 280 мг, масса неплодных маток – от 150 до 200 мг, плодных – от 200 до 280 мг.

Единственная функция матки – откладывание яиц, из которых развиваются все особи семьи. Эту функцию матка выполняет с большим совершенством, откладывая за сутки до 2000 яиц, а за сезон 150 000–200 000 яиц.

Масса яиц, отложенных за сутки, может равняться или даже превосходить массу самой матки, что указывает на невероятно высокое напряжение ее организма при выполнении этой функции. Поэтому матка должна обильно и часто питаться.

Плодная матка всегда бывает окружена „свитой" – группой молодых пчел-кормилиц (8–12 шт.), которые кормят ее высокопитательной пищей – молочком. Молочко почти целиком усваивается организмом матки и в основном расходуется на образование яиц. Установлено (Н. Фоти, 1967), что и зимой пчелы кормят маток молочком. Рабочие пчелы постоянно ухаживают за маткой: чистят ее, обеспечивают необходимые условия для кладки яиц.

Обычно матки живут до 5 лет, откладывая наибольшее количество яиц в течение первых 2 лет. С 3-го года жизни их количество заметно уменьшается.

Рабочие пчелы. Это женские особи пчелиной семьи с недоразвитыми половыми органами. Они, как правило, не способны откладывать яйца. Зато рабочие пчелы выполняют самые разнообразные сложные функции: ухаживают за потомством, собирают и перерабатывают нектар и пыльцу, выделяют воск, строят соты, защищают гнездо от врагов, поддерживают температуру и влажность в гнезде на определенном уровне, регулируют процесс яйцекладки (уничтожают расплод, если наступает голодное время), сменяют больную или старую матку на новую, изгоняют трутней из семьи и др.

В связи с выполнением столь разнообразных работ организм рабочей пчелы имеет ряд хорошо развитых приспособлений: длинный хоботок – для сбора нектара с цветков; вместительный медовый зобик – для транспортировки корма в улей; приспособления на ножках – для сбора, переноса и сбрасывания в ячейки сотов цветочной пыльцы; аппарат для чистки усиков и щеточки для чистки своего тела от приставших пыльцевых зерен; хорошо развитые крылья – для полета и вентилирования гнезда; железы, вырабатывающие молочко, – для кормления молодых личинок и матки, воск – для строительства сотов; жало – для защиты от врагов.

Количество рабочих пчел в семье в течение года сильно меняется: весной в полноценной семье их насчитывается до 20 тыс., летом (в период наивысшего развития семьи) – до 70, осенью – до 30 тыс. Продолжительность жизни пчел весенне-летней генерации, выращенных при

благоприятных условиях, составляет 35–45 дней, осенней генерации – до 9 мес. В семьях, не имеющих расплода, пчелы могут жить до года. На продолжительность жизни пчел, кроме сезона и интенсивности работ, выполняемых ими, влияние оказывает сила пчелиной семьи и их биологическое состояние. Пчелы в слабых семьях выполняют на единицу живой массы пчел значительно больший объем работ, что приводит к их быстрому физиологическому износу и сокращению продолжительности жизни в среднем до 28 дней.

Первые 2 недели своей жизни пчелы выполняют внутриульевые работы. Этих пчел называют *ульевыми.* Более старые пчелы занимаются сбором нектара и пыльцы с цветков, при необходимости приносят воду и прополис. Пчел, собирающих корм, называют полевыми, или *летными.* Распределение работ по возрастным группам наблюдается только в тех случаях, когда в семьях имеются рабочие пчелы всех возрастов и когда эти семьи находятся в нормальных условиях существования. Если семья по каким-либо причинам потеряет пчел – сборщиц нектара, то вскоре в семье происходит перераспределение в выполнении функций. На сбор нектара и пыльцы вылетают более молодые пчелы, еще не достигшие возраста сборщиц. Во время главного медосбора пчелы приступают к полевым работам даже в возрасте 7–8 дней, когда все работы семьи подчинены главной задаче – запасти как можно больше меда для зимовки.

Трутни. Это особи мужского пола – самцы. Они значительно крупнее рабочих пчел, масса их 200–250 мг (в среднем 211 мг). Трутни – временные обитатели гнезда медоносной пчелы. Появляются они в семье весной (май – июнь) для спаривания с молодыми неплодными матками. Во время спаривания матке передаются мужские половые клетки, после чего она становится плодной.

Вывод трутней зависит от внешних условий, наличия и уровня медосбора, силы семьи и возраста матки. В активный период рабочие пчелы ухаживают за трутнями и кормят их содержимым своих медовых зобиков. К концу лета пчелы ограничивают, а затем и вовсе прекращают выращивать трутневый расплод и препятствуют тому, чтобы трутни поедали мед. Считается, что 1 кг трутней за весь период своей жизни (2–3 мес) съедает от 15 до 20 кг меда. Большой расход корма связан с огромными затратами мышечной энергии, используемой трутнями в полете. Кроме того, на воспитание одной трутневой личинки до ее запечатывания пчелы затрачивают столько же корма, сколько его требуется на выращивание пяти личинок рабочих пчел. Поэтому осенью по окончании медосбора пчелы изгоняют трутней из ульев. Пчелы южных пород изгоняют трутней и среди лета, когда прекращается принос корма в улей. При этом у пчел нет стремления убить трутней жалом, они просто не допускают их в гнездо, к теплу и меду. Однако, если семья к осени почему-либо осталась без матки или с неплодной маткой, то пчелы трутней не изгоняют (они остаются в гнездах на зиму

и погибают в течение первого месяца после выставки семей из зимовника).

Изгнание трутней – инстинкт пчел, направленный на экономное расходование кормовых запасов в неблагоприятное время года. Известно, что трутни никаких работ в семье не выполняют – так как лишены для этого каких-либо приспособлений и способности к собиранию корма. Таким образом, трутни вместе с маткой выполняют жизненно важную функцию – воспроизведение потомства.

ГНЕЗДО ПЧЕЛ

Пространство в жилище медоносной пчелы, занятое сотами с расплодом, медом, пергой и служащее местом для существования всех особей семьи, называется *гнездом.* Жизнь пчелиной семьи неотделима от сотов, которые они строят из выделяемого ими воска для складывания запасов корма, выращивания расплода. В гнезде на сотах пчелы проводят всю свою жизнь, вылетая лишь в теплую погоду за сбором пищи и для освобождения кишечника от кала.

Каждый сот состоит из общего вертикального средостения, по обе стороны которого горизонтально рядами отходят шестигранные ячейки. Пласты сотов в гнезде располагаются всегда вертикально. Размер каждого сота в рамочных ульях определяется величиной рамки, а в естественных условиях (в дуплах деревьев) обычно шириной дупла.

Толщина сотов, предназначенных для выращивания расплода, более или менее постоянная и составляет 24–25 мм. Между сотами пчелы оставляют чаще всего от 10 до 12 мм свободного пространства (улочку). При таком расстоянии между сотами пчелы в улочке могут работать на обеих сторонах сота, не мешая одна другой. Пчелы не допускают значительного увеличения или уменьшения расстояния между сотами. В увеличенных улочках пчелы всегда строят „языки" новых сотов. Чаще всего от края одного сота до края другого, соседнего, пчелы оставляют наибольшее расстояние в 35 мм, допуская отклонения в сторону уменьшения, но не более чем на 3 мм. Все стандартные типовые ульи рассчитаны на толщину сота вместе с улочкой 37 мм, имея в виду, что средостение сота, отстроенного на вощине, толще естественных построек на 2 мм. В верхней части сотов, где, как правило, пчелы складывают мед, они удлиняют стенки ячеек. В результате улочка в этом месте сокращается до 5 мм (достаточная для прохода одной пчелы), а общая толщина сота увеличивается до 30 мм. Толщина сота, отстроенного в естественных условиях обитания, в месте размещения меда может достигать 45 мм и более.

Ячейки сота имеют правильную шестигранную форму. Донышко ячейки складывается из трех ромбиков, наклоненных так, что они образуют призму, углубляющую ячейку. Донышко каждой ячейки одной стороны сота служит одновременно частями донышек трех ячеек

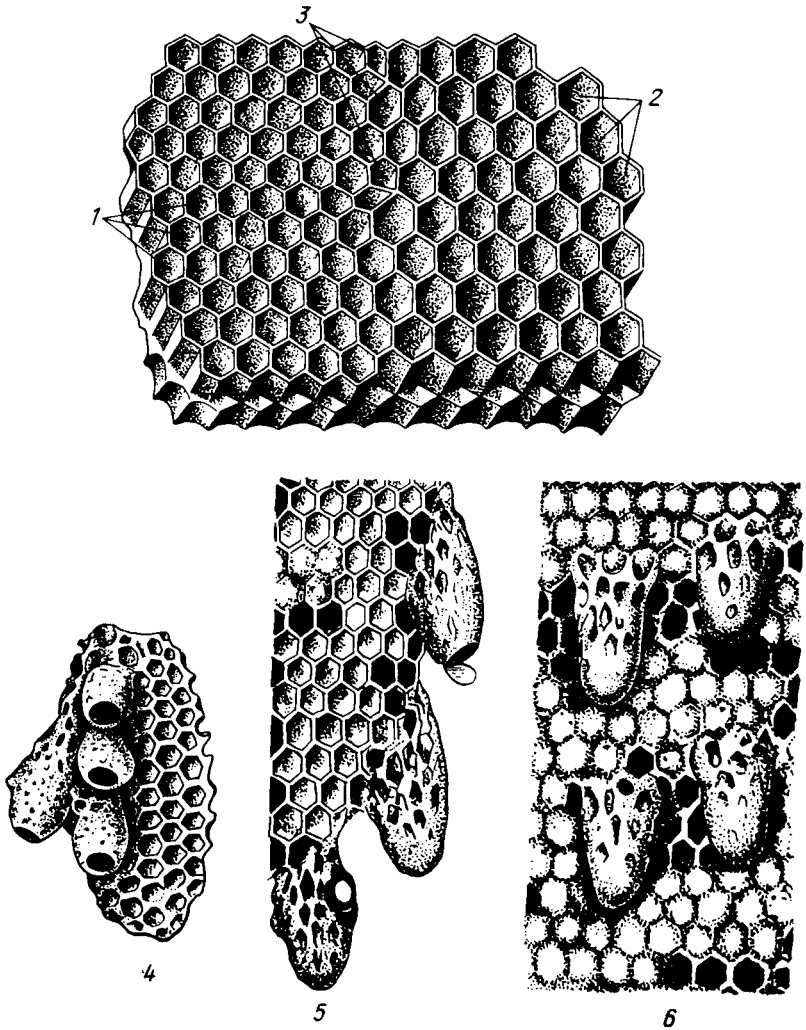


Рис. 46. Виды ячеек:

1 – пчелиные; *2* – трутневые; *3* – переходные; *4* – мисочки на сотах; *5* – роевые маточники (из одного из них вышла матка); *6* - свищевые маточники

другой стороны сота. При таком строении сота повышается его прочность и вместимость, уменьшаются затраты строительного материала, эффективнее используется пространство, занимаемое сотом.

На естественно отстроенных сотах имеются следующие типы ячеек (рис. 46):

пчелиные – для вывода рабочих пчел и для складывания и хранения меда и перги;

трутневые – для вывода трутней и откладывания меда (хранить пергу в этих ячейках пчелы избегают);

маточники – особые ячейки для вывода маток. Объем маточников значительно колеблется, он зависит от многих факторов: силы пчелиных семей и наличия медосбора в природе, состояния семьи и породы пчел. При благоприятных условиях объем роевого маточника 824 мм^3, а при отсутствии медосбора он уменьшается до 728 мм^3. С объемом маточника тесно коррелирует качество маток;

переходные – ячейки неправильной формы, которые строят пчелы при переходе от пчелиных к трутневым обычно у верхних и боковых брусков рамок;

медовые – расположены, как правило, в верхней части сота. Они имеют удлиненную форму и заметный наклон.

Размер пчелиных и трутневых ячеек зависит от географической зоны и породы пчел. Размер тела пчел, как это убедительно доказано В. В. Алпатовым, А. С. Михайловым (1927), А. Г. Скориковым (1930), уменьшается с севера на юг. Поскольку размер пчел разных пород неодинаков, то совершенно естественно, что они строят и соты с ячейками различного размера. Диаметр пчелиных ячеек у среднерусских пчел составляет в среднем 5,56 мм, трутневой ячейки – 6,98 мм, а у серых горных кавказских соответственно 5,46 и 6,69 мм. Объем ячейки сота теснейшим образом коррелирует с величиной тела пчелы. В. В. Алпатов, Ф. А. Лаврехин (1940) показали, что пчелы разных пород даже при содержании их на одной пасеке строят соты с ячейками разных размеров.

Н. М. Глушков (1956) измерил величину ячеек в сотах, отстроенных пчелами роев в естественных условиях в различных областях РСФСР (табл. 5).

5. Средний диаметр ячеек естественных построек пчел в различных зонах РСФСР, мм

Зона РСФСР	Ячейки	
	пчелиные	трутневые
Сибирь	5,55	6,63
Центральная европейская часть	5,43	6,99
Дальний Восток	5,43	6,76
Урал	5,39	6,99
Южные области	5,25	6,93

Полученные при этом данные показали, что диаметр пчелиных ячеек закономерно возрастает с юга на север. Это полностью соответ-

ствует географической изменчивости размера тела пчел. Подобной закономерности не было отмечено для трутневых ячеек.

На основании собранных материалов и проведенных исследований Н. М. Глушков (1956) рекомендовал установить три размера ячеек вощины для разных зон нашей страны: для Сибири и северных областей от 5,55 до 5,6 мм, для центральных областей, Урала и Дальнего Востока от 5,45 до 5,5 мм и для южных областей от 5,37 до 5,45 мм. Однако в настоящее время для всех районов страны выпускается вощина одного размера с диаметром основания 5,3–5,45 мм.

Не случайно поэтому размер ячеек вощины, выпускаемой в различных странах мира, имеет различную величину (США – 5,28 мм, Франция, Югославия – 5,3, Чехо-Словакия – 5,35, Польша – 5,3–5,6, Германия – 5,4, Румыния – 5,41, Англия – 5,4 мм для гнездовых рамок и 5,7 мм для магазинных рамок).

Глубина пчелиных ячеек 12 мм. Ячейки в соте направлены несколько кверху, угол наклона ячейки по отношению к горизонтали составляет 4–5°.

Сот одной стандартной рамки размером 435 × 300 мм вмещает до 9100 ячеек, из них для вывода расплода пригодны около 8000 ячеек.

В нижней части сота чаще всего пчелы строят в небольшом количестве трутневые ячейки, средний диаметр которых составляет 6,86 мм, глубина 14–16 мм. При выводе трутней пчелы запечатывают личинки сильно выпуклыми крышечками, обеспечивая большую, чем у пчелиных, глубину ячеек.

На строительство одной пчелиной ячейки пчелы используют около 13 мг воска, или 50 восковых пластинок, трутневой – 30 мг воска, или 120 восковых пластинок.

Строительство сотов идет сверху вниз. Для выделения воска и постройки сотов молодым пчелам необходима высокая температура (35°С), обильное питание медом и пергой и место для строительства сотов.

Пчелы всегда строят сплошное гнездо из сотов, расположенных один за другим. Если нарушить целостность гнезда, то пчелы сразу же восстанавливают биологическую норму: на месте оборвавшегося или изъятого сота они строят новый. Внутри пчелы выстилают гнездо тонким слоем прополиса.

По отношению к летку соты могут быть расположены перпендикулярно и параллельно (на холодный и теплый занос). В естественных постройках пчелы чаще всего размещают соты наискось по отношению к летку. В рамочных ульях чаще пчеловоды размещают соты на холодный занос, обеспечивая при этом лучшую вентиляцию гнезда: воздух от летка свободно и равномерно расходится по всем улочкам. При содержании семей пчел в павильонах для облегчения работы пчеловода по уходу за ними соты ставят на теплый занос, но при этом уделяют больше внимания усиленной вентиляции гнезда.

Расположение в гнезде расплода и запасов корма подчиняется определенной закономерности: на сотах вблизи летка пчелы выращивают расплод, где лучше условия вентиляции; на более удаленных от летка сотах они складывают запасы перги и меда, где лучше условия для их охраны. Расплод всегда окружают (кольцом) трутневые ячейки. Мед, предназначенный для длительного хранения, пчелы запечатывают тонкими восковыми крышечками. Дикие пчелы складывают мед главным образом в верхней части гнезда, расплод – внизу, пергу – вокруг расплода. Гнездо пчелы используют в течение всей жизни семьи. Известны случаи, когда семья жила в одном и том же гнезде более 30 лет.

Свежеотстроенные соты светлые. Со временем они подвергаются значительным изменениям. Если пчелы складывают в них корм, они долгое время остаются светлыми. Соты же, используемые для выращивания расплода, быстро стареют. Процесс старения сотов заключается в том, что после вывода каждого поколения в ячейках остаются плотно приставшие к стенкам и дну ячеек коконы и кал личинок. В результате этого соты постепенно темнеют. По мере старения сота объем ячеек уменьшается, поэтому пчелы очищают их, выгрызая оставшиеся коконы. В черных сотах объем ячейки на 12% меньше, чем в светлых.

Возраст и качество сотов оказывают влияние на скорость кристаллизации меда. В сотах, в которых пчелы выращивали расплод, мед кристаллизуется значительно быстрее, чем в сотах, предназначенных для него. От быстрой кристаллизации кормовых запасов пчелы сильно страдают в зимний период. Не случайно в естественных жилищах пчелы размещают мед преимущественно в верхней части гнезда, где сот всегда утолщен. В этой части гнезда расплод не выращивают, так как здесь расположены соты исключительно с медовыми ячейками. В такие ячейки матка не может отложить яйца. По этой причине в этой части гнезда соты остаются „молодыми", а мед медленнее кристаллизуется. Этот механизм, выработанный пчелами в процессе эволюции, препятствует процессам кристаллизации зимних кормовых запасов и снижает вследствие этого вероятность гибели семей от голода.

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 1

Цель занятия. Изучить строение разных видов ячеек в соте медоносной пчелы. Освоить практические расчеты количества сотов, необходимых для обеспечения нормальной работы пчел сильной семьи.

Необходимое оборудование и материалы. Пчелиные семьи, инвентарь, необходимый для их осмотра (дымарь, стамески, лицевые сетки, халаты), гнездовые и магазинные соты, имеющие различные типы ячеек (включая роевые и свищевые маточники), линейки, штангенциркули, мерные пипетки Мора.

Методика проведения занятия. Занятие проводят на учебной пасеке и в лаборатории. Преподаватель знакомит учащихся с устройством гнезда семьи пчел. После этого учащиеся с преподавателем разбирают гнездо, отмечая порядок размещения в нем открытого и печатного расплода, меда и перги. Обращают внимание на ячейки, отличающиеся по размеру и форме. Результаты наблюдений и учета заносят в тетрадь.

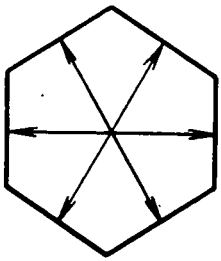


Рис. 47. Три направления, принятые для определения ширины ячейки

Закончив знакомство с устройством гнезда семьи пчел, учащимся раздают соты с различными видами ячеек.

Учащиеся получают задание найти на соте различные виды ячеек (пчелиные, трутневые, переходные, медовые и маточники). С помощью линейки измеряют диаметр пчелиных и трутневых ячеек в трех направлениях (рис. 47). Сравнивают размер переходных ячеек, отмечая их неправильную форму. Проводят промеры медовых ячеек. Данные промеров заносят в тетрадь.

С помощью линейки или штангенциркуля определяют глубиину разных видов ячеек, обращая внимание на уго́л наклона стенки ячеек. Определяют объем всех видов ячеек. Учащиеся делают рисунки и записи в своих тетрадях.

После этого учащиеся получают из коллекции роевые и свищевые маточники, а также маточники, используемые пчелами при искусственном выводе маток. Высчитывают объем маточников. Результаты всех видов измерений заносят в тетрадь. Для определения объема маточника его заполняют водой из мерной пипетки Мора.

Далее учащиеся совместно с преподавателем проводят практические расчеты количества сотов для обеспечения нормальной работы сильной пчелиной семьи в разные периоды года.

При расчетах исходят из того, что сот в гнездовой стандартной рамке 435×300 мм содержит с двух сторон около 8200 пчелиных ячеек. В соте такой величины достаточно места для „пояска" из меда сверху рамки и для перги по ее бокам. Для расплода остается 4–5 тыс. ячеек, которые размещаются в виде эллипса. Наличие меда и перги на каждом соте с расплодом определяется биологической потребностью пчел-кормилиц. При кормлении расплода они используют корм на каждом соте с ближайшего расстояния от него.

Если принять, что полноценная матка откладывает до 1800 яиц в сутки, а в отдельных редких случаях до 2200 яиц, для этого потребуется не более 57 тыс. ячеек, или около 13 сотов (см. справочную таблицу).

Потребиость пчел в сотах, иеобходимых для выращивания расплода при разиой яйцеиоскости маток

Яйцеиоскость матки, яиц в сутки	Количество расплода во всех стадиях развития, тыс. ячеек	Прибавка (10%) иа пропуск ячеек, тыс. ячеек	Прибавка на длительность чистки ячеек и откладку яиц в течение 1 суток, тыс. ячеек	Требуется всего ячеек для расплода, тыс. ячеек	Общая потребность в сотах для расплода с учетом иаличия в нем в среднем 0,7 кг меда, шт.
1600	33,6	3,4	4,8	41,8	9,3
1800	37,8	3,8	5,4	47,0	10,4
2000	42,0	4,2	6,0	52,2	11,6
2200	46,2	4,6	6,6	57,4	12,7

Важно учесть и количество ячеек, необходимых для размещения в гнезде запасов меда и перги. В полностью заполненном соте меда в среднем 3,5 кг.

При высокой кладке яиц сила семьи достигает 5–6 кг. Для размещения в гнезде всех пчел, расплода, меда и перги потребуется 20–24 сота. В зонах, где общий медосбор семьи превышает 35–40 кг, этого количества сотов бывает недостаточно. Учащиеся разбирают материал по потребности семьи в сотах при разных уровнях медосбора.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Каков состав пчелиной семьи? 2. Какие признаки характеризуют пчелиную семью как единую биологическую единицу? 3. Что называется гнездом семьи пчел? 4. Каким образом построен сот медоносных пчел? 5. Чем отличаются рабочие, трутневые, медовые и переходные ячейки сота? 6. Расскажите об использовании пчелами гнездовых сотов. 7. Каким образом пчелы располагают в гнезде расплод и запасы корма?

ГЛАВА 12. ФОРМА ВЗАИМОСВЯЗЕЙ В ПЧЕЛИНОЙ СЕМЬЕ

ФЕРОМОНЫ

Громадную роль в жизни насекомых играют *феромоны* – биологически активные вещества, выделяемые ими в окружающую среду и специфически влияющие на поведение, физиологическое состояние других особей того же вида. По химическому строению феромоны весьма разнообразны. Они могут быть представлены стероидами, альдегидами, спиртами, насыщенными или непредельными кислотами и др. Основным фактором, обусловливающим их химический состав, являются особенности корма насекомых.

Насекомые выделяют:

половые феромоны, обеспечивающие встречу и „узнавание" особей разного пола и стимулирующие половое поведение;

агрегационные феромоны, обеспечивающие скопление большого числа особей на ограниченной площади;

феромоны „тревоги", вызывающие реакции бегства, затаивания, агрессивности и др.

При добывании пищи, розыске своего гнезда и некоторых других ситуациях ряд насекомых выделяют следовые вещества, которые они оставляют на поверхности или насыщают ими воздух. Феромоны активны в чрезвычайно низких концентрациях.

В пчелиной семье, как было установлено, координация деятельности ее членов в значительной мере регулируется феромонами. Некоторые феромоны определены и частично синтезированы, наличие других предполагается.

Наиболее изучен маточный феромон, или „маточное вещество", представляющее собой липидный комплекс, продуцируемый челюстными железами плодной матки и пропитывающий покровы ее тела.

В начале 50-х годов нынешнего столетия Батлером была проведена серия опытов, в результате которых было установлено, что пчелы, окружающие матку, слизывают с поверхности ее тела так называемое маточное вещество. Маточное вещество рабочие пчелы могут добывать со всех участков поверхности тела матки. Было обнаружено, что доступ только к трем ножкам и примерно к 4 мм^2 грудного отдела своей матки достаточен для того, чтобы предотвратить отстраивание свищевых маточников небольшой группой пчел. Батлер показал, что вещество, которое пчелы слизывают с матки, задерживает закладывание пчелами маточников. Все, что вызывает исчезновение или серьезную нехватку маточного вещества, распределяющегося между рабочими пчелами, приводит к устранению или ослаблению сдерживающего действия этого вещества и к отстраиванию свищевых маточников. Слизываемое с поверхности тела матки вещество попадает в пищеварительный канал, а затем в гемолимфу, в результате чего тормозится оогенез.

Один из важных компонентов маточного вещества – жирная кислота, называемая 9-окси-деци-транс-2-эноевая кислота, или 9-ОДК, вырабатываемая мандибулярными железами матки. Впервые она была синтезирована в Англии в 1960–1961 гг. При введении ее в гемолимфу рабочей пчелы удается вызвать торможение оогенеза не в полной мере, так как в состав маточного вещества входит еще 9-гидрокси-деци-транс-2-эноевая кислота, которая тоже образуется в мандибулярных железах. Эта кислота увеличивает эффект 9-ОДК.

Кроме того, в мандибулярной железе матки было обнаружено вещество, представляющее собой метил-9-оксоден-транс-2-эноат, которое действует как половой феромон.

В привлечении трутней к неоплодотворенной матке большую роль играет и феромон тергальных желез брюшка пчелиной матки.

Феромон 9-ОДК требуется в мае–июне (когда наступает главный период в жизни пчелиной семьи – размножение) для предотвращения постройки маточников. В этот период существенное влияние может оказать следовой феромон, вырабатываемый тарзальной железой матки и оставляемый ее лапками на краях сотов. Плодные матки оставляют более обильный бесцветный маслянистый след, чем рабочие пчелы. Сам по себе этот след не действует на процесс запечатывания маточников, но в сочетании с секретом мандибулярных желез и феромоном, выделяемым брюшком, он очень эффективен.

Большое значение для координации поведения пчелиной семьи имеют феромоны, выделяемые рабочими особями. Так, сторожевые пчелы (находящиеся у входа в улей) не только точно распознают пчел из чужих семей, пытающихся проникнуть в гнездо, но и оповещают об этом всю семью, выделяя феромон тревоги, секретируемый Насоновой железой. Поза, которую принимает пчела при выделении этого феромона, очень характерна и известна пчеловодам с давних времен. Она была описана еще в 1823 г. Однако то, что такая поза связана с

выделением пахучего секрета, было установлено только в 1883 г., когда Насонов обнаружил между пятым и шестым тергитами брюшка железу. В месте нахождения этой железы край тергита пятого членика прикрывает начало тергита шестого членика (см. рис. 44). Оба тергита соединяются плейритом. В глубине плейрита за шестым тергитом находится особая камера, состоящая из 500–600 железистых клеток, где накапливается секрет, который выделяется в желобок седьмого брюшного тергита. Чтобы вывести этот секрет наружу, пчела поднимает кончик брюшка, вытягивает его, обнажая при этом жалоносный аппарат. В результате открывается выход, и из камеры выделяется секрет. За счет движения крыльев рабочая пчела пропускает сильную струю воздуха поверх брюшка. Эта струя вызывает высвобождение смеси летучих феромонов, запах которых служит сигналом тревоги для других членов пчелиной популяции. Вскоре из летка пчелиного гнезда появляется масса рабочих особей, готовых к нападению.

Феромон железы Насонова используется медоносными пчелами в качестве сигнала ориентации и в ряде других ситуаций. Растревоженные пчелы, например, обнаружив матку, выделяют в воздух феромон, который собирает всех пчел данной семьи.

Рабочие пчелы выделяют секрет железы Насонова и в процессе роения. Это позволяет им ориентировать всех пчел для сбора роя и при поселении в новом жилище.

Известно несколько раздражителей, которые вызывают у рабочих пчел выпячивание железы Насонова. Наиболее хорошо изучен источник корма. Так, Реннер (1955) выявил, что секрет железы Насонова, нанесенный на кормушки с сахарным сиропом, привлекает других пчел. Чем ближе находятся от источника корма пчелы, тем большее их количество выделяет феромон. В результате увеличивается доза нанесенного феромона, что позволяет обнаружить корм мобилизованным рабочим особям.

Большое влияние на выпячивание железы Насонова оказывает плотность рабочих пчел на источнике корма. Чем площадь источника корма больше, тем продолжительнее выделение феромона: если площадь кормушки 1 $см^2$, то пчелы прекращают выделять феромон при наличии 4–7 одновременно сидящих рабочих особей; если площадь кормушки около 20 $см^2$, то при наличии 20–25 пчел. Необходимым условием выпячивания железы Насонова является определенная пространственная изоляция кормушки и гнезда. При удалении кормушки на 10 см от летка количество рабочих пчел с выпяченной железой составляло 3,3%, на 100 см – 23, на 30 см – 68 и на 500 см – 85%.

Пахучие вещества железы Насонова выделяются также тогда, когда рабочих пчел дезориентирует дым.

В состав секрета железы Насонова входит свободный гераниол. Исследования Боха и Шерера (1962) показали, что одна пчела содержит в среднем 0,25 гамм гераниола (в 1 мг – 1000 гамм). К идентифици-

рованным компонентам феромона, выделяемого данной железой, относятся также нероловая и герановая кислоты, цитраль и ряд других компонентов.

Вещества типа феромонов, действующих на рабочих пчел, выделяет и пчелиный расплод. Было выявлено тормозящее влияние экстрактов из расплода на развитие яичников у рабочих пчел.

Есть предположение, что основной составной частью активного вещества экстрактов пчелиного расплода является кислота, сходная с кислотой феромона пчелиной матки.

Важную роль играют летучие вещества, распространяемые лапками пчел, когда они ходят около корма, поедают его или же входят в улей (Фри, 1979). Рабочие пчелы узнают вход в улей по феромону лапки, который другие рабочие пчелы оставляют вблизи него.

ПИЩЕВЫЕ КОНТАКТЫ

Большое значение в объединении членов пчелиной семьи в целостную взаимосвязанную систему имеют пищевые контакты. С первого дня жизни рабочим пчелам присуще свойство просить пищу, вытягивая при этом хоботок. В ответ на это другая пчела отрыгивает каплю корма. Взаимное кормление у пчел было убедительно продемонстрировано путем применения метода меченых атомов. В пчелиную семью, состоящую из 24 500 особей, выпустили накормленных радиоактивным йодом рабочих пчел. По истечении 4 ч в ней было 16–21% радиоактивных ульевых пчел и около 62% сборщиц меда (Никсон и Риббандс, 1952).

Важным фактором, регулирующим скорость распространения радиоактивного корма среди рабочих пчел, является величина группы, в которую впускаются накормленные радиоактивным йодом пчелы, а также их количество.

Скиркявичюсом и Багдонасом (1978) было выявлено, что во время частого взаимного кормления пчела-кормилица всегда передает корма больше, чем во время редкого. Во всех случаях во все последующие разы корма передается меньше, причем количество его значительно уменьшается именно во время частого взаимного кормления. На распределение радиоактивного корма у отдельных индивидов влияет интенсивность взаимного кормления. Если рабочие пчелы кормом обмениваются чаще, то он распределяется равномернее, если реже – то неравномерно.

Таким образом, из приведенных здесь результатов изучения взаимного кормления у медоносных пчел методом меченых атомов ясно, что любое химическое вещество, попадающее в пищеварительный канал рабочей пчелы, передается другим пчелам при взаимном кормлении. При этом доза этого вещества постепенно уменьшается. Самые лучшие кормилицы 4-дневные особи. Они передают корм не только своим

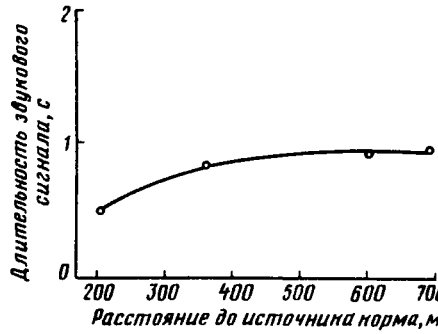


Рис. 48. Зависимость между расстоянием до источника корма и длительностью звукового сигнала у Apis mellifera (по Брайену, 1986)

ровесницам, но и молодым рабочим пчелам – 2–3-дневного возраста, а также старым – до 19-дневного возраста. Однодневные пчелы во взаимном кормлении не участвуют. Начиная с 5-го дня активность рабочих пчел во взаимном кормлении начинает падать и на 7-й день почти прекращается.

СИГНАЛЬНЫЕ ДВИЖЕНИЯ

Медоносные пчелы обладают хорошо развитым чувством времени, обонянием, цветовым зрением, памятью. Все это позволяет им общаться друг с другом посредством определенных символов. Одним из способов передавать другим особям сведения о найденном источнике корма состоит в том, чтобы, вернувшись в гнездо, совершить определенные сигнальные движения („танцы"). Посредством этих движений пчелы-разведчицы указывают направление к источнику корма, при этом передается даже информация о расстоянии до источника корма (продолжительность жужжания пропорциональна расстоянию, рис. 48). Жужжанием сопровождаются виляющие движения. С расстоянием до корма связано и то, на какой глубине в улье исполняется танец, каковы его продолжительность, длина прямой пробежки и число совершаемых при этом виляний.

Если пчела обнаруживает источник корма, расположенный на земле вблизи улья, то она выполняет „круговой танец", сообщая своим сестрам, что следует искать корм поблизости. Медоносные пчелы разных пород исполняют круговой танец при разных расстояниях до источника корма: итальянские – в том случае, если корм находится в радиусе 100 м; крайнские – в радиусе 85 м, индийские – в радиусе до 2 м.

ОРИЕНТИРОВАНИЕ ПО АРОМАТУ НЕКТАРА, ЗАПАХАМ

Большое значение для пчел имеет умение ориентироваться в ароматическом поле, так как и цветы, посещаемые пчелами, и сама пчела, которая принесла нектар в гнездо, источают аромат. Строение внешних покровов медоносных пчел прекрасно приспособлено для впитывания цветочных ароматов.

В экспериментах, проведенных Фри (1971), было установлено, что, хотя окраска цветков важна, еще большее значение имеет их запах. Это интересный факт, поскольку молодые пчелы, очевидно, учатся различать запахи цветков, находясь в темном улье, еще до того, как они выйдут наружу и увидят сами цветки. Приобретенные запахи имеют важное значение. Однако главную роль играет специфический для каждой семьи секрет, переходящий с тел насекомых на их конечности. Так, если давать всем пчелиным семьям пасеки корм с одинаковым запахом, то можно усилить тенденцию к залету рабочих особей не в свои ульи. Этот прием дает положительные результаты при объединении разных семей в одну, при перевозе семей из разных на один источник медосбора (они перестают проявлять друг к другу враждебность).

РАЗДЕЛЕНИЕ ТРУДА

В пчелиной семье существует система распределения работ между рабочими особями, зависящая в основном от возраста. Однако она может меняться сообразно потребностям семьи в любой период времени.

Одна из первых публикаций, посвященная проблеме разделения труда среди пчел, появилась в 1925 г. Ее автором был Реш. Он наблюдал за поведением пчел. Было установлено, что в летние (активные) месяцы года жизнь рабочей особи подразделяется на два основных периода: в первый период, который длится около 3 недель, пчела-работница занимается внутриульевой деятельностью; во второй период, т. е. в последующие 1–2 недели, – добычей корма в поле.

Первые 3 дня рабочая пчела, как правило, не берет мед из ячеек, а выпрашивает его у своих сестер. Основную часть своего времени она проводит, вычищая предназначенные для откладывания яиц ячейки или же вместе с другими пчелами занята обогревом расплода. С 4-го дня она начинает брать мед из внутриульевых запасов.

Потребление белка стимулирует развитие гипофарингеальных желез у молодых пчел и секрецию ими личиночного корма. Кроме того, в результате интенсивного потребления белка в этот период в жировом теле молодых пчел накапливаются резервные вещества. При кормлении личинок все накопленные в организме молодых рабочих пчел запасы расходуются.

Наблюдения за выращиванием расплода в пчелиной семье показывают, что пчелы заглядывают в ячейки и между кормлениями личинок.

Посещения подобного рода длятся всего 2–3 с, другие (с тщательным осмотром личинки и проверкой наличия корма) более продолжительны – 20 с. Процесс кормления заключается в следующем. В течение осмотра кормилица убеждается в местонахождении головы личинки. После этого она поворачивается таким образом, чтобы концы ее мандибул разместились рядом с головой личинки. Мандибулы открываются и начинают вибрировать, а через 1–2 с между ними появляется капелька жидкости, которая выпускается на дно ячейки или на стенку. Корм располагается вокруг или рядом с личинкой. Если кормилица не сможет правильно сориентировать мандибулы по направлению к личинке, тогда корм попадает на спинку личинки. Время, затрачиваемое на одно кормление, значительно колеблется: иногда 8–10 с, иногда 30 с, а в ряде случаев 2–3 мин.

Линдауэр (1953) обратил внимание на то, что значительную часть своего времени некоторые пчелы проводили в бездеятельности, не участвуя в регуляции температуры гнезда и запасов корма. Кроме того, его наблюдения показали, что чистка ячеек, строительство сотов проводится пчелами как „случайная работа", а не как постоянная функция, характерная для того или иного возраста.

Роль кормилицы пчела выполняет до тех пор, пока не редуцируются ее железы, а их секреция будет недостаточной. Период, проводимый пчелами в гнезде, длится от 5 до 41 дня (Миченер, 1974). Как видно из приведенных наблюдений различных исследователей, молодые пчелы выполняют работы в улье, которые не строго запрограммированы, а подвержены влиянию текущей ситуации в семье и случайных контактов. Однако, после того как те или иные железы вступают в действие, они сохраняют активность в течение нескольких дней. Так, ульевые пчелы используют секрет ротовых частей для кормления личинок, а брюшные межсегментальные железы – для выработки воска, если есть необходимость в строительстве сотов. Кроме того, эти пчелы готовят ячейки для хранения пыльцы, принимают нектар и, наконец, совершают ориентировочные полеты. Существует мнение, что стимулом, вызывающим первый вылет, является накопление в прямой кишке непереваренных остатков. Во время этих полетов пчела осваивается с местоположением своего гнезда и таким образом готовится к функциям, присущим внеульевым пчелам.

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 2

Цель занятия. Провести наблюдения: за выполнением отдельных работ рабочими пчелами, передачей корма, круговыми и восьмерочными сигнальными движениями пчелы, посещаемостью рабочими пчелами медоносных растений.

Необходимое оборудование и материалы. Пчелиные семьи, наблюдательные ульи, кормовой столик, кормушки, сахарный сироп.

Методика проведения занятия. Занятие проводят на учебной пасеке. Для наблюдения за поведением рабочих пчел внутри гнезда используют наблюдатель-

ный улей на одну или две рамки. Подопытных пчел разного возраста предварительно метят красками различного цвета.

Как правило, в ульевой период они выступают в роли:

чистильщиц ячеек для очередной генерации расплода; кормилиц, секретируя молочко, являющееся кормом для личинок и матки; приемщиц корма; переносчиц корма; строителей сотов.

После ульевого периода они переходят к сбору меда. Обычно из семьи сначала вылетают лишь отдельные особи, так называемые разведчицы, которые, вернувшись в улей после обнаружения того или иного источника корма, начинают проделывать сигнальные движения. Учащимся рекомендуется понаблюдать за движениями, информирующими пчел о наличии корма в естественных условиях.

Для проведения опытов по изучению сигнальных движений в первую очередь нужно выбрать направление от улья до места постановки кормового столика.

Опыт первый. Кормовой столик, на который приучены летать 10–15 меченых пчел, постепенно в течение 1–2 ч удаляют от улья на расстояние 20 м. Все время наблюдают за поведением этих пчел, прилетевших в свое гнездо с кормом. Эти особи совершают серию специфических движений, в том числе прямолинейные пробеги по сотам с характерным виляющим движением брюшка и вибрацией крыльев и пробеги по полукругу. Каждый из этих двигательных компонентов имеет определенное сигнальное значение и, как правило, зависит от степени удаленности источника корма от улья. По секундомеру определить число полных циклов сигнальных движений за четверть минуты.

Опыт второй. В течение 2–3 дней кормовой столик с кормушками, наполненными сахарным сиропом, постепенно удаляют на 1 км. Причем когда столик будет находиться на расстоянии 20, 100, 200, 400, 600, 800, 1000 м, надо обращать внимание на сигнальные движения меченых пчел. Для каждого из указанных расстояний по секундомеру определяют число прямолинейных пробегов за четверть минуты. На основании 10–15 танцев вычисляют средние показатели.

По данным, полученным в первом и втором опытах, вычерчивают график зависимости между расстоянием от кормового столика до улья и скоростью танцев. На горизонтальной оси откладывают расстояние от кормового столика до улья (20, 100, 200, 400, 600, 800, 1000 м), на вертикальной – число прямолинейных пробегов за четверть минуты, соответствующее данному расстоянию. Из точек по горизонтали восстанавливают перпендикуляры до пересечения с соответствующими перпендикулярами из точек на вертикальной оси. Точки пересечения соединяют. Полученный при этом график показывает, что с увеличением расстояния темп сигнальных движений замедляется.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Какие важнейшие факторы обеспечивают поддержание совместной жизни особей пчелиной семьи? 2. Дайте определение феромонам. 3. Какие феромоны найдены у медоносных пчел и какова их роль в координации поведения пчелиной семьи? 4. Какая система сигнализации существует в пчелиной семье? 5. Как пчелиная семья узнает о присутствии своей матки? 6. Какие работы и в каком возрасте выполняются рабочими пчелами в активный период?

ГЛАВА 13. МИКРОКЛИМАТ В ГНЕЗДЕ ПЧЕЛ

Как известно, жизненные процессы, протекающие в развивающемся организме, обусловливаются не только биологическими особенностями данного вида, но и условиями, при которых протекает это развитие: тем-

пературой, влажностью, составом воздуха*, количеством и качеством пищи и т. д. Отклонение этих условий от оптимального уровня в период онтогенеза может оказать неблагоприятное воздействие на особенности взрослого организма, включая те из них, которые имеют хозяйственное значение. Зная закономерности взаимодействия животного организма со средой и регулируя соответствующим образом факторы среды, можно направлять ход развития таким образом, чтобы получить наиболее полноценных и продуктивных особей.

Температурный режим. Прежде всего он предопределяется характером жизнедеятельности и состоянием самой семьи, хотя и находится в определенной зависимости от температуры окружающей среды.

Оптимальная температура тела пчелы в семье, воспитывающей расплод, 34–36°С при колебании до 2°С. Температура груди у отдельных пчел выше температуры брюшка. У группы пчел эта разница значительно меньше из-за выравнивания средней температуры окружающего их пространства. У пчелы вне ее жилища температура тела может быть выше температуры окружающей среды: на 14°С у рабочих пчел и на 16°С у трутней. В солнечных лучах у темных пчел температура хитина может быть на 3°С выше, чем у светлых, что объясняется различной степенью абсорбции солнечного излучения.

Интенсивная и длительная деятельность, например взмахи крыльями, может вызвать повышение температуры тела до 40°С. У летящей пчелы вследствие повышенного обмена веществ, а также вследствие прямого воздействия внешней температуры температура тела по сравнению с температурой окружающего воздуха повышается в среднем на 10°С. Самая низкая температура у пчелы, находящейся в покое, 10°С. Способность переносить такую температуру зависит прежде всего от наличия корма и сообщества пчел. Изолированные пчелы при значительно более высокой температуре воздуха менее жизнеспособны.

Еще опытами Пирша было показано, что отдельные пчелы способны в зависимости от температуры окружающей среды продуцировать или поглощать тепло. Так, если температура воздуха 35–40°С, то и температура тела пчел находится на том же уровне. При низких температурах воздуха температура пчел выше окружающей среды.

Диапазон температур развития пчелиного расплода колеблется от 30 до 37–38°С. Температурный оптимум развития пчел в постэмбриональный период весьма ограничен и, как правило, составляет 34–35°С, что и принято считать нормой для печатного расплода. Одним из первых это было установлено выдающимся швейцарским натуралистом Губером (1750–1831).

В ряде исследований по изучению температуры в гнезде пчелиных семей приводятся данные о том, что во время весеннего развития семей наблюдается снижение температуры в зоне расплода до 30°С, тогда как

---

* Газовый состав воздуха и его влияние на пчел будет рассмотрено в гл. 18.

во время активного летнего периода при наружной температуре 46°С она достигает 42°С. Однако такая высокая температура в пчелином гнезде наблюдается крайне редко, обычно она не поднимается выше 37–38°С.

Большое влияние на стабильность температуры в области расплода оказывают его количество и сила семьи. Результаты измерения температуры в семьях с разным количеством пчелиных особей показали, что в весенний и раннелетний периоды, когда внешняя температура не превышает 17–18°С, температура в зоне расплода в сильных семьях выше, чем в слабых. Это говорит о необходимости правильного и своевременного утепления гнезд пчелиных семей вообще, а слабых – особенно. Очевидно также, что достигаемое при этом уменьшение тепловых потерь в свою очередь сокращает расход запасов корма, изнашивание пчел.

Температура в зоне расплода отличается наибольшей стабильностью. Тем не менее в зависимости от месторасположения расплода как на соте, так и в гнезде температура может колебаться. По данным ряда авторов, температура в нижней части сота с расплодом по сравнению с центральной падает с 35 до 30–25°С. Наиболее высокая температура наблюдается около расплода в центральной его части, а в верхней и особенно в нижней части уточек она понижается.

Самую стабильную температуру пчелы поддерживают на участках сотов с яйцами и молодыми личинками. С увеличением возраста личинок температура начинает колебаться в пределах 0,5°С, а с началом запечатывания расплода в пределах 4°С.

Механизм терморегуляции зависит от индивидуальных особенностей пчелиных семей. Семьи, полученные в результате родственного спаривания, при похолоданиях поддерживают более низкую и менее постоянную температуру в области расплода, чем неродственные.

К изменению в терморежиме расплодной части гнезда приводит содержание пчелиных семей в ульях разной конструкции.

Большие колебания температуры наблюдаются в безрасплодной зимующей пчелиной семье. Особенно это заметно в определенных участках гнезда при неблагоприятном влиянии окружающей среды. Амплитуда колебаний достигает 13°С. С появлением расплода амплитуда уменьшается до 0,5°С. Необходимую температуру в гнезде пчелы поддерживают в результате интенсивного обмена веществ. Для этого пчелы расходуют дополнительное количество корма.

Кроме того, поддержание температуры на определенном уровне обеспечивается и за счет мышечных сокращений пчел. В зависимости от внешней температуры клуб (скопище пчел) может расширяться и сжиматься. При очень холодной погоде сокращение клуба и его передвижение прекращается и наблюдается гибель пчел в наружном слое. Семьи пчел способны выдерживать значительные снижения температуры в том случае, если такие периоды недолги и сменяются периодами

потепления, что дает им возможность восстанавливать свои силы. Семьи, состоящие преимущественно из молодых пчел, более устойчивы к снижению температуры и сохраняют повышенную жизнеспособность.

Таким образом, несмотря на довольно совершенную систему терморегуляции в пчелиных семьях, температурный режим как в зоне расплода, так и на других участках может варьировать в зависимости от целого ряда факторов. Это, в свою очередь, не может не сказаться тем или иным образом на характере развития пчелиных семей.

По данным Н. М. Кулагина (1899), охлаждение воздуха в зоне расплода до 5–8°С в течение 1–3 ч ведет к гибели 5% яиц и 4% 1–4-дневных личинок. Наибольшей чувствительностью к подобного рода воздействиям отличаются куколки. После 2-часового пребывания при температуре 3°С они все погибли.

При помещении расплода от одной матки в термостат с температурой 20, 25 и 27°С расплод в первом варианте погибал через 11 дней, во втором – через 8 дней, в последнем пчелы выводились и тут же погибали.

В опыте А. С. Михайлова (1927) печатный расплод выращивался при температуре 30 и 35°С. Пчелы на стадии куколки, развивающиеся при 30°С, обладали более коротким хоботком и большим брюшком, чем инкубированные при 35°С.

Таким образом, отклонение от оптимальной температуры (34–35°С) приводит к серьезным дефектам в экстерьере и даже к гибели пчел.

При оптимальной температуре продолжительность эмбрионального развития рабочих пчел составляет 3 суток, постэмбрионального – 17–19 суток. Повышение температуры ускоряет процесс развития, понижение – замедляет.

Интересную работу провел А. П. Силицкий (1936). Он выявил зависимость газообмена печатного расплода от уровня внешней температуры. При повышенной температуре во время метаморфоза физиологические процессы в организме пчелы протекают быстрее, в связи с чем интенсивность газообмена значительно возрастает. Так, при 32°С 100 куколок за 1 ч потребляли 5,87 $см^3$ кислорода, при 35 – 7, при 36 – до 8,83, при 37°С – до 9,99 $см^3$ кислорода.

Таким образом, воздействие различных температур вызывает ответные реакции организма пчел, выражающиеся в изменении массы и размеров тела, продолжительности онтогенеза, интенсивности дыхания и т. д.

В настоящее время довольно часто приходится инкубировать печатный расплод для тех или иных целей. Кроме того, в практическом пчеловодстве используют запечатанный расплод как для усиления слабых семей, так и для формирования отводков. Во всех этих ситуациях надо избегать отрицательного влияния неблагоприятных температур на качество рабочих пчел. Чтобы помочь слабым семьям поддержать температурный режим на оптимальном уровне, необходимо самым тщательным образом утеплять их гнезда в весенний и раннелетний период верхними и боковыми подушками. Кроме того, необходимо

сокращать гнезда, а также закрывать верхний леток улья и уменьшать просвет нижнего летка.

Влажность воздуха. Влияние остальных показателей микроклимата пчелиного жилища (влажности, концентрации кислорода и углекислого газа – CO_2) на развивающихся пчел менее значительно, чем влияние температуры. Однако в тесной зависимости находятся влажность воздуха и температура. В пчеловодстве наибольшее значение имеет относительная влажность воздуха, т. е. процент насыщения его водяными парами. Показатели влажности воздуха в гнезде изменяются от 25 до 100% в зависимости от состояния семьи, времени суток, сезона, погодных условий. Наиболее высокая относительная влажность воздуха (85–95%) в части гнезда с яйцами и открытым расплодом. При 50%-ной влажности яйца высыхают, при 70–100%-ной – наблюдается их значительная гибель. Оптимальная относительная влажность для вылупления личинок 90–95%.

Относительная влажность, при которой выращивается расплод, самым непосредственным образом влияет на качество выращенных пчел. Она изменяет содержание воды в тканях, а в связи с этим и массу тела, размеры тергитов. В одних случаях влажность среды действует непосредственно, в других – через принимаемый корм.

Требования к режиму относительной влажности у рабочих пчел уже иные, чем у открытого и печатного расплода. Большое влияние влажность окружающего воздуха оказывает на продолжительность жизни имагинальных форм. Так, при содержании рабочих пчел в лабораторных садках (клетках из проволочной сетки) наибольшая продолжительность их жизни наблюдалась в условиях сухого воздуха (25%), а наименьшая – при самой высокой относительной влажности (97%).

Кроме того, излишняя влажность способствует появлению и усилению таких заболеваний, как нозематоз, акарапидоз, варроатоз, европейский гнилец и др. Чтобы избежать излишней влажности в ульях, надо располагать пасечные точки вдали от водоемов и болот, избегать при этом сырых и сильно затененных мест, а ульи размещать на довольно высоких подставках, т. е. на расстоянии 40–50 см от земли. Ульевые донья снизу нужно окрашивать масляной краской с целью ограничения поступления влаги в гнездо. При наступлении устойчивой теплой погоды следует существенно усиливать вентиляцию гнезд (особенно в период главного медосбора, когда из принесенного нектара выделяется больше воды). С другой стороны, если во время применения пестицидов приходится закрывать летки ульев на 2–3 дня, то для нормального выращивания расплода необходимо снабжать пчелиные семьи водой в течение всего этого периода.

Пчелы реагируют на опасность перегрева приносом воды (они развешивают капельки воды в ячейках расплодных сотов, на планках рамок). Кроме того, потребность в воде зависит от количества открытого расплода в семье: чем его больше, тем выше потребность в воде.

Принос нектара также играет важную роль. При хорошем медосборе потребность в воде значительно уменьшается, т. е. семья имеет возможность удовлетворять дефицит влаги за счет приносимого нектара.

Вентилирование гнезда вызывается в основном высокой внутриульевой температурой. В этом случае часть пчел покидает улей через леток и прививается на передней стенке улья. В свою очередь, это ведет к уменьшению теплообразования в гнезде и снижению температуры. Путем вентилирования транспортируется 0,5—1 л воздуха за 1 с сверху вниз и через леток наружу.

Кейтел (1961) установил связь между концентрацией содержимого медового зобика пчел и их деятельностью по приносу воды. При повышенной концентрации содержимого медового зобика многие пчелы начинают пить воду. Данный исследователь считает, что для массового сбора концентрация сахара в медовом зобике должна быть 40%, при 30%-ной концентрации сахара сбор воды пчелами не наблюдался.

Таким образом, влажность воздуха в значительной степени зависит от действия других факторов среды и в первую очередь от температуры и состава кормов. В связи с этим нужно всемерно содействовать пчелам в процессе регулирования этих внутриульевых факторов.

Необходимой мерой, облегчающей доставку воды пчелами в улей, является установка на пасеке поилки.

С помощью перечисленных условий и приемов работы можно нейтрализовать и значительно ослабить влияние отрицательных факторов среды на хозяйственно полезные признаки развивающихся особей и обеспечить оптимальное развитие пчелиных семей.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Как изменяется температура тела пчелы в зависимости от температуры окружающей среды? 2. Какие факторы оказывают влияние на стабильность температуры в области расплода? 3. Охарактеризуйте оптимальные параметры микроклимата пчелиного гнезда. 4. Каков характер влияния гидротермических условий на сроки развития различных стадий медоносных пчел и качество имаго?

ГЛАВА 14. ВОСКОВЫДЕЛЕНИЕ. СТРОИТЕЛЬНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ПЧЕЛ

Благодаря хорошо развитой способности выделять воск медоносные пчелы утратили какую-либо зависимость от постороннего строительного материала (песчинок, комочков глины, древесной и растительной массы и др.), из которого строили свои ячейки более примитивные предки современных пчел. Вероятно, продукты выделения тела пчелы служили первоначально для склеивания твердых частиц строительного материала или для обмазывания глиняных ячеек внутри, как это, например, делают мелитты или антофоры (С. И. Малышев, 1926). Затем в процессе эволюции пчелы стали строить ячейки сота исключительно из воска, что во

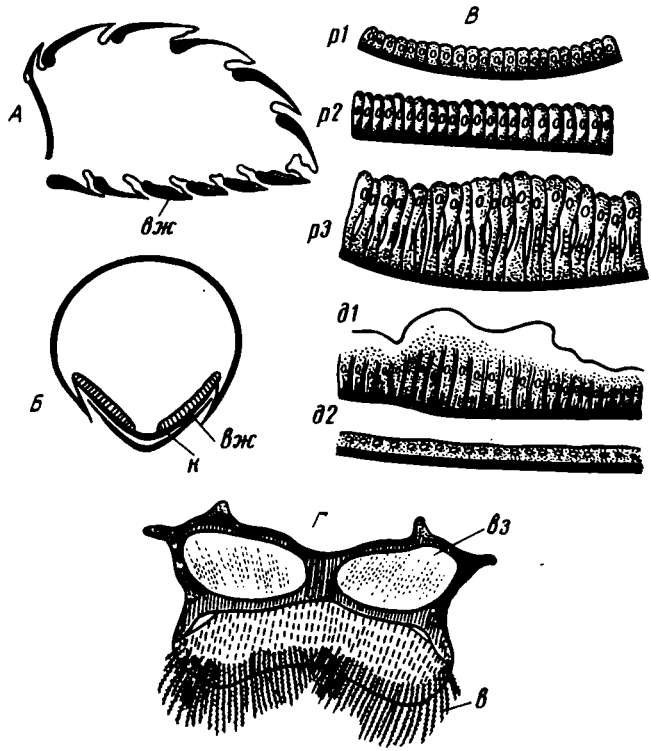


Рис. 49. Восковыделительные железы рабочей пчелы:

А – продольный разрез брюшка; *Б* – поперечный разрез брюшка; *В* – стадии развития восковыделительной железы; *Г* – шестой стернит брюшка; ***вж*** – восковыделительные железы; *к* – карман; *р1–р3* – развивающиеся клетки; *д1, д2* – стадии дегенерации; ***вз*** – восковые зеркальца; *в* – волоски

многом определило у них и более глубокую специализацию отдельных участков гиподермы на выделение воска. Из всех видов общественных пчел только медоносные используют для строительства сотов чистый воск, все остальные виды прибавляют к нему различные материалы, в частности смолистые вещества. Следовательно, строительство сотов и потенциальные возможности пчел по восковыделению теснейшим образом связаны с физиологическим состоянием восковыделительных желез.

ВОСКОВЫДЕЛИТЕЛЬНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

Восковыделительные железы (рис. 49) расположены у пчел на четырех стернитах брюшка (кроме двух первых). У матки и трутня восковыделительные железы отсутствуют.

Первое полное и глубоко научное описание анатомического строения восковыделительных желез пчел, снабженное прекрасно выполненными рисунками, принадлежит профессору Г. А. Кожевникову (1900).

Железы слагаются из железистых клеток гиподермального происхождения. Снаружи к каждой из них подходят тончайшие трахеи, что указывает на интенсивный обмен веществ в клетках, выделяющих воск.

Стернит, содержащий железу, имеет два прозрачных участка хитина – *восковые зеркальца* неправильной пятиугольной формы. Зеркальца окаймлены утолщенным хитиновым ободком. В железистых клетках, выстилающих с внутренней стороны восковые зеркальца, вырабатывается воск – сложное вещество, в состав которого входит около 300 различных соединений. Воск благодаря его избирательной проницаемости просачивается сквозь хитин и разливается по поверхности зеркалец. Под влиянием более низкой температуры на внешней поверхности пластинки и соприкосновения с воздухом воск быстро застывает. В результате образуются тонкие, почти прозрачные *восковые пластинки,* из которых пчелы строят соты. У пчелы восемь восковых зеркалец, поэтому одновременно может формироваться восемь восковых пластинок.

Наружные края стернитов своими концами прикрывают начало стернитов последующих сегментов. В результате такого размещения стернитов под каждым из них создается как бы карман, в который помещаются выделившиеся восковые пластинки. Средняя масса одной восковой пластинки около 0,25 мг. Для выделения 1 кг воска требуется около 4 млн восковых пластинок.

У пчел, только что вышедших из ячеек, клетки, выстилающие восковые зеркальца, не отличаются от соседних клеток, выстилающих кутикулу. С первых дней жизни пчелы клетки восковыделительных желез начинают расти в высоту. Ядро в таких клетках всегда расположено в верхней части. Максимально развитая клетка имеет колбообразный вид. Внутри такой клетки имеются вакуоли, наполненные жидким воском. При благоприятных условиях, складывающихся в семье (большое количество разновозрастных пчел, обильное питание пчел медом и пергой, принос нектара и пыльцы), восковые пластинки можно обнаружить у пчелы 3–5-дневного возраста. Высота клеток восковых желез, увеличиваясь с возрастом, достигает наибольшего развития у пчел весенне-летней генерации к 12-му дню и удерживается на высоте до 18-го дня жизни. В этом возрасте у пчел клетки железы достигают в высоту 60–90 мкм, а иногда 140 (в состоянии покоя высота клеток не превышает 24–26 мкм). После того как пчела переходит к полевым работам, клетки восковыделительных желез дегенерируют и к 21-му дню жизни достигают уровня 1–3 дней. У старой пчелы они уже не отличаются от соседних клеток гиподермы. Пчелы – сборщицы нектара и пыльцы, как правило, воска не выделяют и не строят соты, хотя известно, что железы у этих пчел могут вторично развиваться за счет

жирового тела. Так, если полноценную семью лишить молодых пчел и гнезда, то у старых пчел вновь начинают развиваться восковыделительные железы и они могут строить соты. Однако у старых пчел они не достигают такого уровня развития, как у молодых, вследствие чего они значительно меньше выделяют воска и их возможности по строительству сотов ограничены.

Доказано, что развитие восковых желез находится в прямой зависимости от количества выделяемого пчелами воска.

К. П. Цветкова (1951), изучая способность пчел разных пород к восковыделению, установила, что наиболее развиты восковыделительные железы у итальянских пчел. Среднерусские пчелы (из Башкирии) по степени развития этих желез заняли промежуточное положение между пчелами итальянской и серой горной кавказской пород. Однако пчелы среднерусской породы имеют бо́льшую площадь восковых зеркалец, чем тот же показатель у итальянских и серых горных кавказских пчел. У пчел итальянской и среднерусской пород восковыделительные железы функционируют дольше, чем у пчел серой горной кавказской породы.

Степень развития восковыделительных желез зависит не только от состояния семьи, породы, возраста пчел, кормов, но и сезонных условий. Так, у пчел осенней генерации восковыделительные железы развиваются медленнее, чем у пчел весенне-летней. Кроме того, у осенних пчел железы, продуцирующие воск, никогда не достигают такого уровня развития, как у пчел весенне-летнего вывода. Однако восковыделительные железы значительно дольше сохраняют свою активность у пчел осеннего вывода. Они в любое время способны приступить к восковыделению под влиянием начавшегося медосбора. Во время зимовки восковые железы находятся в состоянии покоя и воска не выделяют.

СТРОИТЕЛЬСТВО СОТОВ

Пчелы, выделяющие воск, соединяются друг с другом и висят гирляндами на строящихся сотах (рис. 50). Температура в разных зонах строительства неодинакова. Возможно, что цепочки пчел именно повышением температуры „информируют" пчел-строительниц о необходимости строительства в определенных участках, чем и обусловливается эллипсоидная форма сота. С помощью щеточек задних ножек пластинки изымаются с восковых зеркалец, передаются передними ножками, а оттуда забираются мандибулами. Пчелы, строящие сот, выделяют особое вещество, растворяющее воск, благодаря чему восковые пластинки при строительстве сотов спаиваются в одно целое. Фермент секретируется верхнечелюстными железами рабочих пчел. Он летуч, поэтому размягченный воск на воздухе быстро застывает. В зоне строительства сотов пчелы поддерживают температуру не ниже 35°С. При повышенной температуре воск более пластичен, пчелам его зна-

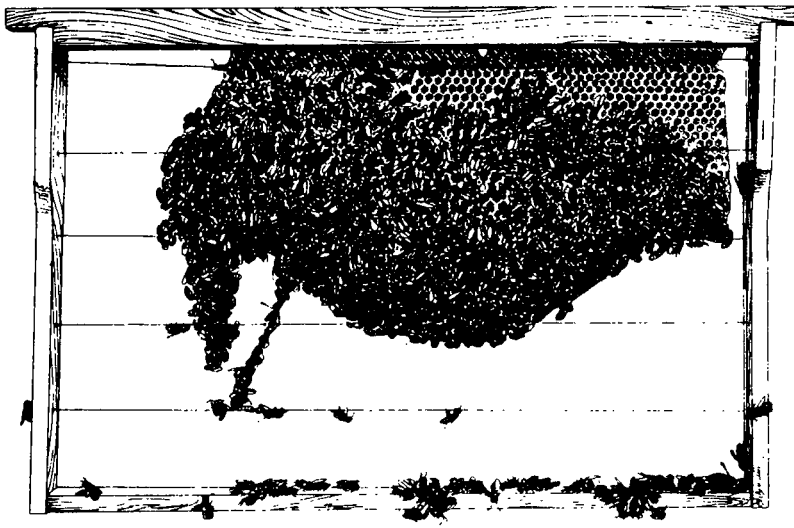


Рис. 50. Строительство сота пчелами

чительно легче разрыхлять мандибулами. Воск, размятый челюстями и смешанный с выделениями верхнечелюстных желез, становится мягким и эластичным – готовым строительным материалом. Вначале пчелы строят дно ячейки, затем по краю дна, имеющему очертания шестиугольника, с обеих сторон отстраивают боковые грани ячеек. В результате сооружается сот с общим вертикальным срединением и рядами ячеек по обеим его сторонам.

Медоносные пчелы используют магнитное поле в качестве ориентира при строительстве сотов. Установлено, что медоносные пчелы могут воспринимать силу и направление магнитных полей. Рой, отстраивающий сот без вощины, ориентирует его в том же направлении в магнитном поле, в каком были соты в материнской семье. Направление отстраивания сотов изменяется при искусственном изменении магнитного поля.

ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА ВОСКОВЫДЕЛЕНИЕ И СТРОИТЕЛЬНУЮ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ПЧЕЛ

Способность пчел к восковыделению и строительству сотов проявляется лишь в семье как целостной взаимосвязанной биологической системе. Отдельные пчелы или даже небольшие группы пчел, имеющие развитые восковыделительные железы, вне семьи не способны к строительству сотов. Наша задача заключается в том, чтобы выявить воз-

можность пчелиной семьи к выделению воска, понять связь этой функции с другими функциями семьи – выращиванием расплода, сбором нектара и пыльцы. Для этого необходимо знать основные факторы, влияющие на выделение воска и строительство сотов, которые дают биологическое обоснование практическим приемам получения наибольшего количества воска на пасеках.

Восковыделение и медосбор. Строительство новых сортов и восковыделение находятся в теснейшей зависимости от наличия в природе и уровня приноса в улей свежего нектара и пыльцы. В период полного отсутствия медосбора в природе пчелы вовсе не продуцируют воск и не строят соты. Установлено, что наличие огромного количества в гнезде сложенного в соты и запечатанного меда практически не оказывает заметного влияния на восковыделение пчел. Пчелы обильно выделяют воск и строят соты лишь тогда, когда в улей поступает свежий нектар и пыльца. С окончанием медосбора строительная работа в гнезде прерывается до весны следующего года. Такая особенность в поведении пчел при строительстве сотов выработалась как механизм, позволяющий экономно расходовать кормовые запасы, заготовленные и сложенные в гнезде на неблагоприятный период жизни.

Г. Ф. Таранов (1936) провел целую серию опытов по выявлению зависимости восковыделения пчел от уровня приноса нектара в улей. Опыт проведен на однородных по силе и состоянию семьях, которые были специально сформированы из молодых пчел массой по 0,5 кг. В семьи были посажены полноценные плодные матки, подставлены рамки с пергой и рамки, в которых поочередно сверху и снизу вырезали $^1/_3$ сота. Пчелы подопытных семей получали 3 раза в день 50%-ный сахарный сироп в разных количествах – от 25 до 1000 г. Вновь отстроенные соты в течение месяца (через каждые 3 дня) вырезали и взвешивали. Выкормленный расплод отбирали и передавали в неопытные семьи, чтобы исключить различия, которые могли возникнуть из-за разного прироста молодых пчел в подопытных семьях.

За весь период опыта от подопытных семей воск вырезали 18 раз. В результате выделение воска возрастало прямо пропорционально количеству корма, получаемого семьей за сутки (табл. 6).

6. Зависимость восковыделения от количества поступившего в улей корма

Номер семьи	Поступило корма в улей за сутки, г	Выделено воска в среднем на семью, г
1 и 2	25	72,8
3 и 4	50	70,8
5 и 6	100	86,0
7 и 8	250	116,0
9 и 10	400	136,9
11 и 12	500	155,7
13 и 14	750	191,4
15 и 16	1000	245,5

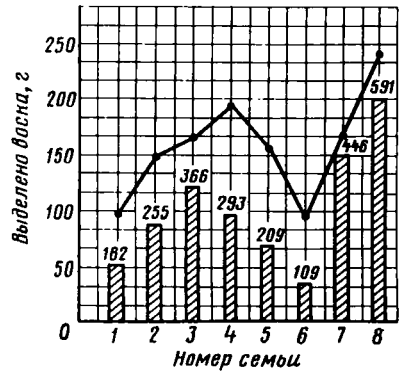


Рис. 51. Зависимость выделения воска от количества поступившей пыльцы (столбики) в улей (по Г. Ф. Таранову, 1961)

Было установлено, что увеличение поступившего корма в семью в течение суток на каждые 200 г увеличивает восковыделение у пчел на 35 г. Кроме того, полученные данные позволили рассчитать, что если пчелиная семья получает в изобилии корм, то 1 кг пчел может за всю свою жизнь дать около 0,5 кг воска, а вся полноценная семья за сезон до 7,5 кг воска. Эту цифру следует рассматривать как верхний биологический потенциал семьи пчел по восковыделению, ее предел. Такое количество воска от семьи получить практически невозможно, так как значительная часть пчел выводится при полном отсутствии медосбора, когда пчелы вовсе не продуцируют воск.

В период небольшого, поддерживающего медосбора (до 1 кг в день) выделение воска не снижает летной работы пчел по сбору нектара. Известно, что пчелы, вылетающие за нектаром и пыльцой, имеют дегенерированные восковыделительные железы, а поэтому они уже не способны к выделению воска.

С наступлением главного медосбора (свыше 1 кг в день) выделение большого количества воска отвлекает часть пчел от приноса и переработки нектара. Поэтому во время обильного медосбора следует подставлять в семьи готовые соты для размещения приносимого нектара и его переработки.

При усиленном выделении воска и строительстве сотов пчелы потребляют значительное количество белкового корма, в частности пыльцы (рис. 51). При полном его отсутствии в гнезде и природе пчелы не продуцируют воск и не строят соты. Восковыделение связано со значительным расходом белка организма. Прослеживаются изменения в содержании белка в организме пчел в связи с выполняемыми ими работами. Например, при строительстве сотов расход белка на выделение воска в 4 раза выше, чем при выращивании расплода.

Восковыделение и сила семьи. Наиболее интенсивно секретируется воск в сильных пчелиных семьях. По мере увеличения семьи от 0,5 до 4 кг количество выделяемого воска семьи закономерно возрастает (табл. 7).

7. **Восковыделение пчелами семей различной силы (по Г. Ф. Таранову, 1936)**

Количество пчел в семье, кг	Выделено воска, г	
	в среднем на семью пчел	в среднем на 1 кг пчел
0,5	262,4	525,8
1	412,9	412,9
2	893,3	446,6
3	1046,4	348,9
4	1323,3	330,8

Сильная семья в течение весенне-летнего сезона без особого напряжения может выделить и использовать для строительства сотов 2 кг воска и более. Поэтому период восковыделения пчеловоды должны использовать целиком для отстройки сотов и накопления воска на пасеке.

Н. М. Комаров (1937) считал, что восковыделение пчел возрастает пропорционально силе семьи только лишь до 2 кг. При дальнейшем росте семьи (до 5 кг) оно нарастает, но медленно; с увеличением силы семьи свыше 5 кг нарастание восковыделения прекращается.

Кроме того, установлено, что количество воска, выделенного за один и тот же промежуток времени, пропорционально количеству молодых пчел в семьях (рис. 52).

Более тесная функциональная зависимость между количеством молодых пчел в семье и восковыделением проявляется вследствие того, что именно молодые пчелы с 12-го по 18-й день жизни выделяют наибольшее количество воска.

Восковыделение и выращивание расплода. Период, в течение которого пчелы выделяют основное количество воска, совпадает со временем выращивания расплода. В связи с этим возникает вопрос: какова взаимосвязь между восковыделением пчел и выкармливанием ими личинок?

Зависимость восковыделения от выращивания расплода была впервые обнаружена академиком Н. М. Кулагиным (1919). Он обратил

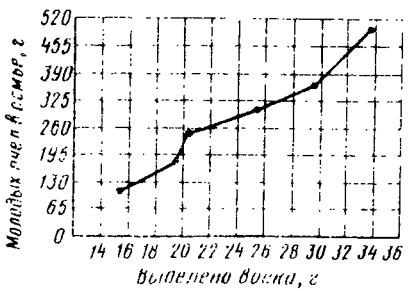


Рис. 52. Зависимость восковыделения от количества молодых пчел в семье (по Г. Ф. Таранову, 1961)

внимание на то, что воск пчелы всегда выделяют в зависимости от развития семьи. Позже стало известно, что наиболее развиты гипофарингеальные железы у молодых пчел в возрасте 9–12 дней, которые заняты воспитанием расплода. Кроме того, имеется полное соответствие степени развития желез с количеством расплода в семье пчел. У большей части старых летных пчел в возрасте 20 дней и старше гипофарингеальные железы по своему морфологическому и гистологическому строению сходны с железами 1-дневных пчел. Гистологическими исследованиями установлено, что у одних и тех же рабочих пчел гипофарингеальные и восковыделительные железы бывают одновременно хорошо развиты и интенсивно выделяют секрет. Следовательно, молодые рабочие пчелы могут принимать участие и в строительстве сотов, и в выращивании расплода. В какой же взаимосвязи находятся обе эти функции? Не тормозит ли усиленная работа по восковыделению работу по кормлению личинок?

Для выяснения этих вопросов были поставлены специальные опыты (Г. Ф. Таранов, 1936). Были сформированы семьи из молодых пчел с плодными матками (по 1 кг). Пчелиные семьи были помещены в такие условия, при которых пчелы одной из семей могли выполнять главным образом функцию по строительству сотов, пчелы другой семьи, наоборот, совершенно не могли строить соты, но у нее были все условия для кормления личинок. Наконец, пчелы третьей семьи могли одновременно и строить, и кормить личинок. Все семьи получали одинаковое количество 60%-ного раствора меда и сотов с пергой.

Исследования показали, что от семей, одновременно кормивших личинок и выделявших воск, получено воска примерно столько же, сколько от семей, только выделявших воск. Не установлено различий и в количестве выкормленного расплода пчелами, занимавшимися исключительно выращиванием расплода.

Следовательно, наиболее полно проявляется у пчел способность к восковыделению и кормлению личинок в тех случаях, когда они одновременно выполняют обе эти функции.

Установлено, что наиболее сильное восковыделение приходится на время максимального кормления личинок. Уменьшение количества выкармливаемых личинок всегда приводит к уменьшению восковыделения в семьях. Прекращение выкармливания личинок вызывает и остановку восковыделения.

В пчелиной семье как целостной взаимосвязанной биологической системе не существует постоянной группы молодых пчел, занятых исключительно выделением воска и строительством сотов.

М. Линдауэр (1953), наблюдая за поведением пчел в небольших семейках, установил, что пчелы одного и того же возраста выполняют одновременно различные работы по уходу за гнездом и расплодом, в частности, совмещая кормление личинок разного возраста с постройкой сотов. У пчел, совмещающих выкармливание расплода и строитель-

ство сотов, наиболее развиты клетки гипофарингеальных и восковыделительных желез. Пчелы, работающие на строящемся соте, беспрерывно меняются.

Наблюдения за пчелами, помеченными краской на строящемся соте, показали, что до 73% из них в последующем оказываются на сотах с расплодом (В. П. Лебедева, 1985). По данным Г. Ф. Таранова (1936), из пчел, помеченных краской на строящемся соте, на следующий день оставались и продолжали выполнять ту же функцию лишь 3–5% пчел.

Отмеченное убедительно доказывает, что молодые пчелы выполняют в одно и то же время работы и по кормлению личинок, и по строительству сотов. Чем больше пчела кормит личинок и лучше питается, тем обильнее она выделяет воск. Она затем или сама непосредственно участвует в строительстве сота, или передает образовавшиеся у нее восковые пластинки другим пчелам-строительницам, а сама вновь возвращается к кормлению личинок. Известно, что среди пчел, строящих соты, всегда имеются от 23 до 43% пчел, которые сами не имеют восковых пластинок.

Влияние матки на выделение воска. Выделяют воск и строят соты только пчелы из семей с матками. Пчелы из семей, лишившихся маток, прекращают выделение воска и строительство сотов. Кроме того, для интенсивного восковыделения пчелами матка должна свободно перемещаться среди пчел и обязательно откладывать яйца. Наличие в семье разновозрастного расплода повышает выход воска в среднем на 39%. При отсутствии открытого расплода и маточников, но при обильном кормлении пчелы строят главным образом трутневые ячейки. Экспериментально установлено (Даршен, 1958), что наличие плодной матки в семье тормозит отстройку трутневых ячеек.

Изоляция матки от пчел (в клеточку) приводит к снижению восковыделения и отстройке сотов в среднем на 30%. Работами В. Г. Генриха (1958) установлено, что пчелы со своей маткой выделяют воск и строят соты более интенсивно.

На восковыделение пчел заметное влияние оказывает возраст маток. По данным Л. И. Перепеловой (1935), пчелы семей с молодыми сеголетними матками выделяли воска на 18% больше, чем семьи с зимовалыми матками. Пчелы с молодыми матками, как правило, строят соты только с пчелиными ячейками; чем старше матка в семье, тем больше пчелы строят трутневых ячеек.

Следовательно, для более полного использования восковыделительной способности пчел в семье должны быть молодая яйцекладущая матка и расплод всех возрастов.

Пчелы не строят соты в семьях, готовящихся к роению. Однако после выхода роя пчелы обладают высокой восковыделительной способностью. Сильный полноценный рой с плодной маткой при благоприятной погоде и наличии устойчивого медосбора в течение 4–6 дней полностью отстраивает все гнездо заново (8–10 гнездовых рамок размером 435×300 мм).

С. Тейбор (1981) показал, что пчелы роя в 5—10 раз больше продуцируют воска, чем такое же количество пчел обычных семей. Роевые пчелы строят соты исключительно с пчелиными ячейками.

Задержка восковыделения в материнской семье и затем бурная реализация его в рое — это как бы приспособительная реакция, выработавшаяся в процессе эволюции пчелиной семьи. Это обусловлено тем, что рой состоит только из физиологически молодых пчел, обладающих исключительной способностью к выполнению любых работ, чего нет в семьях в другие периоды их жизни.

Зная высокую способность роевых пчел к восковыделению, пчеловоды обычно подсаживают их в ульи, подставляют исключительно рамки с вощиной, которые пчелы быстро и качественно отстраивают.

Зависимость восковыделения от наличия свободного пространства в гнезде. Тесная связь семьи с гнездом выработала у пчел мощный инстинкт отстройки гнезда при его отсутствии и восстановлении гнезда при полном или частичном разрушении. Без гнезда семья погибает. Установлено, чем больше нарушена целостность гнезда, тем больше пчелы выделяют воска и быстрее его восстанавливают. При отсутствии гнезда пчелы продуцируют воска в 2,3 раза больше, чем пчелы, имеющие частичное его нарушение.

На восковыделение и скорость отстройки сотов пчелами сильное влияние оказывает место нарушения целостности гнезда. Так, при подрезке сотов сверху (где наиболее благоприятные условия для выращивания расплода) пчелы увеличивали восковыделение в среднем на 50,7% по сравнению с подрезкой сотов снизу.

Следовательно, для полного использования восковыделительной способности пчел необходимо в гнезде семьи создавать свободные пространства, чтобы привлечь к строительству большее количество молодых пчел, способных выделять воск.

Как только наступят благоприятные условия для строительства сотов (теплая погода, достаточно сильные семьи с большим количеством молодых пчел, наличие медосбора и обилие пыльцы в природе), в середину гнезда подставляют рамки с вощиной, причем размещают их между сотами с расплодом (здесь пчелы их значительно быстрее и качественнее отстраивают). Необходимо учитывать при этом, что образование свободных мест не должно уменьшать площади готовых сотов для расплода и нарушать микроклимат жилища.

Затраты кормов на выделение воска. В литературе приводятся самые разнообразные и противоречивые данные о затратах меда на производство воска. Так, в брошюре Н. М. Кулагина (1919) „Современное состояние вопроса о русском воске" приводятся сводные данные отечественных и зарубежных исследователей о затратах меда на восковыделение, которые составляют от 1 до 30 кг меда на 1 кг воска. В более поздних работах Г. Ф. Таранова (1936), Токуда (1955) отмечается, что при благоприятных условиях на выделение 1 кг воска пчелы

расходуют 3,5–3,6 кг меда. Если пчелы выделяют воск и строят соты в процессе кормления личинок, то за счет потребления пыльцы расход меда уменьшается на 30–40%.

При неблагоприятных условиях (низкой температуре, отсутствии медосбора и недостатке пыльцы), напротив, расход меда возрастает в 4,5–5 раз.

Для запечатывания ячеек с расплодом пчелы используют преимущественно старый воск, отличающийся повышенной воздухопроницаемостью, а для запечатывания ячеек с медом – чистый, свежевыделенный воск, обладающий хорошей герметичностью.

СТАРЕНИЕ СОТОВ

Соты в процессе использования их пчелами подвергаются значительным изменениям. После каждой вышедшей пчелы в ячейке остается плотно приставший к ее стенкам и дну кокон и кал личинки. Светлые соты со временем приобретают коричневый, а затем и черный цвет. При этом изменяются толщина стенок ячеек, форма и объем ячейки (табл. 8). Отмеченные изменения характеризуют процесс старения сотов. Свежеотстроенный сот размером 435×300 мм весит около 140 г. Масса того же сота увеличивается в 2 раза после вывода в нем 6 поколений, в 3 раза – после вывода 17 поколений.

8. Состояние сота в зависимости от числа поколений пчел, выведенных в них

Число поколений	Цвет сота	Средний объем одной ячейки, $см^3$	Толщина донышка ячейки, мм	Диаметр ячейки, мм	Содержание воска в соте, % к массе нового сота
0–1	Светлый	0,282	0,22	5,42	100–86
2–5	Коричневый	0,269	0,40	5,26	60
6–10	Темный, но с просвечивающимися донышками ячеек	0,255	0,73	5,24	49
13–15	Черный, непросвечивающийся	0,249	1,08	5,21	46
20	Совсем черный, затвердевший	0,248	1,44	5,21	45

В течение года в соте выводится в среднем 4–6 поколений пчел. Таким образом, уже через 2–3 года ячейки достигают наименьшего объема, который пчелы допускают. Соты с такими ячейками удаляют из гнезда и заменяют новыми. Замена старых сотов молодыми (свежеотстроенными) высвобождает значительное количество молодых пчел от работ по очистке ячеек.

По мере старения сот становится крепче и „теплее". Коэффициент теплопроводности падает на 76,7% (с 5,61 – у светлого до 1,31 – у темного сота).

Соты магазинных надставок при длительном (в течение 8–10 лет) употреблении несколько темнеют (становятся сероватыми), но все еще остаются пригодными для использования и содержат почти 100% воска.

Величина ячейки оказывает значительное влияние на массу нарождающихся пчел. Пчелы, выведшиеся в ячейках старых сотов, имеют меньшую массу по сравнению с пчелами, выведшимися в тех же семьях, но в молодых сотах (табл. 9).

9. Масса пчел, развивавшихся в сотах разного возраста

Цвет сота	Количество поколений, выведшихся в соте	Средняя масса одной пчелы, мг	Умеиьшение массы пчелы, %
Светлый	0	123	0
Коричневый	1–2	120	2,4
Темный	10–12	118	3,7
Черный	25–26	106	13,1

Возраст сота влияет и на экстерьерные признаки пчел (табл. 10).

10. Влияние возраста сота на экстерьериые признаки пчел

Показатели	Новый сот	Старый сот
Длина хоботка, мм	5,09	5,04
Сумма ширины третьего и четвертого тергитов, мм	3,92	3,80
Длина правого переднего крыла, мм	7,64	7,49
Ширина крыла, мм	2,55	2,51
Число зацепок на правом крыле, шт.	21,8	20,9

Пчелы с меньшей массой хуже летают, приносят в улей меньше нектара, более мелкие обножки.

Кроме того, старые соты служат источником распространения инфекционных и инвазионных болезней. Например, в зараженных сотах споры американского гнильца остаются жизнеспособными в течение 35 лет, а споры возбудителя нозематоза до 1,5–2 лет.

Качество сота, его возраст оказывают сильное влияние на скорость кристаллизации кормовых запасов и зимовку. В темных сотах кормовые запасы быстрее кристаллизуются, что резко увеличивает количество опоношенных пчел, ослабление и гибель семей в зимовке.

ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 10

Цель работы. Изучить строение восковых зеркалец, ознакомиться с препаратами восковых желез.

Необходимое оборудование и материалы. Микроскопы МБС-1 и МБИ-1, ванночки, препаровальные иглы, пинцеты, предметные стекла, глицерин, салфетки, вода, коллекция постоянных препаратов восковых желез, макет пчелы, таблицы, пчелы, матки, трутни.

Методика проведения работы. Учащиеся получают задания расчленить на сегменты (тергиты и стерниты) брюшко рабочей пчелы, матки и трутня, а также рассмотреть под микроскопом все стерниты пчел, маток и трутней.

Для этого отделяют брюшко пчелы от грудного отдела и кладут на дно восковой ванночки тергитами вверх. Вводят в отверстие стебелька две иглы и, придерживая одной из них брюшную стороиу, другой отделяют друг от друга спинные полукольца от брюшных, проводя при этом иглой по месту их сочленения с одной и с другой стороны.

Стерниты промывают водой в восковой ванночке и очищают от мягких тканей, переносят их с помощью пинцета иа предметное стекло, затем с помощью пинцета и препаровальной иглы под микроскопом при 16-кратиом увеличении отделяют в последовательности, начиная с первого, все стерниты. Обращают внимание, что на двух первых стериитах нет восковых зеркалец, а на третьем, четвертом, пятом, шестом – есть. Восковые зеркальца – светлые участки хитина овальной формы (рис. 53). Учащиеся делают рисунки всех стернитов и отмечают на них восковые зеркальца.

Таким же способом отделяют стерниты матки и трутня. Сравнивают их со стернитами рабочей пчелы. Зарисовывают в тетрадях строение четвертого стериита матки и трутня рядом с рисунком стернитов рабочей пчелы.

Далее учащимся раздают постояиные препараты восковых желез пчел трех возрастов: 3–5-дневных, 12–18-дневных, старше 25 дней. Учащиеся рассматривают препараты под микроскопом. При этом определяют возраст пчелы по состоянию восковых желез.

Учащиеся делают в тетрадях рисунки восковых желез, показывая ход изменеиий их состояния в течение жизни рабочей пчелы.

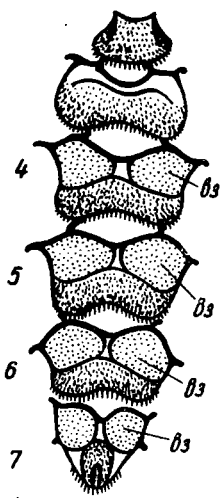


Рис. 53. Стерниты брюшка рабочей пчелы (иа 4, 5, 6, 7-м стернитах расположены восковые зеркальца – *вз*)

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 3

Цель занятия. Провести наблюдения за отстройкой рабочими пчелами сотов в рамках, оснащенных вощиной.

Необходимое оборудование и материалы. Пчелиные семьи, наблюдательные ульи, рамки гнездовые и магазинные с целыми листами вощины и с узкими полосками вощины, инвентарь для осмотра семей.

Методика проведения занятия. Занятие проводят на учебной пасеке.

За сутки до планового проведения занятия в семьи пчел помещают рамки с вощиной. Во время занятия проводят наблюдения за ходом отстройки сотов: отмечают скорость отстройки сотов в зависимости от места их размещения в гнезде; определяют процентное отношение отстроенных трутневых ячеек к числу рабочих ячеек. Отдельные рамки с зачатками сотов, которые пчелы строят без вощины, аккуратно вынимают из гнезд вместе с находящимися на них пчелами и помещают в наблюдательный улей. Отмечают, что при отстройке сотов рабочие пчелы соединяются в цепочки и висят на строящихся сотах в виде гирлянд.

Данные результатов учета и наблюдений заносят в тетрадь, делают основные выводы по работе.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Где расположены восковыделительные железы у рабочих пчел? 2. Какое количество восковых зеркалец имеет рабочая пчела? 3. В каком возрасте пчелы имеют максимально развитые восковыделительные железы? 4. Назовите основные факторы, влияющие на выделение воска и строительство сотов пчелами. 5. Как взаимосвязаны работы пчел по строительству сотов и выращиванию расплода? 6. Чем объяснить, что пчелы роя в 5–10 раз больше продуцируют воска, чем такое же количество пчел обычных семей? 7. Зависит ли скорость отстройки сота от места нарушения целостности гнезда? 8. Какое количество корма тратят пчелы на выделение 1 кг воска? 9. Расскажите о процессе старения сотов. 10. Как влияет размер ячеек сота на размеры тела рабочих пчел, маток, трутней?

ГЛАВА 15. РОСТ ПЧЕЛИНОЙ СЕМЬИ

К концу XIX в. уже сложились определенные представления о периодах роста пчелиных семей. В частности, было выяснено, что весной и в начале лета в них идет интенсивное увеличение расплода и наращивание живой массы пчел. Рост пчелиных семей приводит к тому, что ко времени главного медосбора они достигают максимальной силы.

Вышедшие из зимовки пчелиные семьи имеют по сравнению с периодом их максимального развития небольшое количество рабочих особей. Однако уже в это время начинается процесс обновления семьи и наращивания ее силы за счет расплода. Процесс весеннего роста семей начинается с откладки маткой яиц. Например, в условиях средней полосы России матки начинают яйцекладку к концу февраля, т. е. когда еще семьи находятся в зимовнике. Интенсивность яйцекладки 20–30 яиц в сутки. Появление первых молодых пчел наблюдается в середине марта и в очень небольшом количестве. Постепенная замена перезимовавших пчел молодыми происходит приблизительно в течение месяца.

Рост пчелиной семьи можно условно разделить на несколько периодов, отличающихся количеством пчел в семье и качественным их соста-

вом. Г. Ф. Таранов (1961) выделил три основных периода: смена перезимовавших пчел, интенсивный рост семьи и накопление резерва молодых пчел.

I период – смена перезимовавших пчел – как правило, продолжается 30–40 дней со дня выставки пчелиных семей из зимовника и начала интенсивной яйцекладки маткой. В значительной мере рост и развитие пчелиной семьи в этот период определяется плодовитостью матки. В свою очередь, продуктивность пчелиной матки в значительной мере зависит от таких факторов, как порода, размер семьи, количество пчел-кормилиц, температура воздуха, наличие свободных ячеек в семье, возраст матки и др. Так, у маток из сильных семей максимальная продуктивность наблюдается раньше по сравнению с матками из средних семей. Большую роль в плодовитости матки играет ее породная принадлежность. Наиболее высока она у итальянских и крайнских маток. В зависимости от совокупности всех этих факторов яйценоскость маток чрезвычайно варьирует от 200–800 яиц до 2000–3000 яиц в сутки.

Данные о наличии прямой связи между количеством пчел-кормилиц в семье и величиной яйценоскости маток указывают на наличие способности пчел регулировать яйценоскость матки в соответствии с числом пчел. Какой же механизм обеспечивает регуляцию яйценоскости матки?

Первые наблюдения за кладкой яиц маткой провел Губер (1791). Им же были описаны условия, в которых находится матка при яйцекладке.

Плодную матку в период кладки яиц всегда окружает свита – группа из 8–12 молодых пчел, которая располагается вокруг матки в виде эллипса и характеризуется особым поведением.

Все пчелы свиты находятся на расстоянии 5 мм от матки, обращены к ней головками.

Часть пчел из свиты кормят матку личиночным кормом, который является секретом гипофарингеальных желез. При кормлении матки рабочая пчела ведет себя иначе по сравнению с тем, когда она кормит рабочую пчелу. Кормя матку, она раздвигает мандибулы, немного выдвигает хоботок вперед и отрыгивает каплю корма, которая остается между мандибулами на тыльной стороне хоботка. Матка останавливается, вытягивает хоботок к одной из пчел свиты и получает от нее корм. Чем выше яйценоскость матки, тем чаще она останавливается для получения корма и тем дольше продолжается процесс кормления.

Матка откладывает яйца в любые подходящие ячейки в гнезде с расплодом. Это, как правило, ячейки любого сота, расположенного в пределах области расплода. Прежде чем отложить яйцо, матка усиками обследует донышко ячейки, а затем опускает туда брюшко. Откладывая яйца, матка ходит по соту в области расплода, засевая ячейку за ячейкой. Если матка уходит за пределы сота, уже освоенного пчелами-кормилицами, то свита вокруг нее не образуется, и она, не откладывая яйца, возвращается туда, где находятся пчелы-кормилицы. В резуль-

тате многократного прохождения матки по одному и тому же соту получается сплошной засев. Молодые матки, как правило, кладут яйца в каждую подготовленную пчелами пустую ячейку. Старые же матки пропускают много ячеек, получается так называемый решетчатый расплод. В этом случае необходимо матку заменить.

С появлением молодых пчел в семье изменяются соотношение между количеством расплода и числом взрослых пчел, качественный состав семьи, повышается способность пчел к выкормке расплода.

По данным Г. Ф. Таранова (1946), одной перезимовавшей пчелой выкармливается в среднем 1,12 личинки, 1 кг молодых пчел за 12 дней 15 440 личинок, или по 1286 личинок за сутки.

К определенному времени в семье создается и увеличивается избыток молодых пчел. Такое состояние семьи, как правило, бывает приурочено ко времени главного медосбора.

II период — период интенсивного роста, когда молодые пчелы семей массой около 1 кг усиленно выкармливают расплод. Чем больше пчел-кормилиц, тем больше выращенного расплода. Однако в семьях массой 1,2–1,4 кг наблюдается тенденция к уменьшению количества выращиваемого расплода на единицу массы пчел (табл. 11).

11. Количество выращенного расплода в семьях разной силы

Количество пчел в семье, г	Выкормлено личинок	
	ячеек	на 1 кг пчел
800–1000	900	1000
1001–1200	1157	1052
1201–1400	1272	980
1401–1600	1315	877
1601–1800	1415	832

Как видно из данных, приведенных в табл. 11, с увеличением силы семей возрастает и количество выращенного расплода.

Интенсивность выращивания расплода находится в прямой зависимости от количества пчел в семье. В сильных семьях пчелы менее загружены работой по выращиванию расплода, поэтому они имеют возможность эффективно использовать имеющийся медосбор и создать большие запасы меда по сравнению с семьями меньшей силы.

Объясняется это тем, что для выращивания расплода из яиц, отложенных одной маткой, необходимо 2,5–3 кг пчел, и только сильная семья имеет резервы для использования их на медосборе. Характерной особенностью сильной пчелиной семьи является то, что с наступлением главного медосбора часть ее молодых пчел начинает участвовать в сборе нектара и его переработке, минуя стадию, когда она участвует в выращивании расплода.

Для слабых семей характерна низкая продуктивность. Объясняется это не только тем, что слабые семьи более интенсивно выращивают расплод и усиливаются позднее, в результате чего не всегда могут хорошо использовать ранний медосбор, но и тем, что выращенные в них пчелы по качеству уступают пчелам из сильных семей (табл. 12).

12. Характеристика пчел среднерусской породы, выращенных в семьях разной силы

Показатели	Май		Июль	
	сильные	слабые	сильные	слабые
Масса пчелы, мг	113,0	101,3	117,7	111,3
Длина хоботка, мм	6,10	6,05	6,24	6,18
Расстояние между выступами третьего тергита, мм	4,86	4,73	4,89	4,88
Сумма длин третьего и четвертого тергитов, мм	4,77	4,62	4,76	4,74
Процент воды в теле пчелы	77,1	80,1	72,2	76,5

Какие же конкретно факторы предопределяют различия в качестве, т. е. в экстерьерных и интерьерных признаках рабочих пчел, выращенных в семьях различной силы? Это прежде всего уровень обеспеченности личинок кормом, температура и влажность гнезда.

Установлено, что количество корма в ячейках с личинками зависит от количества пчел в семье. В сильных семьях его всегда больше, чем в слабых.

Так, в весенний период в сильных семьях среднерусской породы в ячейках с 2,5–3-дневными личинками количество молочка составляло 5 мг против 3 мг в слабых семьях, а у серой горной кавказской – 8 мг и 6 мг соответственно. Сильные и слабые семьи обеих пород в августе больше откладывали корма в ячейки с личинками, чем в мае (соответственно 9 мг против 6 мг и 7 мг против 5 мг). Наиболее значительные различия между слабыми и сильными семьями в кормообеспеченности личинок наблюдались в августе у пчел среднерусской породы, что говорит о большом значении этого фактора для выращивания физиологически подготовленных к предстоящей зимовке пчел.

Одна из причин более обильного кормления личинок в сильных семьях – большее число пчел-кормилиц на одну личинку, чем в слабых семьях. Низкий уровень личиночного кормления в слабых семьях приводит к снижению массы и уменьшению размеров тела рабочих особей.

Необходимо наличие достаточных запасов меда в семье в весенне-летний период для интенсивного выращивания расплода. Только при высокой кормообеспеченности пчелиных семей в это время возможно вырастить достаточное количество высокопродуктивных пчел к началу главного медосбора. Поэтому в сильных и средних пчелиных семьях

нельзя допускать снижения запасов углеводных кормов ниже 8 кг. Нужно также иметь в семье не менее двух гнездовых рамок с пергой.

В целях повышения уровня кормления личинок и выращивания полноценных рабочих пчел для использования главного медосбора необходимо в предшествующий период подвозить пасеки к источникам поддерживающего медосбора, учитывая при этом эффективность их использования пчелами данной породы.

Если такой возможности нет, то при отсутствии медосбора благоприятные условия для кормления личинок и, следовательно, выращивания наиболее полноценных, высокопродуктивных пчел необходимо создавать путем скармливания им небольших доз сахарного сиропа (1 л воды на 1 кг сахара).

Крайне важное значение имеет обильное кормление личинок в конце активного сезона, так как оно необходимо для подготовки физиологически полноценных зимующих генераций пчел.

Существуют различия и в температурном режиме слабых и сильных семей. Наиболее значительны они в мае при внешней температуре 15–17°С. В этот период в сильных семьях температура примерно на 1°С выше. Пониженная температура в слабых семьях неблагоприятно влияет на ранние стадии развития медоносных пчел.

В августе наблюдается снижение температуры в гнездах сильных семей по сравнению со слабыми на 0,4–1°С. Вполне возможно, что снижение температуры в гнездах пчелиных семей в данное время играет положительную роль.

Г. Ф. Таранов (1961) выделяет в росте пчелиных семей массой до 2 кг второй период, для которого после смены перезимовавших пчел характерно выращивание расплода, прямо пропорциональное общему количеству пчел в семье. Если пчелиная популяция выходит из зимовки численностью 20 тыс. и более рабочих особей, то после смены перезимовавших пчел она вступает сразу же в III период роста и развития.

III период – накопление молодых пчел. Для этого периода характерны следующие процессы. По мере роста пчелиной семьи свыше 2 кг прямая пропорциональность между количеством пчел-кормилиц в семье и величиной яйценоскости маток, о которой говорилось на предыдущих страницах, нарушается. Семьи большого размера выращивают меньше расплода на единицу живой массы пчел. Количество личинок, приходящихся на одну пчелу, уменьшается. В результате в семье постепенно накапливается резерв молодых пчел, который не используется в семье для воспитания расплода. Это дает возможность семье накопить достаточное количество летных пчел для сбора необходимого количества нектара, пыльцы и воды.

Весной, в период роста пчелиной семьи, пока она небольшого размера численность ее популяции увеличивается быстро. Затем относительный рост семьи замедляется. Осуществляется это пчелами через яйце-

кладку матки, посредством ограничения ее кормления и площади засева при наступлении медосбора.

Чем слабее семья, тем больше она затрачивает энергии для поддержания тепла в гнезде при весенних похолоданиях. Рабочие пчелы при этом поедают больше корма и быстрее изнашиваются, а количество выращиваемого расплода уменьшается, что приводит к последующему снижению продуктивности пчелиной семьи. При резком похолодании пчелы подчас не в состоянии обогреть имеющийся расплод, и он погибает, а пчелиная семья ослабевает еще больше.

Необходимо также помнить, что при выращивании пчел в оптимальных условиях, т. е. в сильных семьях, они получают возможность наиболее полно проявить свои ценные наследственные качества. Поэтому эффективность селекционной работы в пчеловодстве в значительной мере зависит от силы семей.

Таким образом, необходимо в течение всего сезона заботиться о повышении силы пчелиных семей, а затем обеспечить для них благополучную зимовку, иначе они ослабнут и весной не смогут нормально развиваться и своевременно подготовиться к медосбору.

Если при первом весеннем осмотре будут выявлены слабые семьи, то их можно исправить с помощью молодых плодовитых маток, обильных запасов углеводных и белковых кормов, тщательного утепления гнезд и нарастить достаточные резервы летных пчел для успешного использования главного медосбора.

Усилить слабые семьи в весенне-летний период можно и путем подстановки в их гнезда сотов с запечатанным расплодом из сильных семей, а в крайнем случае – и путем объединения слабых семей друг с другом.

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 4

Цель занятия. Провести наблюдения за весенним очистительным облетом рабочих пчел, учесть изменения возрастного состава, количества пчел и расплода в семье, определить плодовитость маток.

Необходимое оборудование и материалы. Пчелиные семьи, весы ВТЦ-10, инвентарь, необходимый для осмотра пчелиных семей, металлическая воронка, фанерный ящик, рамка-сетка.

Методика проведения занятия. Занятие проводится на учебной пасеке. Учащиеся наблюдают за поведением пчелиных особей в момент весеннего очистительного облета. При этом фиксируется температура воздуха, при которой пчелы вылетают на очистительный облет, его продолжительность. Затем определяют силу пчелиной семьи (количество пчел в семье) двумя способами.

Первый способ. Подсчитывают улочки, заполненные пчелами. Для этого рано утром или поздно вечером, когда все пчелы находятся в улье, необходимо приподнять холстик и подсчитать то количество улочек, которое плотно занято пчелами.

Второй способ. Определение живой массы. Для этого вечером после окончания лёта пчел из семей, силу которых необходимо учесть, стряхивают через воронку в фанерный ящик. Затем ящик закрывают металлической сеткой и взвешивают на весах типа ВТЦ-10 с точностью до 5 г. Массу пчел определяют по разности между массой пустого ящика и вместе с пчелами.

Количество расплода в семье определяют с помощью рамки-сетки, каждый квадрат которой (размер квадрата 5 × 5 см) вмещает 100 ячеек.

Суточная плодовитость матки определяется путем подсчета количества яиц, имеющихся в гнезде пчелиной семьи, и дальнейшего деления этого количества на 3, так как известно, что стадия яйца продолжается 3 дня. Можно также определить средиесуточную яйценоскость матки путем деления общего числа печатного расплода на 12, так как известно, что развитие рабочей особи в запечатанных ячейках продолжается 12 дней.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Какие изменения в составе пчелиной семьи происходят весной? 2. Когда начинается откладка яиц маткой? 3. Какие периоды характерны для развития пчелиной семьи? 4. Какие условия необходимы для нормального развития рабочих особей? 5. Дайте характеристику качества пчел, выращенных в слабых и сильных семьях.

ГЛАВА 16. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МЕДОСБОРА. ОПЫЛЕНИЕ РАСТЕНИЙ ПЧЕЛАМИ

Одна из основных особенностей общественного образа жизни медоносных пчел — совместная систематическая заготовка корма для всех членов семьи. Пчелы собирают нектар и пыльцу постоянно в течение всего периода, когда условия погоды благоприятны для выделения растениями нектара и лета пчел. Запасы корма в улье во многом определяют жизнеспособность семьи. Бо́льшую часть активного сезона собираемые нектар и пыльца расходуются на текущее питание самих пчел и расплода. Основные же запасы корма пчелы собирают за сравнительно короткий промежуток времени (июнь—июль), когда цветут интенсивно выделяющие нектар медоносы. В период массового цветения высокопродуктивных медоносов пчелы наиболее интенсивно работают на сборе корма. В другие периоды интенсивность лёта пчел в 2—3 раза слабее, а иногда составляет лишь пятую часть от максимального уровня.

Процесс эволюционного развития семьи медоносных пчел как целостной взаимосвязанной биологической системы шел под воздействием двух основных факторов — максимального накопления кормовых запасов летом в сравнительно короткий период цветения основных медоносов и наиболее экономного расходования собранных запасов в период отсутствия их в природе. Под воздействием этих факторов формировались основные особенности семьи, обеспечивающие наиболее эффективное использование главного медосбора.

Крайне важно знать, посредством каких механизмов семья реализует свои возможности по сбору большого количества меда и каковы основные факторы, при которых эта работа проявляется наиболее эффективно.

ЛЕТНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ПЧЕЛ

Летная деятельность пчел в семье протекает в определенной последовательности и зависит от физиологического состояния внутренних

органов пчелы, биологического состояния самой семьи и внешних факторов (наличия медосбора, его силы и продолжительности, температуры окружающей среды и т. д.).

В активный летний период рабочих пчел семьи можно разделить на две большие группы: ульевых (нелетных) и полевых (летных). Ульевые молодые пчелы преимущественно чистят ячейки, в которых вывелись сами, кормят личинок старшего, а затем младшего возраста, выделяют воск, выполняют функции приемщиц нектара и т. д. В этот период жизни пчелы вылетают из улья только для освобождения кишечника от экскрементов и запоминания места положения своего жилища и летка. Во вторую половину жизни пчелы переходят к сбору нектара и пыльцы с цветков растений.

При переходе к летной работе в организме пчел происходят глубокие физиологические изменения, обусловливающие их подготовленность к выполнению этой функции и обеспечивающие более эффективную работу по сбору нектара и пыльцы. Значительно снижается живая масса пчел (на 26%). Это повышает удельное значение ее мышц и „грузоподъемность". Вследствие резкого сокращения объема средней кишки (в среднем на 63%) высвобождается место для увеличения медового зобика при наполнении нектаром.

Впервые пчелы вылетают для сбора корма в возрасте 10–28 дней, хотя чаще всего на 14–21-й день жизни. Вместе с тем учеными установлено, что возраст, в котором пчела приступает к выполнению функций по сбору корма, зависит от состояния семьи, гнезда и наличия медосбора в природе. В сильной семье при наличии обильного медосбора пчелы вылетают за нектаром с 5-го дня жизни, не принимая участия в работах по кормлению личинок и других внутриульевых работах.

В ясные солнечные дни лёт пчел начинается при температуре 12–14°С, усиливается с повышением ее почти до 38°С, после чего активность заметно снижается.

Начало массового лета пчел в утренние часы зависит от температуры воздуха в ночное и утреннее время. После теплой ночи лет начинается раньше, чем после холодной, так как пчел привлекает нектар, накопившийся в цветках за ночь. В наиболее жаркие часы дня лет пчел значительно снижается или даже совсем прекращается. В это время, как правило, нектарники цветков почти не продуцируют нектара или же он при высоких температурах очень быстро подсыхает и становится недоступен пчелам. При сборе нектара с растений, продуцирующих больше нектара в вечернее время, пчелы могут ночевать в поле на цветках, а возвращаться в улей утром, когда прогреется воздух.

Оптимальная температура для лета пчел по сбору корма от 17 до 32°С. У пчел летней генерации летная активность при 32°С в 2 раза выше, чем при температуре наружного воздуха в 21°С. Зимние пчелы проявляют летную активность при более низких температурах по сравнению с летними пчелами. Повышенная активность лета пчел при 35°С

и выше обусловлена уже необходимостью срочной доставки воды в улей.

Оптимальная влажность воздуха для лета пчел при температуре 20–25°С от 20 до 60%.

На интенсивность летной деятельности оказывает влияние и скорость ветра. При скорости ветра выше 24 км/ч лет пчел прекращается.

Длительность и дальность полета пчел также зависят от множества факторов.

По данным Эккерта (1955), больше всего пчел семьи летает для сбора корма на расстояние 0,75 км от пасеки на юго-запад, запад и северо-запад. Отдельные пчелы были обнаружены и на расстоянии 3,4–4,2 км от пасеки.

По данным того же автора, в бесплодной пустыне пчела может лететь к кормушке с сиропом за 14 км. Фришу (1955) удалось приучить пчел летать за кормом на расстояние до 6 км. Максимальное расстояние, которое преодолевается пчелами в природе, известное в отечественной литературе, 13 600 м (Залесский, 1957).

Н. Е. Гари (1981) привел данные о том, что средний возраст пчел, собирающих нектар и пыльцу, на всех расстояниях от источника медосбора был равен 23,8 дня, а среднее расстояние, которое пчелы пролетали за кормом, составило 279,6 м. Возраст пчел не оказал влияния на дальность полета.

Длительность полета пчел по сбору корма колеблется от 15 до 103 мин. В зависимости от уровня медосбора и расстояния от источника до улья продолжительность полета составляет 10–60 мин при сборе нектара и 6–30 мин при сборе пыльцы.

Пчела-сборщица находится в поле в среднем 1 ч 2 мин, а в улье около 15 мин. В среднем за день пчела делает 8–10 вылетов, принося каждый раз по 30–40 мг нектара или 10–15 мг пыльцы.

Из сильной семьи, насчитывающей 60–70 тыс. пчел, в период обильного главного медосбора с липы ежедневно может вылетать на сбор нектара до 45 тыс. пчел. Совершая 10 вылетов за день, они могут собрать 13–15 кг нектара.

Скорость полета пчел зависит от их качества, загруженности нектаром и пыльцой, рельефа местности, высоты полета, метеорологических факторов (табл. 13).

13. Скорость полета пчел в 100 м от пасеки (по И. А. Левченко, 1962)

Направление полета	Процент пчел, летающих с различной скоростью, км/ч						Средняя скорость, км/ч
	7,2–14,4	14,4–21,6	21,6–28,8	28,8–36,0	36,0–43,2	43,2–50,4	
Из улья к месту медосбора	–	16	35	31	16	3	28,7
С нагрузкой в улей	8	20	40	18	11	3	24,3

При полетах тратится много энергии, которая восполняется обычно углеводистыми кормами, в частности, глюкозой, содержащейся в гемолимфе пчелы (2,6%).

При полете пчелы потребляется в 1 ч 10 мг глюкозы (12–13 мг меда), т. е. расходуется 2400 калорий на 1 г мускулатуры. Полет в пределах 0,750 км оказывается наиболее экономичным. При падении уровня глюкозы в гемолимфе ниже 1% пчела не может лететь (Н. А. Даде, 1962).

Расход корма на летную деятельность средней по силе пчелиной семьи в течение сезона составляет 28–30 кг, а на жизнь и работу пчел внутри улья – 48–52 кг за год.

Количество нектара, приносимого пчелой за один полет, зависит от наполненности медового зобика. На наполненность медового зобика влияют возраст и качество пчел, температура внешней среды, концентрация сахара в нектаре, его количество и другие факторы.

Между массой пчел разных семей, нагрузкой медового зобика и продуктивностью установлена теснейшая взаимосвязь:

Масса одной пчелы, мг	Продуктивность семьи, кг
от 82 до 85	17,3
⩾ 86 ⩾ 90	20,4
⩾ 91 ⩾ 95	21,8
⩾ 96 ⩾ 100	24,4

Как видно, сбор меда семьями пчел возрастает по мере увеличения общей массы летных пчел, характеризующей степень развитости их мышц, крыльев и других органов.

Количество нектара, которое пчела может принести в улей за один полет, зависит и от удаленности источника нектара от улья (табл. 14).

14. Нагрузка медового зобика пчел в зависимости от расстояния до источника корма

Показатели	Расстояние от улья до кормушки, м					
	до 100	300	500-750	1000	2000	3000
Масса медового зобика:						
мг	58	48	33	28	23	18
%	100	82,8	57,1	48,3	39,6	31

Пчелы тратят 43% взятого корма на полет, если несут его даже с расстояния 0,5–0,75 км. С расстояния 3 км пчелы приносят лишь $^1/_3$ часть собранного корма. Поэтому для успешного сбора нектара весьма важно приближать пасеку к медоносным угодьям.

Нагрузка медового зобика зависит от концентрации сахара в нектаре. В нектаре, собираемом пчелами, содержится от 20 до 66% сахара.

Фриш (1955) выявил связь между концентрацией сахара в корме и степенью наполненности медового зобика. Так, при 17%-ной концентрации сахара пчелы в среднем набирали в зобики 42 мг, при 34%-ной – 55 мг, при 68%-ной – 61 мг. Концентрация сахара в нектаре влияет и на скорость забирания его пчелами. Установлено, что пчелы быстрее всего забирают сахарный сироп 50–60%-ной концентрации. Средняя скорость наполнения медового зобика нектаром при 70 цветках на ветке составляет примерно 0,9 мг/мин.

Установлено, что на нагрузку медового зобика значительное влияние оказывает масса содержимого прямой кишки. На сколько увеличивается масса содержимого прямой кишки, на столько уменьшается нагрузка медового зобика. После очистительного облета пчелы набирают в медовый зобик больше нектара.

ОТЫСКИВАНИЕ ИСТОЧНИКОВ КОРМА. МОБИЛИЗАЦИЯ ПЧЕЛ НА ЕГО СБОР

Летные пчелы собирают и несут корм в улей ежедневно, когда стоит теплая погода и цветут медоносные растения. Вместе с тем не каждая пчела сама отыскивает цветки с нектаром и пыльцой. Пчелы могут долго не обращать никакого внимания на источник корма, который находится рядом с ульем. Однако стоит всего одной пчеле попробовать этот корм, к нему вскоре после ее возвращения в улей прилетают сотни и тысячи других пчел. Следовательно, пчелы в улье могут оповещать друг друга о найденном источнике корма.

Еще в прошлом столетии были обнаружены и описаны особые сигнальные движения некоторых пчел на соте после возвращения в улей с медосбора. Именно этими своеобразными движениями оповещаются другие пчелы семьи об обнаруженном источнике корма.

Огромный вклад в изучение сигнальных движений внес Фриш, которому за эти работы в 1973 г. была присуждена Нобелевская премия. Большинство отечественных и зарубежных ученых считают, что при помощи сигнальных движений пчелы указывают расстояние до источника корма и направление к месту медосбора (Фриш, 1930; Линдауэр, 1960; М. Е. Лобашев, 1962; Н. Г. Лопатина, 1971; И. А. Левченко, 1971; Е. К. Еськов, 1981, и др.).

В зависимости от траектории движения пчелы сигнальные движения условно разделяют на круговые и восьмерочные, или виляющие (рис. 54). Если расстояние от улья до источника корма не превышает 100 м, то пчела совершает круговые сигнальные движения: бежит по кругу сначала в одном направлении, затем резко поворачивается и бежит в противоположном направлении.

С увеличением расстояния до источника корма сигнальные движения пчелы меняются – линия их движения начинает все больше походить на приплюснутую сверху цифру 8. Совершив один полукруг, пчела про-

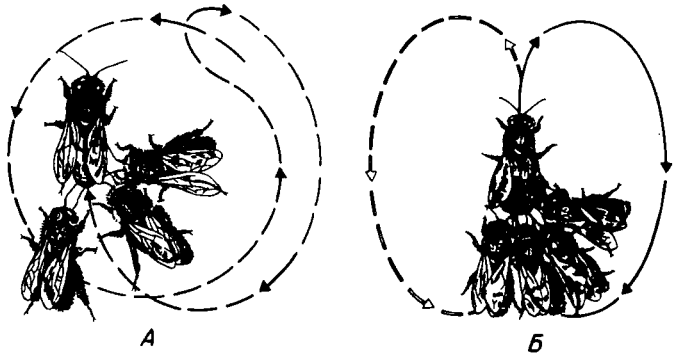


Рис. 54. Сигнальные движения пчел о расстоянии до источника корма:

А – круговые; *Б* – восьмерочные

ходит некоторое расстояние по прямой линии, возвращаясь к первоначальной точке, затем совершает второй полукруг в обратном направлении. Бег по полукругам совершается сравнительно спокойно, но во время прямого пробега пчела энергично виляет из стороны в сторону телом, особенно кончиком брюшка, из-за чего эти сигнальные движения и получили название виляющих.

Чем больше расстояние от улья до источника корма, тем пробег по прямой линии становится длиннее, петли крупнее, а число фигур, совершаемых в единицу времени, меньше. Кроме того, если прямолинейный пробег с вилянием брюшка направлен вертикально – снизу вверх, это говорит о том, что нужно лететь из улья к солнцу, а если сверху вниз – против солнца (рис. 55).

С. В. Пакова (1958) показала, что угол, под которым пчела совершает прямой пробег, во всех случаях очень близок к солнечному углу, т. е. угол, который образуется между двумя линиями: от улья к солнцу и от улья к месту размещения источника корма.

По сигнальным движениям можно определить расстояние до источника корма (табл. 15).

Интенсивность сигнальных движений зависит от изобилия корма. Если в одной из кормушек корм кончается, то мобилизующее влияние оказывает та группа, которая посещает богатый источник корма. Все группы пчел-сборщиц постоянно извещают друг друга о лучшем месте медосбора.

Установлено, что когда источник корма удален от улья более чем на 4,5–5 км, то возвращающиеся с него пчелы не совершают сигнальных движений, т. е. не оповещают пчел о его наличии.

Около пчелы, исполняющей сигнальные движения, всегда образуется свита, состоящая из 5–8 пчел. Образование свиты является без-

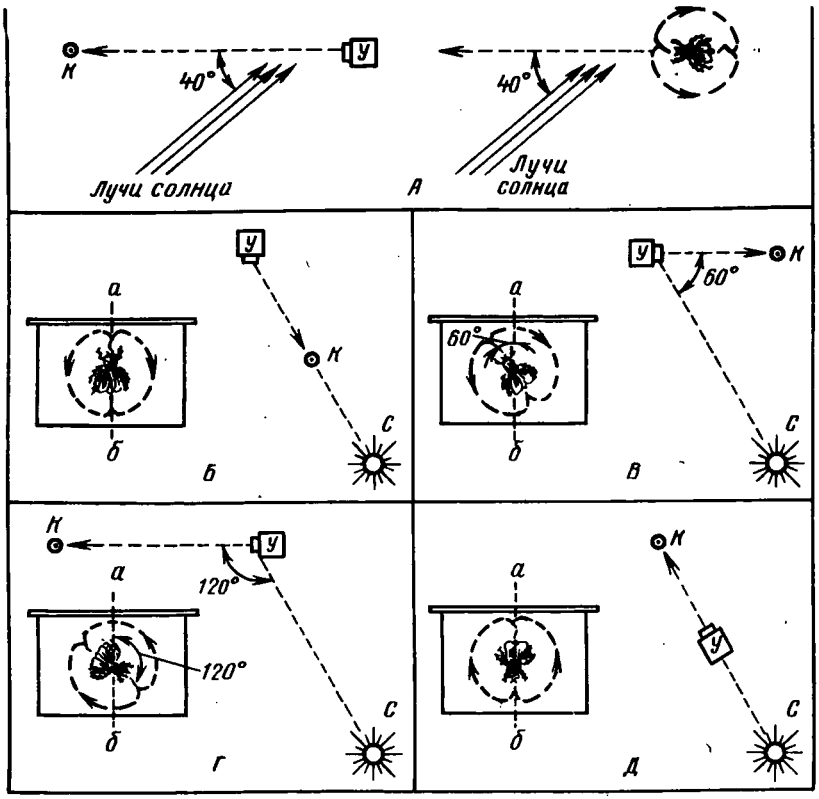


Рис. 55. Сигнальные движения пчел о направлении лёта к источнику корма: *А* – на горизонтальной поверхности прилетной доски; *Б, В, Г, Д* – на вертикальной поверхности сота; *К* – источник корма; *У* – улей; *С* – солнце; $a_{б}$–*б* – направление действия силы тяжести

15. Сигнализация пчел о расстоянии до источника корма (по данным И. А. Левчеяко)

Расстояние до источника корма, м	Среднее количество виляний в полном цикле сигнальных движений	Общая продолжительность всего цикла сигнальных движений, с	Продолжительность виляющего пробега, с
0	2,0	1,84	0,16
100	4,3	1,92	0,34
200	5,6	2,11	0,45
500	10,4	2,56	0,83
1000	18,9	3,15	1,51
2000	35,1	4,78	2,81

условной ответной реакцией на сигнальные движения сборщиц корма. Между расстоянием до места пищевого подкрепления и численностью свиты существует прямая корреляционная зависимость: с увеличением расстояния увеличивается и численность свиты.

Во время сигнальных движений разведчица передает пчелам свиты корм, с которым они получают информацию и о запахе принесенного нектара. Запах источника корма, посещаемого пчелами, может удерживаться на их теле в течение 1–2 дней. Восприятие запаха корма значительно повышает эффективность кормособирательной деятельности пчел. Запах используется в качестве локального ориентира как новичками, так и пчелами, занимающимися в течение длительного времени доставкой корма в улей.

Кроме того, установлено, что медоносные пчелы, подобно другим общественным насекомым, таким, как муравьи, термиты и тригоны, могут метить кормовой участок собственными пахучими выделениями. Пахучие вещества выделяют железы лапок, ротового аппарата и Насонова железа. Пахучие вещества выполняют роль пахучих меток. Замечено, что пчелы – сборщицы нектара маркируют феромоном Насоновой железы лишь лучшие участки медоносов. Цветки, не содержащие нектара, пчелы метят репеллентным веществом, которое, напротив, отпугивает других пчел.

И. Ф. Седин (1969) провел наблюдения за поведением пчел, собирающих пыльцу. Сигнальные движения пчел, обнаруживших наличие пыльцы в природе, существенно не отличаются от сигнальных движений, мобилизующих пчел на сбор нектара. Вместе с тем сигнальные движения пчел, собирающих пыльцу с цветков растений, исполняются менее энергично и менее продолжительное время. Совершает сигнальные движения только небольшая часть пчел, собирающих пыльцу. Подавляющее число пчел приносит обножку без сигнальных движений.

В настоящее время доказано, что запах (феромоны) расплода определяют активность пчел – сборщиц пыльцы. Пчелы семьи со своим неизолированным расплодом собирают пыльцы больше, чем семьи с чужим расплодом в изоляторе с двойной сеткой, исключающей доступ пчел-кормилиц к личинкам. Но пчелы этой последней семьи собирают пыльцы больше, чем пчелы семьи, вовсе не имеющей расплода.

Установлена прямая зависимость между количеством открытого расплода в семье и активностью пчел-сборщиц. При удалении расплода из гнезда активность вылетающих пчел за медосбором падает с 88 до 47%. При добавлении открытого расплода активность пчел-сборщиц возрастает.

Пчелы-кормилицы стимулируют сбор пыльцы пчелами-сборщицами. Описанное доказывает, что расплод выделяет особые феромоны, которые воспринимаются пчелами-сборщицами.

Стимулирует сбор пыльцы и ее недостаток в улье. Если давать пыльцу сверху гнезда в кормушках, принос ее извне сокращается.

Пчелы-сборщицы одновременно собирают пыльцу с растений 10–13 видов, пчелы – сборщицы нектара посещают одновременно растения 20–23 видов. Нектар и пыльцу пчелы собирают одновременно с растений 6–9 видов.

Установлено, что настройка отдельных пчел-сборщиц на новое местоположение источника корма осуществляется только через 40 мин.

ГРУППЫ ПЧЕЛ, УЧАСТВУЮЩИЕ В СБОРЕ И ПЕРЕРАБОТКЕ НЕКТАРА

Сбор нектара определяется работой трех групп пчел: разведчиц, сборщиц и приемщиц. Пчелы-разведчицы – это особо активные пчелы, которые ведут поиск корма и, найдя его, информируют об этом пчел-сборщиц на его использование. Пчелы-разведчицы получают импульс к работе вне улья, а пчелы-сборщицы – в улье.

Пока в цветках имеется нектар, пчелы-сборщицы и пчелы-разведчицы регулярно летают, собирают и приносят его в улей. После прекращения выделения нектара в цветках пчелы-сборщицы возвращаются в улей и сидят спокойно на сотах в ожидании нового сигнала о наличии корма. Пчелы-разведчицы продолжают усиленно летать, обследуя окружающую пасеку местность на предмет наличия или отсутствия нектара в цветках, его обилия и доступности, концентрации сахаров. Необходимость такого постоянного обследования местности заключается в том, что в природе нектар выделяется периодически в зависимости от метеорологических условий, времени суток и т. д. Такое поведение пчел-разведчиц позволяет своевременно и быстро переключить пчел-сборщиц на использование более продуктивного медосбора, что значительно повышает эффективность кормособирательной деятельности пчел семьи.

Кроме того, этот механизм обеспечивает значительную экономию корма. Если бы каждая пчела самостоятельно следила за появлением нектара в цветках, то они непроизводительно расходовали бы огромное количество корма. В действительности лишь небольшая группа пчел-разведчиц следит за состоянием медосбора и только с его появлением мобилизует основную массу пчел-сборщиц на сбор и принос в гнездо нектара.

В заготовке корма особенно при обильном медосборе большую роль играет третья группа – пчелы-приемщицы.

Принесенный нектар пчелы-сборщицы передают пчелам-приемщицам (выпуская его через хоботок), которые раскладывают его в ячейки сотов. Прежде чем сложить нектар в ячейку, пчела-приемщица сразу же приступает к его переработке.

Впервые Парк (1924) описал своеобразный процесс обработки пчелами свежепоступившего нектара. Пчела, получившая нектар, много раз выпускает на кончик хоботка и вновь втягивает в медовый зобик

капельку нектара. В результате к нему постоянно подмешивается секрет гипофарингеальных желез. Нектар обогащается ферментами, ускоряющими инверсию сахарозы.

Кроме того, для обеспечения более полной инверсии сахарозы ульевые пчелы-приемщицы многократно переносят созревающий нектар из одних ячеек в другие, вновь добавляют к нему секрет, содержащий фермент инвертазу.

Во время слабого медосбора пчела-сборщица быстро отдает нектар 3–5 пчелам-приемщицам, во время обильного – 10–12 приемщицам, затрачивая при этом больше времени (она дольше находится в улье). При значительной задержке с отдачей корма у пчел семьи возникают новые сигнальные движения – быстрые прямые пробеги с вилянием брюшка. Это сигнал к прекращению полетов за нектаром, несмотря на его изобилие в природе. Такая особенность поведения пчел имеет большое биологическое значение: пчелы-сборщицы приносят в гнездо такое количество нектара, которое в состоянии принять и переработать пчелы-приемщицы. Описанный механизм поведеиия пчел предотвращает закисание в гнезде принесенного нектара.

ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА ПРОДУКТИВНОСТЬ СЕМЬИ

Сила семьи. В сильной семье накапливается большое количество физиологически молодых пчел, которые эффективно используют существующий в природе медосбор. Установлено, что сильные семьи собирают в 3 раза больше меда, чем слабые. Так, в течение 2 недель семья массой 6 кг собрала меда на 50% больше, чем четыре семьи вместе (по 1,5 кг пчел каждая). Известно, что по мере увеличения массы семьи до 5 кг сбор меда повышается не только в целом на семью (вследствие большего количества пчел), но и на единицу живой массы пчел (вследствие качественно лучшего, более работоспособного состава семьи). При большем количестве пчел в семье (8–10 кг) ее продуктивность на 1 кг пчел уменьшается. Так, в расчете на 1 кг пчел продуктивность семей, имевших в среднем 4,4 кг пчел, была на 33% выше, чем у более слабых семей (массой 3,5 кг), но на 62% больше сравнительно с очень сильными семьями (массой 7 кг).

От силы семьи и уровня медосбора в природе во многом зависит количество пчел, работающих в поле (табл. 16).

При небольшом медосборе в поле вылетает немного пчел по отношению к общему их количеству в семье. Чем слабее семья, тем интенсивнее лёт пчел из них. Повышенный лёт пчел из слабых семей объясняется тем, что они на единицу живой массы пчел выращивают больше расплода. Обилие личинок вынуждает пчел чаще летать за кормом. По мере увеличения уровня медосбора в природе, когда добыча нектара идет легче и с меньшими затратами, число вылетаюших пчел из слабых

16. Количество летных пчел в семьях в зависимости от их силы

Количество пчел в семье, тыс.	Количество пчел, работающих в поле	
	тыс.	%
15	2,3	15
20	5,0	25
25	7,5	30
30	12,0	40
40	20,0	50
50	30,0	60
60	39,0	65

семей уменьшается, а в сильных – резко возрастает за счет резерва молодых бездеятельных пчел.

В сильных семьях на обильном медосборе работает в поле до 66% пчел общего их количества в семье, а в слабых – лишь 15–20%, т. е. в 3–4 раза меньше. Пчелы из сильных семей на главном медосборе приступают к сбору нектара и его переработке с 5-дневного возраста, минуя работы по выращиванию расплода. Дело в том, что при сильном медосборе пчелы в состоянии собрать в 3 раза больше меда и с меньшими затратами. Так, при среднесуточном уровне медосбора до 1 кг пчелы возвращаются в улей с нагрузкой медового зобика в среднем 7,1 мг, при медосборе от 1 до 2 кг – 15,5 мг, а с увеличением уровня медосбора до 4 кг – до 28 мг. Таким образом, с увеличением количества нектара в природе эффективность работы в поле молодых пчел возрастает в 4 раза (табл. 17).

17. Влияние уровня медосбора на нагрузку медового зобика пчел-сборщиц (по Г. Ф. Таранову, 1961)

Уровень медосбора	Нагрузка медового зобика, мг		
	минимум	максимум	в среднем
Слабый (до 1 кг)	0	14,8	7,1
Средний (1–2 кг)	11,1	22,1	15,5
Сильный (3–4 кг)	16,7	38,6	28,2

Во время медосбора небольшая семья интенсивно растет, но мало собирает меда. По мере увеличения числа пчел интенсивность роста семьи во время медосбора уменьшается, а интенсивность сбора меда увеличивается. В период интенсивного медосбора ежесуточный отход пчел возрастает, и он лишь частично пополняется выходом молодых пчел. Поэтому к концу медосбора количество пчел в сильных семьях значительно уменьшается и тем больше, чем обильнее и продолжительнее медосбор. Средние по силе семьи остаются примерно на прежнем

уровне, а слабые семьи за тот же период усиливаются. Такие семьи к концу медосбора имеют много пчел, но мало меда.

Слабые семьи имеют низкую продуктивность не только из-за малого числа пчел и большого количества выращиваемого ими расплода (на 1 кг пчел) во время медосбора, но и из-за более низкого качества пчел. Так, пчелы из слабых семей набирают нектара в медовый зобик в 1,5–1,8 раза меньше, чем пчелы сильных семей. Продолжительность жизни пчел в слабых семьях из-за низкого их качества и большей нагрузки на каждую пчелу на 33% меньше, чем пчел сильных семей.

Таким образом, пчеловод должен помнить о том, что борьба за подготовку сильных пчелиных семей к главному медосбору имеет решающее значение для повышения медовой продукции пасеки.

Возрастной состав семьи. Для эффективного использования медосбора в семье должны быть не только летные пчелы, собирающие и приносящие нектар, но и молодые ульевые, которые принимают нектар, перерабатывают его в мед, складывают в соты и запечатывают восковыми крышечками. Группа молодых пчел должна быть достаточно велика, чтобы успеть переработать в мед весь приносимый нектар. Дело в том, что уровень медосбора в природе во многом определяет порядок сбора и переработки нектара. На слабом медосборе пчелы-сборщицы сами складывают в ячейки приносимый нектар. При обильном же медосборе в семье возникает особая группа молодых пчел – приемщиц нектара. При обработке нектара пчелы добавляют в него секрет гипофарингеальных желез, содержащий фермент инвертазу. Инвертирующая способность инвертазы у пчел – приемщиц нектара в 4–5 раз выше, чем у пчел-кормилиц. Между активностью фермента инвертазы у пчел и медопродуктивностью семьи существует взаимосвязь. По активности инвертазы у пчел перед медосбором можно судить о степени подготовленности их к использованию медосбора и прогнозировать медопродуктивность семей.

Активность инвертазы гипофарингеальных желез изменяется в течение сезона в довольно широком диапазоне (рис. 56). Максимальная активность наблюдается у пчел перед медосбором, а минимальная – в зимний период.

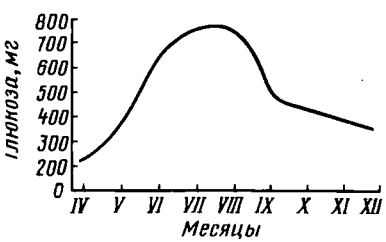


Рис. 56. Сезонная изменчивость активности инвертазы

Возраст пчел, в котором они приступают к сбору нектара и пыльцы, зависит от состояния семьи, ее гнезда и уровня медосбора в природе.

Для продуктивного использования медосбора в семье должно быть определенное соотношение между различными возрастными группами пчел. Любое нарушение этого соотношения ведет к уменьшению интенсивности работы пчел по сбору нектара и его переработке.

Матка и расплод. Наличие матки в семье оказывает сильное влияние на летную работу пчел по сбору нектара и его переработку. Присутствие матки — важное условие для эффективного использования медосбора пчелами. При отсутствии матки в семье значительно замедляются и затем вовсе прекращаются все основные ее функции: выделение воска и строительство сотов, выращивание личинок, сбор нектара, пыльцы и их переработка. С появлением в семье матки все функции семьи как целостной биологической системы возобновляются.

П. П. Цибульский (1975) проанализировал влияние матки и расплода на интенсивность использования медосбора пчелами. Он выделил четыре разнокачественных периода после отбора матки и до восстановления нормального состояния семьи (рис. 57). Первый период начинается с момента отбора матки и заканчивается закладкой маточников. В большинстве случаев пчелы начинают

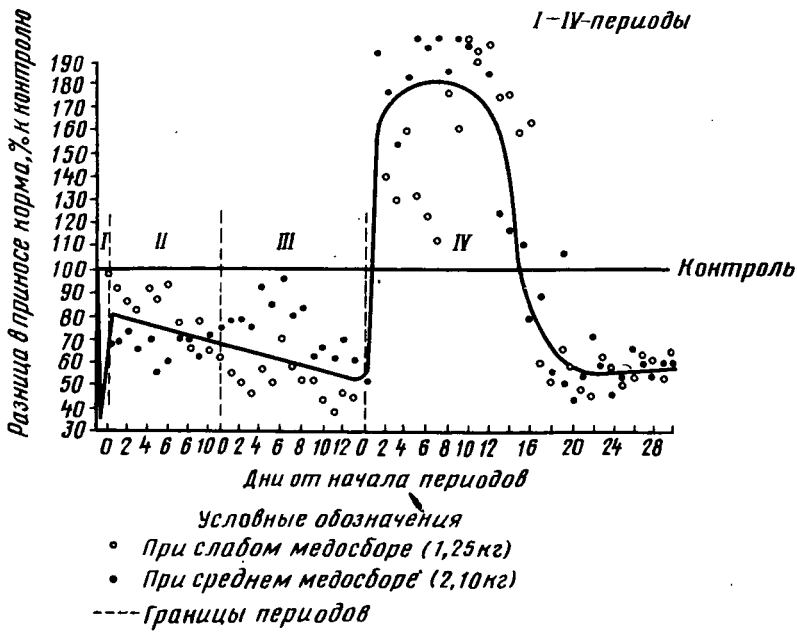


Рис. 57. Влияние отбора матки на привесы ульев по периодам (по П. П. Цибульскому, 1975)

закладывать маточники уже через 30 -50 мин после отбора матки. Этот период характеризуется резким снижением количества приносимого сахариого сиропа (в среднем на 64,6%).

Второй период наступает со времени закладки маточников и продолжается до выхода неплодной матки из маточника. Продолжительность периода 9 -12 дней. Сразу же после закладки маточников принос корма пчелами увеличивается, но никогда не достигает уровня приноса пчелами семей с матками. Период характеризуется постепенным снижением количества выращиваемого расплода, снижением активности лёта пчел по сбору корма. Принос корма пчелами в улей в этот период в среднем на 25,6% меньше, чем пчелами из семей с матками.

Третий период начинается с выхода неплодной матки из маточника и кончается откладкой яиц. Средняя продолжительность этого периода около 14 дней. К концу периода в гнезде, как правило, полиостью отсутствует расплод. Этот период также характеризуется постепенным сиижением работоспособности пчел по приносу корма в среднем иа 40%.

Четвертый период наступает со времени появления в семье яиц от молодой спарившейся матки. Пчелы на время появления яиц от молодой матки по своей активности напоминают рой после его обоснования на новом месте. Поэтому четвертый период характеризуется резким, скачкообразным увеличением приноса корма в улей (в среднем на 155,3%). Высокий уровень кормособирательной активности пчел отмечается лишь первые 12–18 дней, а затем также резко снижается и становится ниже уровня приноса корма пчелами из контрольных семей-аналогов.

Многолетними исследованиями установлено, что отсутствие плодных маток в семьях пчел во время главного медосбора приводит к снижению медопродуктивности в среднем на 41,5%. Замена плодной матки на зрелый маточник ускоряет возвращение семьи к нормальной работе. Пчелы без матки работают с уменьшенной интенсивностью 27 дней, а при замене зрелым маточником – 18 дней.

Во время главного медосбора не следует ни менять, ни отбирать маток. Смену маток целесообразнее осуществлять до наступления главного медосбора с тем, чтобы к его началу в семье уже была плодная матка.

Среди многих факторов, влияющих на медопродуктивность пчелиной семьи, важное место занимает возраст маток и их качество. Установлено, что семьи с молодыми матками (1-летними) собирают меда на 42,4%, а с 2-летними на 20,8% больше, чем семьи с 3-летними матками. Своевременная смена старых маток на молодых является обязательным технологическим приемом повышения силы и продуктивности пчелиных семей.

Между выращиванием расплода пчелами семей во время медосбора и продуктивностью существует сложная взаимосвязь.

Наличие в семье большого количества печатного расплода во время главного медосбора оказывает всегда положительное влияние на его использование, так как служит источником пополнения семьи молодыми пчелами на поддержание ее силы, не требуя значительных затрат корма и ухода со стороны пчел.

На коротком медосборе, когда его длительность не превышает 15 дней, по мере увеличения выращивания расплода семьями происходит значительное снижение их медопродуктивности. Между этими показателями установлена обратная корреляционная зависимость, т. е. чем больше пчелы выращивают расплода, тем меньше они собирают меда.

Отсутствие или значительное уменьшение расплода при продолжительном медосборе (25–30 дней) приводит к увеличению сбора меда семьями только в первые 12–14 дней. Затем семья ослабевает, так как не пополняется молодыми пчелами и не в состоянии эффективно использовать вторую половину медосбора.

Следовательно, для эффективного использования медосбора важно не только нарастить максимальное количество пчел к началу главного медосбора, но и вовремя ограничить кормление большого количества личинок, которые выйдут из ячеек уже после окончания медосбора. При коротком бурном медосборе необходимо ограничивать откладку яиц маткой в соты, предназначенные для меда. При длительном медосборе кладку яиц маткой следует ограничивать лишь во вторую его половину.

При ограничении кладки яиц маткой в период главного медосбора следует также учитывать биологические особенности использования медосбора пчелами различных пород.

Так, пчелы серой горной кавказской породы во время медосбора сами ограничивают откладку яиц маткой. Нектар размещают вначале в расплодной части гнезда – в ячейки, освободившиеся от расплода. Поэтому при использовании пчел данной породы не следует прибегать к специальным приемам ограничения кладки яиц.

Пчелы среднерусской и ряда других пород по мере созревания переносят мед в верхнюю часть сотов, охотно складывая его в магазинные надставки. При этом освобождаются ячейки для откладки яиц.

Нельзя прибегать к ограничению кладки яиц маткой, когда медосбор смещается на основной период наращивания пчел к зимовке. Ограничение яйцекладки матки в это время приводит к резкому ухудшению результатов зимовки.

Пустые соты. Уровень вентиляции гнезда. Для размещения и переработки принесенного нектара, а затем для складывания меда пчелам во время медосбора необходима дополнительная площадь. Известно, что пчелы первоначально заполняют нектаром большую площадь сотов по сравнению с площадью, которая понадобится для размещения зрелого меда. Если не предоставить пчелам дополнительную площадь для размещения всего приносимого нектара, то медосбор семей уменьшится до 40%. Во время медосбора пчеловод прежде всего должен заботиться о том, чтобы в ульях было достаточно места для складывания нектара.

Какова же потребность семей пчел в пустых сотах во время главного медосбора?

При небольшом медосборе (1,5–2 кг в день) семье для складывания нектара и меда будет достаточно одной магазинной надставки на 6–8 дней, т. е. до момента созревания, откачки или отбора меда. С повышением уровня медосбора (2,5–3 кг в день) потребность семьи в сотах возрастает и одной магазинной надставки им будет явно недостаточно.

При среднесуточных привесах контрольного улья по 4 кг в день необходимо ставить на семью одновременно две магазинные надставки (или один корпус), которые будут заполнены медом через 6 дней. В таких условиях через каждые 6 дней следует отбирать магазинные надставки, заполненные медом, и на их место ставить пустые.

Во время бурного, но короткого медосбора пчелы не смогут быстро отстроить соты. Если пчел семьи не снабдить заранее отстроенными пустыми сотами, то пасека может потерять много меда.

Доказано, что использование во время главного медосбора в магазинных надставках только рамок с вощиной снижает продуктивность семей в среднем на 40%.

Чтобы сильные семьи пчел могли полностью реализовать свои возможности по сбору и переработке нектара, они должны иметь не менее 24–30 высококачественных сотов на каждую семью.

По мере накопления медовых запасов в ульях инстинкт накопления пчелами кормовых запасов затухает. Пчеловод должен своевременно отбирать медовые соты из ульев. При своевременном отборе зрелого меда из ульев медосбор семей возрастает в среднем на 31%.

Во время главного медосбора всякий осмотр и беспокойство семей отвлекают пчел от сбора нектара и его переработки. Отбор медовых сотов со стряхиванием с них пчел особенно сильно нарушает нормальную работу семей. Поэтому отбирать мед лучше во второй половине или в конце дня. Установлено, что отбор меда в утренние и дневные часы снижает принос нектара пчелами на 5–12%.

Наличие пустых сотов в гнезде семьи в значительной степени стимулирует кормособирательный инстинкт пчел. Увеличение площади пустых сотов на время медосбора увеличивает количество собранного меда на 10–15%.

Т. Е. Риндерер (1984) показал, что увеличение количества пустых сотов приводит к увеличению в среднем на 32% числа пчел – сборщиц нектара и, напротив, снижает число пчел – сборщиц пыльцы в среднем на 17%.

Нектар, приносимый пчелами в улей, содержит много воды (в среднем 50%). Для усиления испарения влаги из нектара пчелы размещают его в наиболее теплых местах гнезда (вблизи расплода). Первоначально заполняют ячейки сота не более чем на $^1/_3$ их объема, одновременно пчелы снижают относительную влажность воздуха в гнезде и значительно усиливают его вентиляцию. Расчеты показывают, что для получения 1 кг меда пчелы выпаривают около 2 л воды. Так, при ежедневных привесах контрольного улья до 4 кг пчелы удаляют за сутки около 8 л воды. Кроме того, для предупреждения брожения (заки-

сания) свежеприносимого нектара пчелы должны удалять в первые сутки не менее 50% воды.

Удаление излишней влаги из нектара осуществляется за счет интенсивной вентиляции воздуха, что связано с огромнейшими энергетическими затратами со стороны пчел. Для значительного снижения этих затрат, ускорения сгущения нектара и увеличения продуктивности семьи необходимо усиливать вентиляцию гнезда на все время главного медосбора. Для этого полностью открывают нижние летки, а если этого недостаточно, то между дном и корпусом улья вставляют деревянные клинья. Отдельные пчеловоды при работе с многокорпусным ульем на период главного медосбора смещают корпуса относительно друг друга, не опасаясь пчелиного воровства.

Размещение пчелиных семей на период медосбора. Своевременная подготовка полноценных сильных пчелиных семей сама по себе не может обеспечить высокого медосбора, если не будет создан или подобран для пчел массив с растениями, обильно выделяющими нектар. Необходимо, чтобы каждая семья в радиусе продуктивного лета была обеспечена обильными медовыми ресурсами.

Важным, можно сказать, решающим фактором максимального производства меда наряду с высоким качеством пчелиных семей являются их многократные перевозки в течение весенне-летнего сезона от одних источников медосбора и опыляемых культур к другим.

На крупных пасеках и пчелофермах пчелиные семьи перевозят, как правило, не менее 3–4 раз за сезон, выбирая при этом наиболее удобные маршруты. В этих условиях пчеловоду необходимо детально изучить медосборные условия и регулировать численность пчелиных семей на пасеках в соответствии с запасами нектара на участке. Рекомендуется размещать на отдельных временных точках при слабом медосборе по 25 – 30 семей, при среднем – по 50–60, при сильном – по 70–100 семей. Без многократных перевозок нельзя обеспечить существенное повышение продуктивности пчелиных семей, производительности труда пчеловодов и высокой рентабельности этой отрасли сельскохозяйственного производства. Установлено, что доходы от ведения кочевого пчеловодства в 5 раз выше расходов, связанных с перевозкой пчелиных семей.

Чем дальше пчелы летят за нектаром, тем больше они потребляют корма во время полета и тем меньше приносят его в улей. В зависимости от удаленности пасеки от медоносов меняется и продуктивность семей:

Расстояние от пасеки до медоносов, км	Собрано меда на семью, кг
0,8	14,8
1,6	10,6
2,4	9,7
3,2	8,2
4,8	6,3
6,4	2,4

Наибольшая медопродуктивность бывает всегда у семей пчел, находящихся в непосредственной близости от источника нектара. Кроме того, чем менее благоприятные условия по медосбору, тем выше эти различия.

Так, в благоприятный по медосбору год семьи собирали по 75,5 кг меда с медоносов, находящихся около пасеки, и по 51,3 кг на расстоянии 1,2 км от источника нектара; в неблагоприятный по 29 и 4,7 кг соответственно.

Ульи с пчелиными семьями на время главного медосбора нельзя размещать ближе чем на 50–100 м от высоковольтных линий (электромагнитные поля раздражают пчел, делают их агрессивными и снижают сбор меда на 30–40%); около крупных транспортных артерий. Группы ульев (пасеки), передвижные платформы, состоящие из нескольких семей, не следует размещать ближе 100 м друг от друга, в противном случае часто наблюдается слет и блуждание пчел. В период главного медосбора выгоднее ставить ульи летком на восток. В этом случае, как показывают многолетние наблюдения, сбор меда повышается на 10–15% по сравнению с семьями, ульи которых были ориентированы летками на запад.

Роение. При подготовке к роению снижается, а затем и вовсе прекращается вся работа: семья не строит соты, у нее постепенно снижается лет за нектаром и пыльцой, резко сокращается выращивание расплода. В результате готовящиеся к роению семьи собирают почти в 2 раза меньше меда, чем равные им по силе, но нероящиеся семьи.

ОПЫЛЕНИЕ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ КУЛЬТУР

Роль пчел в опылении энтомофильных сельскохозяйственных культур. Пчелоопыление – один из важнейших резервов дальнейшего увеличения производства сельскохозяйственных продуктов. Опыление сельскохозяйственных культур пчелами значительно повышает их урожайность и улучшает товарные и вкусовые качества получаемой продукции. Плодовитость и мощность растений, выращенных из семян, полученных в результате перекрестного опыления, всегда значительно выше, чем у растений, выращенных из семян, полученных при самоопылении.

В нашей стране возделывается до 100 видов энтомофильных сельскохозяйственных культур на площади около 20 млн га. Расчеты показывают, что полноценное опыление пчелами энтомофильных культур обеспечивает ежегодную прибавку урожая в целом по стране на сумму около 3 млрд руб. Стоимость этой продукции в 10–12 раз превышает доходы от прямой продукции пчеловодства – меда и воска.

В связи с резким уменьшением в последние десятилетия численности дикой энтомофауны медоносные пчелы становятся основными опылителями энтомофильных растений.

Кроме того, в условиях интенсификации сельскохозяйственного производства, химизации и мелиорации земледелия, распашки и вовлечения в обработку новых земель роль диких насекомых-опылителей уменьшается и еще в большей степени повышается роль медоносных пчел. В этих условиях пчелоопыление становится совершенно обязательным и необходимым агротехническим приемом по возделыванию энтомофильных сельскохозяйственных культур.

Ведущая роль медоносных пчел как опылителей определяется еще и тем, что они круглый год живут большими семьями, насчитывающими до 80 тыс. рабочих особей. У шмелей, которые также ведут общественный образ жизни и являются лучшими опылителями клевера, гнездо осенью распадается. Перезимовывают у них только отдельные самки, а весной требуется значительное время для развития новой семьи.

В течение весенне-летнего периода пчелы способны собрать большое количество меда и пыльцы в запас. Для этого они посещают огромное число цветков, выполняя при этом большую опылительную работу. Пчелы из одной полноценной семьи способны посетить за день 40—50 млн цветков гречихи, подсолнечника и др.

Медоносных пчел можно планово размножать и перевозить туда, где они требуются; их легко защитить при обработке посевов и насаждений пестицидами.

Приспособления в цветковых растениях для перекрестного опыления. Цветковые растения и пчелы эволюционировали одновременно. Несомненно, что на эволюцию цветковых, какими мы их теперь знаем, большое влияние оказали пчелы. Установлено, что существование большинства цветковых растений (примерно 90% видов) невозможно без насекомых-опылителей, основными среди которых являются пчелы. Перекрестное опыление, т. е. перенос пыльцы с цветка одного растения на цветок другого растения того же вида, способствует выживанию и процветанию видов. В процессе эволюции у растений выработался целый ряд приспособлений, препятствующих самоопылению и обеспечивающих перекрестное опыление.

Одно из приспособлений, препятствующих самоопылению, – пространственное разделение мужских и женских генеративных органов (пестиков и тычинок). У двудомных растений это разделение ярко выражено: на одних растениях развиваются только мужские цветки с тычинками, а на других – только женские с пестиками (например, клубника, ива, конопля). У однодомных растений мужские и женские цветки развиваются на одном растении, но они однополые (они имеют или тычинки, или пестики, как, например, у огурца, тыквы, дуба). У растений с обоеполыми цветками выработался иной, более сложный механизм, препятствующий самоопылению. Например, у гречихи в цветках одних растений тычинки длинные, а пестик короткий, а в цветках других растений, наоборот, длинный пестик и короткие тычинки.

Такое явление получило название *гетеростилии,* или разностолбчатость. Кроме того, установлено, что в пыльниках коротких тычинок образуется более мелкая пыльца, которая в случае попадания на рыльце длинностолбчатого пестика не производит оплодотворения из-за короткой прорастающей пыльцевой трубочки, которая не достает завязи.

Другой путь, препятствующий самоопылению, неодновременное созревание мужских и женских генеративных органов в обоеполых цветках, или временное разделение. Отмеченное явление получило название *дихогамии.* Так, у одних растений значительно раньше созревает в цветке рыльце и опыление происходит пыльцой других цветков, до того как созреет собственная. Напротив, у других растений раньше созревают пыльники, чем рыльца. Созревшие пыльники лопаются, пыльца из них высыпается, но пестик не готов к ее приему. Ко времени созревания рылец пыльцы в цветке не остается и опыление происходит пыльцой других цветков.

Кроме того, в процессе эволюции высших растений выработалась физиологическая несовместимость к самоопылению. Известно, что у многих растений собственная пыльца, попав на рыльце пестика, совершенно не прорастает или прорастает значительно медленнее, чем пыльца другого цветка, следовательно, и не производит оплодотворения. Это явление называется *самобесплодностью* или *автостерильностью.*

Наконец, для перекрестного опыления с помощью насекомых у энтомофильных растений в процессе их эволюции выработался еще целый ряд специальных приспособлений: выделение нектара, приманивающего насекомых; образование тяжелой, менее сыпучей, чем у ветроопыляемых растений, пыльцы, служащей источником белка и жира для насекомых. Взаимозависимость между цветковыми растениями и пчелами как раз заключается в том, что благодаря опылению растение обеспечивает себе размножение и продолжение рода, а насекомые находят на цветущих растениях корм – источник своего существования.

Первичные приспособления для сбора нектара и пыльцы постепенно развивались и, в конце концов, превратились в высокоспециализированные органы рабочей пчелы. Весь организм пчелы стал подчинен сбору нектара и пыльцы. Цветки же растений и тело насекомых стали соответствовать по форме друг другу.

Так, очень замысловатый опылительный механизм имеют цветки шалфея лугового (рис. 58). Цветок этого растения двугубый и имеет две тычинки. Каждая тычинка напоминает собой неравноплечий рычаг. Длинный конец этого рычага расположен вдоль верхней губы цветка и заканчивается пыльниками. Короткий конец рычага несколько расширен и расположен на месте соединения обеих губ цветка таким образом, что преграждает вход насекомому внутрь цветка. Проникая за нектаром, насекомое должно оттолкнуть мешающее ему препятствие – короткие рычаги тычинок, что обеспечивает резкое движение тычинок вниз. Пыльники, ударяясь о спину насекомого, лопаются, и вся пыльца

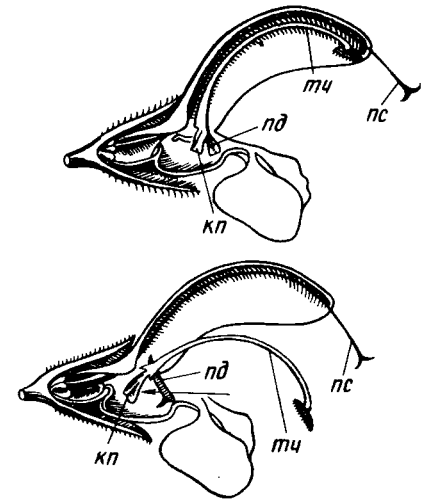


Рис. 58. Приспособление в цветке шалфея, обеспечивающее перекрестное опыление при помощи насекомых:

кп – короткое плечико тычинки, на которое давит насекомое при посещении цветка (стрелкой показано направление, в котором проникает пчела в цветок); *пд* – подпорки, на которых подвижно укреплены тычинки; *тч* – тычинка; *пс* – пестик

высыпается на тело последнего. Вслед за этим насекомое посещает другие цветки шалфея со зрелыми рыльцами пестика, свисающими с верхней губы. На рыльца попадает пыльца, прилипшая к спинке насекомого, – происходит опыление.

Английский исследователь Батлер (1980) отмечает тот факт, что многие наши цветы с их удивительным многообразием форм, аромата и окраски обязаны своим существованием пчелам.

Цветки энтомофильных растений, как правило, крупнее и заметнее, чем у ветроопыляемых растений. На фоне зелени пчелы их хорошо видят благодаря яркому венчику. Интересно, что цветки подавляющего большинства энтомофильных растений имеют такую окраску, которую легко отражают воспринимаемые насекомыми ультрафиолетовые лучи.

Установлено, что центральная часть цветка поглощает ультрафиолетовые лучи, а лепестки, напротив, их отражают. Как только пчела приближается к центральной части цветка, она сразу же наклоняет голову и выбрасывает хоботок. Реакция наклона головы и вытягивания хоботка на ультрафиолетовый узор цветка является врожденной и связана с поиском корма.

На привлечение насекомых определенное влияние оказывает аромат цветков. Запах цветка побуждает пчел более тщательно обследовать его и служит опознавательным знаком для сборщиц корма. Причем пчелы ориентируются по запаху лучше, чем по цвету. Установлено, что у растений, имеющих цветки без яркой окраски лепестков, например у липы и ряда других растений, всегда более интенсивное выделение эфирных масел, определяющих аромат цветков. Окраску и аромат

цветков следует рассматривать как своеобразную „рекламу" для привлечения насекомых-опылителей.

Взаимосвязь между ритмикой выделения растениями нектара и пыльцы и временем посещения их насекомыми. Предки современных пчел посещали без всякого разбора все доступные им виды растений, цветки которых были достаточно однообразными. Однако естественный отбор способствовал развитию отличительных признаков между цветками по цвету и интенсивности окраски, форме и аромату, а также периоду цветения. По мере увеличения разнообразия цветков насекомые стали специализироваться на сборе корма с цветков определенного вида. Насекомые постепенно научились различать отдельные цветки и запахи в зависимости от наличия корма в избранных растениях и пренебрегать другими. Некоторых современных пчел стали привлекать исключительно специфические запахи и цвета определенного вида растений. Кроме того, период цветения растений и появление взрослых особей отдельных насекомых, посещающих цветки, стали совпадать во времени.

У медоносных пчел не сложилось той тесной связи с определенными растениями, как у других насекомых. Пчелы собирают нектар и пыльцу с цветков растений разных видов. Установлено, что основные породы пчелы различаются между собой по отношению к цветкам различных видов растений (табл. 18).

18. Распределение пчел различных пород по цветкам растений различных видов (по Ш. О. Гасанову, 1966)

Вид растения	Породы пчел							
	итальянская		серая горная кавказская		крайнская		среднерусская	
	пчел, шт.	%	пчел, шт.	%	пчел, шт.	%	пчел, шт.	%
Гречиха	303	14,9	169	8,3	366	18,0	953	46,8
Пустырник	592	19,4	1057	34,6	361	11,8	584	19,1
Фацелия	197	22,6	329	37,8	125	14,4	119	13,7
Липа	40	12,4	25	7,8	48	14,9	142	44,1
Клевер белый	407	18,7	570	26,2	368	16,9	514	23,6
» красный	16	7,6	139	66,5	17	8,1	15	7,2
Сурепка	27	13,5	89	44,5	39	19,5	20	10,0

Из данных табл. 18 видно, что пчелы посещали цветки всех видов растений. Однако среднерусские пчелы отдавали предпочтение гречихе и липе; серые горные кавказские – красному и белому клеверу, сурепке, фацелии, пустырнику. У итальянских и крайнских пчел по сравнению с предыдущими породами флороспециализация выражена менее контрастно – они почти равномерно рассеивались по цветкам всех видов растений.

Известно, что нектарники цветков растений многих видов секретируют максимальное количество нектара лишь в определенное время. Такая же периодичность отмечается и в образовании пыльцы на цветках. Обладая хорошо развитым чувством времени, пчелы быстро привыкают к отмеченной периодичности и посещают цветки растений в те часы, когда они имеют обилие нектара и пыльцы. В другие часы пчелы летают на цветки других растений или же остаются в гнезде (при отсутствии корма в природе).

МЕДОНОСНАЯ ПЧЕЛА И ОКРУЖАЮЩАЯ СРЕДА

Все организмы составляют неотъемлемую часть той среды, в которой они обитают. Взаимоотношения между живыми существами со средой и их последствия изучаются наукой – *экологией.* Экология должна определять, что именно необходимо сделать для того, чтобы наша планета не превратилась в безжизненную пустыню. Как известно, охрана окружающей среды стала одной из важнейших проблем современности. Судьба пчеловодства на земном шаре зависит от того, в какой степени человечеству удастся восстановить экологическое равновесие в природе. Воздействие человека и его хозяйственной деятельности на организм, в том числе и на мир насекомых, составляет в настоящее время одну из самых мощных форм экологического воздействия.

Распашка и освоение под сельскохозяйственные культуры целинных земель, вырубка и раскорчевка с этой целью леса, осушение болот, орошение засушливых степей и пустынь, пастьба скота и многие другие проявления хозяйственной деятельности человека в сильнейшей степени изменяют состав фауны насекомых. Одни виды при этом полностью вытесняются и исчезают, другие, наоборот, получают особо благоприятные условия для размножения. Нарушение природных регулирующих механизмов часто приводит к массовому появлению нежелательных организмов, в том числе и вредных насекомых.

В результате хозяйственной деятельности человека произошли изменения в характере и распределении растительности на земном шаре, приведшие к ухудшению условий медосбора: замене одних видов медоносных растений другими; нарушению сроков цветения вновь появившихся медоносов по сравнению с теми, которые были распространены в данной местности раньше. Все это сказывается на продуктивности пчелиных семей. Чрезвычайный вред пчеловодству наносит применение инсектицидов.

В результате интенсивного развития промышленности на всех континентах земного шара происходят коренные изменения окружающей среды из-за загрязнения ее промышленными отходами. Это такие опасные вещества, как стронций-90, свинец, мышьяк, сера, фтор, канцерогенные вещества, которые, попадая в нектар и пыльцу наносят вред пчелам.

Пчеловодство может стать компромиссом между природой и человеком. Медоносные пчелы своей опылительной деятельностью способствуют сохранению и размножению многих цветущих растений, существование которых находится под угрозой.

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 5

Цель занятия. Провести наблюдения за поведением пчел из семей разной силы во время медосбора.

Необходимое оборудование и материалы. Пчелиные семьи, наблюдательные ульи, весы РП-150Ш, секундомеры, инвентарь, необходимый для осмотра пчелиных семей.

Методика проведения занятия. Занятие проводится на учебной пасеке.

Осматривают гнезда семей пчел разных пород, отмечают в тетрадях их силу и характер размещения нектара, меда и пыльцы в гнезде, учитывают количество печатного и открытого расплода.

В наблюдательных ульях следят за сигнальными движениями пчел. По характеру сигнальных движений учащиеся определяют направление и дальность полета пчел за кормом. Делают рисунки в тетрадях.

Подсчитывают интенсивность летной деятельности пчел в сильных и слабых семьях. Для этого одновременно в 3–5 сильных и слабых семьях определяют количество прилетевших пчел за 3 мин. Подсчет проводят 3 раза и находят затем среднее значение интенсивности лёта пчел из семей разной силы. Устанавливают количество пчел, прилетающих в семьи разной силой, с обножкой. Вечером, после окончания лёта пчел, у тех же семей определяют принос нектара за сутки.

Результат наблюдений заносят в таблицу.

Зависимость сбора корма от состояния семей

Показатели	Семьи	
	сильные	слабые
Количество пчел в семье, улочек		
Количество расплода, ячеек:		
всего		
открытого		
печатного		
Количество меда, кг		
Прилетало пчел за 3 мин		
Прилетало пчел за 3 мин в среднем на 1 улочку пчел		
Прилетало пчел за 3 мин с обножкой		
Среднесуточный принос нектара, кг		
Среднесуточный принос нектара в среднем на 1 улочку пчел, кг		

Учащиеся анализируют собранные данные и делают выводы о преимуществах сильных семей перед слабыми.

При всех наблюдениях за летной активностью пчел отмечают температуру наружного воздуха, относительную влажность, облачность, силу ветра.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Расскажите о летной деятельности пчел – осиовиом показателе жизнеспособности семьи. 2. Как пчелы отыскивают источник корма в природе? 3. Каким образом пчелы мобилизуют своих сестер в семье на сбор корма? 4. На что указывают сигнальные движения пчелы? 5. Как изменяется характер сигнальных движений с увеличением расстояния до источника корма? 7. Назовите основные факторы, влияющие на медопродуктивность семей. 6. Какие группы пчел принимают участие в сборе и переработке нектара? 8. Какова роль пчел в опылении сельскохозяйственных культур? 9. Назовите приспособления в цветковых растениях, способствующие их перекрестному опылению.

ГЛАВА 17. РОЕНИЕ

Для медоносных пчел характерны две формы размножения. В одном случае – это воспроизведение ее отдельных особей, что является необходимым для постоянного существования пчелиной семьи, но не является процессом размножения, ведущим к сохранению вида. В другом случае – вся пчелиная семья функционирует как единый репродуктивный орган. В результате от материнской семьи отделяется часть пчел со старой или молодой маткой и отправляется на поиски нового местообитания. Этот естественный процесс размножения пчелиных семей называется *роением*, а отделившаяся часть пчел – *роем*. В зависимости от наследственных свойств пчел, породы, качеств матки и условий жизни пчелиной семьи в разной степени проявляется их склонность к роению. Роение – наследственное свойство пчел. В естественных условиях роение поддерживает существование медоносных пчел в природе как вида.

Причины, приводящие к роению, издавна являлись предметом пристального интереса практиков-пчеловодов и ученых.

Первые трактовки рассматривали этот процесс как акт сознательной деятельности. Затем к факторам, вызывающим роение, стали относить переполнение улья рабочими пчелами, недостаточную вентиляцию гнезда, повышенную температуру в гнезде. Так, еще Губер (1792) заметил, что отсутствие достаточного пространства в гнезде медоносных пчел стимулирует их к роению.

По мнению ряда ученых, недостаток внутригнездового пространства влияет на повышение температуры в улье, которое к тому же сопровождается недостаточной вентиляцией. Кроме того, теснота в улье проявляется и в недостатке ячеек, в которые матка могла бы откладывать яйца. Демутц (1921) установил, что в семьях, в которых начался процесс подготовки к роению, наблюдается переполнение гнезда расплодом, который бо́льшей частью запечатан, а также рабочими пчелами, которые, как правило, скучиваются на сотах.

Однако нельзя объяснить роение только теснотой улья. Согласно предположению Герстунга (1893) отстройка маточников начинается при на́личии избытка пчел-кормилиц. Он считал, что соотношение взрослых пчел к личинкам, нуждающимся в питании, должно быть бо́льшим в сильных семьях по сравнению с семьями, находящимися в стадии интенсивного роста. Этот излишек личиночного корма, продуцируемый пчелами-кормилицами, идет на выведение и выкармливание маточных личинок, которым он требуется в больших количествах. По представ-

лению Герстунга, семья – это один орган, выполняющий различные функции. Матка – это половая железа, а роение – размножение. Пища расплода – это эндокринная секреция, избыток которой создает условия, приводящие к роению. Когда пчелы-кормилицы вырабатывают избыток молочка, то в семье проявляется тенденция к строительству маточников. Иначе говоря, избыток молочка дается определенным личинкам. В результате развиваются матки и выходит рой.

Другие авторы называли еще ряд факторов, приводящих к роению. Так по Ф. А. Тюнину (1923), основная причина роения заключается в физиологически функциональной ограниченности яичников матки, что в определенный момент приводит к падению яйценоскости.

Подробно изучал процессы, происходящие в пчелиной семье перед роением, Г. Ф. Таранов (1948, 1955, 1961). Он обратил внимание на сочетание трех факторов, сопутствующих роевому состоянию пчелиной семьи: количество и соотношение открытого и печатного расплода, силы семьи. Он отметил характерный ход кривой яйцекладки у семей, готовящихся к роению. Г. Ф. Тараиов обнаружил в теле пчел, готовящихся к роению, избыток питательных веществ. Они вызывают у пчел необычное возбуждение, которое передается значительным группам рабочих пчел. Последние своим особым поведением вынуждают матку к откладыванию яиц в роевые мисочки.

С 50-х годов XX в. началось интенсивное изучение феромонов – веществ, выделяемых организмом во внешнюю среду и влияющих на коммуникативиую и координационную деятельность. В результате этих исследований механизм возникновения роевого состояния стали представлять следующим образом. Батлером (1954, 1956–1958) было показано, что рабочие особи пчелиной семьи, которые окружают матку, слизывают с поверхности ее тела маточное вещество, которое продуцируется ее мандибулярными железами. В результате этого контакта рабочих пчел с маткой у первых ингибируется развитие яичников, а пчелы ограничивают строительство маточников. Дальнейшая передача этого вещества другим особям может идти как по поверхиости тела, так и через виутреииости. В иастоящее время определено уже свыше десяти компонентов маточного вещества. Отсутствие или недостаток маточного вещества в экспериментальных условиях заставляет рабочих пчел выращивать маток. На осиове этих данных Батлер высказал предположение, что в естествеиных условиях закладка маточников после потери матки или в период, предшествующий роению, объясияется иедостатком маточного вещества. Есть предположение, что уменьшение образования маточного вещества является следствием уменьшения кормления матки рабочими пчелами. Главные стимулы, побуждающие рабочих особей кормить свою матку, это размер семьи, возрастное соотношение между рабочими особями, переиаселенность гнезда и изобилие ресурсов. Батлер также обнаружил, что экстракт маточиого вещества свищевой или роевой матки гораздо меиее эффективен в предотвращении закладки маточников в пчелиных семьях, чем экстракт молодых яйцекладущих маток.

Если рабочие особи пчелиной семьи не способны обиаружить отсутствие матки, то это озиачает, что матка состарилась и образование маточного вещества у нее резко сиизилось. В результате появляются маточники. Однако теория Батлера ие может объяснить следующие факторы, которые наблюдаются при роении: почему, например, при появлении хорошего медосбора в ряде семей роевое состояиие исчезает? Как объясиить, почему при разделении пчелиной семьи сеткой в отделении, где отсутствует матка, ие наблюдается отстройка маточников даже при наличии сотов с молодым расплодом? и т. д.

Несмотря на многочисленные исследования, ии одна из теорий ие объясияет целиком и полностью механизма роения.

ПРИЗНАКИ ПОДГОТОВКИ СЕМЬИ К РОЕНИЮ

В настоящее время механизм возникновения роевого состояния трактуют следующим образом. В силу ограниченного количества расплода в пчелиной семье к определенному времени по отношению к количеству молодых пчел последние оказываются незагруженными работой по выращиванию расплода и поэтому не имеют возможности реализовать секрет своих гипофарингеальных желез, предназначенного для кормления личинок. В результате в семье накапливаются бездеятельные пчелы с избытком питательных веществ, что, в свою очередь, создает условия, вызывающие закладку роевых маточников и роение.

Подготовка пчелиной семьи к роению начинается задолго до самого роения и сопровождается рядом признаков. Одним из признаков некоторые пчеловоды считают выращивание в семье трутней. Однако очень часто появление трутней не сопровождается в дальнейшем роением. Другой признак семьи, готовящейся к роению, — сокращение яйцекладки пчелиной маткой с последующими отстройкой мисочек и откладыванием в них яиц. Надо заметить, что и этот случай не всегда завершается роением. Подобное может произойти при тихой смене (самосмене) маток, когда пчелиная семья заменяет неполноценную матку без последующего роения. Переход пчелиной семьи в роевое состояние отличается от самосмены маток по числу закладываемых маточников. При самосмене их значительно меньше. В летний период бывает время, когда количество пчелиных семей, строящих маточники, в 2 раза превышает количество семей, которые действительно заменяют своих маток. Однако, как показывают многочисленные наблюдения, пчелиные семьи с 1-летними матками в сравнении с семьями с 2-летними матками практически не роятся. Таким образом, перечисленные признаки не всегда указывают на то, что начался процесс подготовки к роению. Если же он действительно происходит, то очень часто дождливая или холодная погода может приостановить роение. В этом случае маточные ячейки уничтожаются до появления новых. Наблюдаются случаи, когда при таких условиях пчелы совсем не роятся. И тем не менее, если в пчелиной семье пробуждается так называемый *импульс роения,* то на боковых и нижних краях сотов рабочие пчелы приступают к закладке большого количества маточников (до 40).

Матка откладывает яйца в отстроенные мисочки с промежутками 3–5 дней с тем, чтобы не дать развиться сразу всем маткам. С момента откладки яиц в маточники матка резко сокращает яйцекладку. Рабочие пчелы с момента появления личинок в маточниках начинают снабжать их личиночным кормом, секретируемым гипофарингеальными и мандибулярными железами. В это же время происходит постепенное уменьшение количества пчел, кормящих матку.

У матки значительно сокращается объем брюшка и уменьшается на $^1/_3$ масса, благодаря чему она приобретает способность лететь с роем.

Рядом исследователей было также замечено, что в 10-дневный период, предшествующий роению, рабочие пчелы имеют склонность к большему, чем обычно, потреблению меда. Если роевые пчелы не заполнили медовые зобики, то вылет роя не состоится. Такая предусмотрительность избавляет рой от необходимости разыскивать корм во время перемещения и во время строительства сотов на новом месте.

ВЫХОД РОЯ

Непосредственно перед выходом роя часть пчел внутри гнезда становятся неподвижными, часть – очень возбужденными. Последние форсируют путь среди других пчел в семье, делая неправильные зигзагообразные движения, вибрируя при этом брюшком и жужжа.

Возбуждение передается большой части пчел. Рабочие пчелы толкают матку к выходу из улья. В результате матка покидает улей вместе с большим количеством сопровождающих ее рабочих пчел. Выход роя из улья занимает несколько минут. Если по каким-либо причинам матка терпит неудачу, то рой возвращается в семью. Число сопровождающих матку пчел зависит от силы семьи. Бывают случаи, когда сильные семьи отпускают рои массой до 3 кг. Как правило, средняя величина роя 1,5 кг. Количество трутней в рое сильно варьирует. В среднем оно составляет 1% всего количества рабочих особей. Роящиеся пчелы издают характерный гул, по которому можно узнать о выходе роя.

Рой передвигается со скоростью 19–24 км/ч на высоте от 1,5 до 6 м от земли. Рой в полете способен обнаруживать присутствие своей матки по запаху выделяемой ею 9-окси-транс-2-деценовой кислоты. Этот феромон наиболее привлекателен для пчел на высоте 1,3 м от земли. Рабочие же пчелы направляют движение роя с маткой посредством выделения феромона железой Насонова.

Чаще всего рои прививаются на деревьях, реже на кустарниках. Бывают случаи, когда рой садится на строения, землю, заборы. На образовавшейся роевой грозди можно заметить „танцующих" пчел. Частично это пчелы-разведчицы, которые в материнской семье функционировали в качестве фуражиров. Они ответственны за нахождение нового места гнездования. Жилище для новой пчелиной семьи может находиться иногда вблизи, а иногда и за многие километры от старого места обитания. Пчелы-разведчицы сообщают о направлении и расстоянии до найденного ими возможного места обитания. Первые пчелы-разведчицы „информируют" пчел роя о многих возможных местах. После выбора наилучшего места роевая гроздь распадается и пчелы направляются к нему. Иногда бывает, что пчелы-разведчицы не могут правильно оценить возможные варианты, тогда рой начинает строительство гнезда на временном участке.

Критерии, которыми руководствуются пчелы при выборе жилища, следующие: защищенность жилища от ветра; независимость от муравьев и наводнений; соответствующая величина помещения; небольшое расстояние от старого места гнездования.

Первый рой (вышедший с плодной маткой) называется *первако*м. Выход первого роя, если благоприятна погода, происходит через 8–9 дней после откладки яиц в первую мисочку (период запечатывания маточной ячейки), как правило, в первую половину дня или в середине дня. В улье остаются часть рабочих пчел, расплод, запечатанные маточники.

После выхода роя-первака материнская семья остается без матки. Только приблизительно через 8 дней готова выйти одна из неплодных маток. В ряде случаев после выхода из ячейки первой матки пчелы уничтожают все остальные маточники и таким образом процесс роения завершается. Однако, как это было замечено еще Батлером (1609), одна семья может отпустить несколько повторных роев. Последующие рои непременно содержат неплодную матку и выходят до тех пор, пока не уменьшится перенаселенность материнской семьи. Было замечено, что на количество повторных роев наибольшее влияние оказывает численность пчелиной семьи и погодные условия.

Целым рядом исследователей, начиная с Губера, было замечено, что после выхода первого роя, когда в семье еще не имеется матки, последняя, прежде чем выйти из маточника, начинает издавать своеобразные звуки, которые пчеловоды называют „кваканием". Если матка не получает извне ответа, что означает отсутствие матки в гнезде пчелиной семьи, то она прогрызает крышечку маточника и выходит из него. После того как созревает следующая матка, она также начинает издавать подобные звуки. Матка, вышедшая ранее, в этом случае беспокойно бегает по сотам, периодически останавливается и издает звуки, которые называются тюканьем („тю-тю"). Это „пение" маток обычно хорошо слышно вечером и рано утром и является признаком выхода второго роя. Пчелиная семья, прежде чем выпустить второй рой с молодой маткой, задерживает выход других маток из их ячеек, предотвращая тем самым атаку молодой матки на своих сестер, находящихся в маточниках. Пение заканчивается после выхода роя. Пчелы, находящиеся около „поющей" неплодной матки, спокойны до тех пор, пока не прекратится пение.

Как правило, вторые и третьи рои бывают небольшими и выходят обычно с неплодной маткой. Поэтому пчеловоды стараются не допускать этого, уничтожая все маточники, кроме одного.

По достижении 2-дневного возраста матка, если будет благоприятствовать погода, начинает совершать так называемые ориентировочные полеты. Как правило, их бывает много, продолжительностью от 2 до 10–15 мин. Во время этих облетов молодая матка знакомится с положением улья относительно окружающих предметов и с местностью вокруг пасеки. На 7–8-й день после выхода из маточника неплодная матка готова к спариванию. При неблагоприятной погоде вылет матки может задержаться до 35 дней. Молодая матка вылетает на спаривание

в наиболее теплую часть дня (между 12–17 ч) 1–4 раза. Через 3–4 дня после спаривания с трутнями матка начинает яйцекладку.

ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА ПОЯВЛЕНИЕ РОЕВОГО СОСТОЯНИЯ

Многие исследователи отмечают неодинаковую склонность пчел разных пород к роению. Чрезвычайно ройливы пчелы среднерусской (в роевое состояние приходит до 50–70% пчелиных семей) и крайнской пород. Менее ройливы итальянские и серые горные кавказские пчелы. Эволюция среднерусских и крайнских пчел привела к тому, что семьи этих пород меняют маток в основном путем роения. Серые горные кавказские пчелы выработали способность к самосмене и одновременному сожительству молодой и старой маток.

На проявление роевого состояния в ряде случаев влияют условия окружающей среды. Чаще всего пчелиные семьи роятся при наличии поддерживающего медосбора и погоды, благоприятной для их летной деятельности. Пчелиные семьи практически не роятся при обильном медосборе, а также при его отсутствии. Однако если они подготовились к роению, то на медосборе работают менее интенсивно по сравнению с семьями, не проявляющими признаков роения.

Снижение количества расплода, появление маточников, исчезновение маток и роение отражаются на медопродуктивности семей, кг:

Нероившиеся	39,8–46,2
Имеющие маточники	23,3–28,7
Роившиеся	6,5–27,3

Г. Ф. Тарановым (1961) установлена связь между массой роившихся и нероившихся пчелиных семей и их медосбором (рис. 59). В условиях медосбора с липы, когда пчелы ограничивали яйценоскость маток, заливая нектаром свободные ячейки, медосбор нероившихся пчелиных семей был пропорционален количеству пчел в семьях. Семьи, которые роились или готовились к роению, собрали меньше меда, чем семьи такой же массы, но нероившиеся.

Таким образом, для роившихся семей характерен меньший принос нектара по сравнению с нероившимися семьями как в расчете на семью, так и на единицу массы. Поэтому в большинстве случаев более рациональным является предупреждение роения всеми доступными способами: увеличение емкости гнезда; уменьшение размеров пчелиной семьи; загруэка молодых пчел работой; замена старых маток на молодых и др.

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 6

Цель занятия. Провести наблюдения за подготовкой пчелиной семьи к роению, поведением роевых пчел.

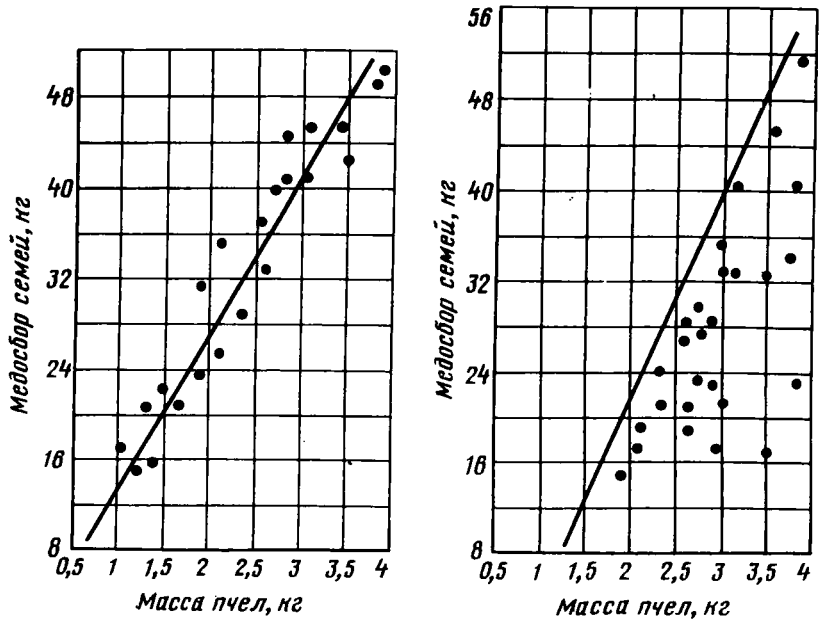


Рис. 59. Медосбор нероившихся (слева) и роившихся (справа) семей пчел

Необходимое оборудование и материалы. Пчелиные семьи, инвентарь, необходимый для осмотра пчелиных семей.

Методика проведения занятия. При очередных осмотрах пчелиных семей отмечают появление трутней в семье, наличие мисочек и откладку яиц в них маткой. Фиксируют в дальнейшем время запечатывания маточников. Внимательно следят за появлением роя. Наблюдают за формированием роевой грозди.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Назовите призиаки подготовки пчелиной семьи к роению. 2. Перечислите условия, вызывающие роение пчелиной семьи. 3. Что характеризует поведеиие пчел перед выходом роя? 4. Каким образом распределяются пчелы роящейся пчелиной семьи между материнской семьей и роем? 5. Чем объясняется выход нескольких роев? 6. Какова система сигнализации в роевом клубе, связанная с поисками иового жилища? 7. Какие условия окружающей среды влияют иа появлеиие роевого состояния у пчел?

ГЛАВА 18. ЗИМОВКА ПЧЕЛ

Общественный образ жизни позволяет медоносным пчелам выживать в различных климатических условиях. В отличие от других насекомых, которые впадают в спячку, пчелы вырабатывают зимой минимум тепла, необходимого для их выживания, собираясь в плотный клуб. Особая структура клуба обеспечивает сохранение тепла.

Все особи семьи в зимний период относительно активны и обеспечивают оптимальный микроклимат своего гнезда за счет потребления кормовых запасов, заготовленных в летний период.

ПОДГОТОВКА ПЧЕЛ К ЗИМОВКЕ

Подготовка пчелиной семьи к зимовке начинается еще с лета. Перерабатывая нектар и превращая его в мед, пчелы получают питательный концентрированный корм для зимнего поколения. Запасы меда пчелы размещают в верхней части гнезда так, чтобы ими можно было легко пользоваться в зимний период. Пчелы запечатывают запасы меда водонепроницаемыми крышечками, что предотвращает как разжижение меда, так и его сгущение и кристаллизацию.

Готовясь к зиме, пчелы тщательно заделывают прополисом* все щели в улье и уменьшают величину летка. Обычно в летке пчелы оставляют несколько круглых отверстий для прохода одной пчелы (диаметром около 5 мм), кроме того, эти отверстия не сквозные, а располагаются так, что холодный поток воздуха зимой не может легко проникать в улей.

По окончании главного медосбора пчелы из благополучных семей, в которых имеются плодные матки, полностью изгоняют трутней (рис. 60). Более того, если имеется трутневый расплод, пчелы его уничтожают (открытый, на стадии молодой личинки и яиц поедается пчелами, а запечатанный – удаляется из улья). Остаются трутни в зиму только в семьях без маток или с неплодными матками.

В период подготовки семьи к зимовке происходит значительное уменьшение количества пчел вследствие повышенного их износа на сборе большого количества нектара и его переработке. В конце лета отмирает большое число рабочих особей июньского и июльского поколений. Матки резко снижают уровень кладки яиц, а с наступлением устойчивых похолоданий совсем прекращают откладывать яйца. Установлено, что в предзимний период матки откладывают более крупные и тяжеловесные яйца, чем в весенне-летний. Кроме того, в предзимний период расплод выращивается в условиях лучших в кормовом и температурном отношении, чем в летний. Уровень личиночного кормления обеспечивает и более высокое качество пчел осеннего вывода. Осенний вывод расплода имеет большое практическое значение в пчеловодстве. Во-первых, семья пополняется новыми молодыми пчелами, пришедшими на смену отмершим за время главного медосбора; во-вторых, создает благоприятные условия для зимовки.

На количество выращиваемого расплода в период подготовки

* Прополис – пчелиный клей, вырабатываемый пчелами из смолистых веществ почек некоторых растений.



Рис. 60. Трутни, изгнанные из пчелиной семьи перед зимовкой

семьи к зимовке значительное влияние оказывает возраст маток. Установлено, что молодые сеголетние матки в конце лета больше откладывают яиц. В результате семьи с молодыми матками идут в зиму более сильными, с большим количеством молодых пчел и значительно лучше зимуют. Старые матки зимой в 50 раз чаще гибнут, чем молодые. Гибель маток зимой приводит к увеличению отхода пчел и пчелиных семей.

Продолжительность и интенсивность осеннего периода выращивания пчел во многом зависят от поступления в улей свежего корма: нектара и пыльцы. Во время полного отсутствия медосбора в природе в конце лета пчелы полностью прекращают выкармливание расплода, что сокращает период наращивания и количество молодых пчел, идущих в зиму. С целью стимулирования выращивания расплода пчелам в это время необходимо создавать хотя бы слабый поддерживающий медосбор. Обеспечение пчел семьи слабым медосбором или скармливание им небольших доз сахарного сиропа повышает количество расплода в это время на 30–50%.

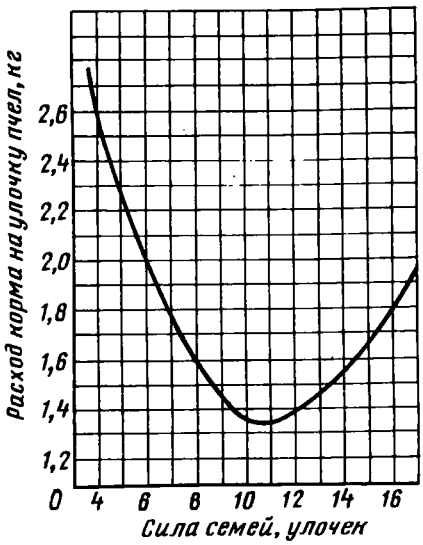


Рис. 61. Зависимость между силой зимующих пчелиных семей и количеством израсходованного корма

Результаты зимовки во многом зависят от силы пчелиной семьи. Семьи с большим количеством молодых пчел хорошо переносят тяжелые условия зимы и весной быстро набирают силу. Семьи с малым количеством молодых пчел зимой еще больше ослабевают, а весной следующего года долго не приходят в норму. Плохо зимуют и сильные семьи, идущие в зиму со старыми пчелами.

В слабых семьях выкормка расплода осенью заканчивается позднее, чем в сильных, а это отражается на расходе корма осенью и на каловой нагрузке задней кишки. У пчел из сильных семей каловая нагрузка задней кишки осенью на 3–4 мг меньше, чем у слабых. Пчелы сильных семей идут уже в зиму с меньшей нагрузкой кишечника, что определяет опоношенность гнезд весной.

Установлена зависимость между силой зимующих семей и количеством израсходованного ими корма (рис. 61).

Минимальный расход корма за зиму отмечается у семей силой от 9 до 12 улочек пчел. Отклонения от этого оптимума как в ту, так и в другую сторону приводит к резкому увеличению расхода корма за зиму на единицу живой массы пчел. Максимальный расход корма за зиму наблюдается в самых слабых семьях силой 4–5 улочек пчел.

Приведенные данные позволяют сделать вывод о том, что на зимний период существует биологический оптимум в силе пчелиных семей, при котором они переносят неблагоприятный период с минимальным расходом корма и энергии. Вероятно, для каждой породы пчел биологический оптимум свой.

Считается, что пчелы сильных семей на одну улочку потребляют меда за зиму на 30–60% меньше, чем пчелы средних по силе семей.

Пчелы сильных семей на единицу массы расходуют на поддержание оптимальных условий значительно меньше энергии и корма, чем пчелы слабых семей (табл. 19).

19. Расход корма за зиму семьями пчел различной силы (по данным Г. Ф. Таранова, 1961)

Количество пчел в семье, кг	Израсходовано меда за зиму, кг	
	на семью	на 1 кг пчел
0,32	5,34	16,69
0,57	7,34	12,88
0,80	7,77	9,72
1,32	3,93	2,98

Из данных табл. 19 видно, что чем сильнее семья, тем меньше корма расходуется на единицу живой массы пчел за зиму, в результате они меньше изнашиваются во время зимовки и сохраняют способность выращивать большое количество расплода весной.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПЧЕЛ, ИДУЩИХ В ЗИМУ

Отмеченные различия в выращивании расплода пчелами в период подготовки их к зимовке определяют глубокие физиологические различия в состоянии пчел летней и осенней генераций.

Установлено, что пчелы осенней генерации более крупные, большей массы. Молодые пчелы осенней генерации усиленно питаются пергой, не принимают участия в сборе, переработке корма и выращивании расплода, что способствует накоплению в их теле резервных питательных веществ. Особенно увеличивается у пчел осенью количество сухого вещества в теле (табл. 20).

20. Масса летних и осенних пчел (по данным М. В. Жеребкина, 1979)

Место обитания пчел	Генерация пчел	Масса пчелы без кишечника, мг		Содержание воды в теле пчелы, %
		сырая	сухая	
Рязанская область	Летняя	69,6	21,6	69,0
	Осенняя	78,6	25,8	67,1
Уссурийский край	Летняя	66,1	20,9	68,5
	Осенняя	78,3	26,4	66,3
Латвия	Летняя	70,8	23,1	67,4
	Осенняя	84,1	27,9	66,8
Молдова	Летняя	61,9	20,2	68,4
	Осенняя	72,9	23,4	67,3
Узбекистан	Летняя	62,1	19,5	67,5
	Осенняя	71,6	23,8	67,2

Многие ученые, определяя устойчивость насекомых к низким температурам, особое значение придают изменению содержания воды в теле, так как оно во многом определяет уровень и направленность обмена веществ (П. Лозина-Лозинский, 1972; Р. Ушатинская, 1957). Установлено, что у большинства видов одиночных насекомых подготовка к зиме связана с частичной дегидратацией организма, вызывающей резкое снижение интенсивности обменных процессов и общее угнетение жизнедеятельности, в результате чего повышается устойчивость организма к воздействию неблагоприятных факторов. При подготовке к зимовке также происходит частичная дегидратация организма медоносных пчел, что повышает их холодостойкость (Я. Л. Шагун, 1969).

Из данных табл. 20 видно, что наибольшие различия в содержании воды в теле отмечены у пчел Дальнего Востока и Рязанской области; наименьшие – у южных пчел из Узбекистана, где зимы сравнительно теплые и непродолжительные.

Существенные различия по этому же показателю наблюдаются у пчел разных резко различающихся по зимостойкости пород (табл. 21).

21. Масса и содержание воды в организме пчел различного происхождения (по данным И. Н. Яковлевой, 1977)

Происхождение пчел	Генерация пчел	Состояние семей к весне	Масса пчелы без кишечника, мг		Содержание воды в теле пчелы, %
			сырая	сухая	
Среднерусские	Осенняя	Выжили	77,8	26,0	66,5
		Погибли	77,0	24,7	67,9
	Летняя		73,2	23,3	68,0
Серые горные кавказские	Осенняя	Выжили	75,3	24,0	68,1
		Погибли	75,8	23,6	69,0
	Летняя		61,5	22.3	64,0

Наименьшее количество воды в теле отмечено у высокозимостойких среднерусских пчел, а наибольшее у слабозимостойких пчел серой горной кавказской породы. Кроме того, и у среднерусских, и кавказских пчел отмечена более высокая дегидратация организма в семьях, выживших зимой, по сравнению с погибшими.

Установлено, что пчелы, выращенные осенью в слабой семье, менее устойчивы к неблагоприятным факторам зимовки, в их теле содержится больше воды по сравнению с пчелами сильных семей. Хуже всего зимуют семьи, в которых рабочие пчелы отличаются увеличенным содержанием воды.

Следовательно, снижение содержания воды в теле пчел в период подготовки их к зимовке следует рассматривать как приспособление, обеспечивающее повышение устойчивости к кратковременному переохлаждению.

Е. К. Еськов (1983), изучая механизм устойчивости пчел к переохлаждению, определял температуру максимального переохлаждения, ниже которой начинается кристаллизация жидкостей. Для выявления роли воды, содержащейся в теле, была отмечена точка кристаллизации у пчел. После этого пчел высушивали до постоянной массы. Перед высушиванием их разделили на три группы в соответствии с температурой кристаллизации: первая – с температурой от –6 до –8°С; вторая – с температурой от –8,1 до –9,0°С; третья – от –9,1 до –11°С.

Содержание воды в теле пчел определяли по разности их масс до и после высушивания. Установлено, что минимально содержание воды в теле было у пчел с температурой максимального переохлаждения ниже –9,1°С.

В период подготовки пчел к зимовке происходят изменения состояния внутренних органов: гипофарингеальных желез, жирового тела и яичников. Так, у пчел осенней генерации гипофарингеальные железы и жировое тело в 2–2,5 раза сильнее развиты, чем у пчел летней генерации.

Степень развития жирового тела, как и гипофарингеальных желез, определяет физиологическое состояние осенних пчел. Так, между продолжительностью жизни и степенью развития жирового тела имеется прямая корреляционная связь. Пчелы в процессе подготовки к зимовке приобретают способность долго жить и переносить неблагоприятные условия зимы. М. В. Жеребкин, Я. Л. Шагун (1969) пришли к выводу о том, что пчелы в процессе подготовки к зимовке приобретают признаки физиологически молодых пчел, которым свойственно сильное развитие гипофарингеальных желез и жирового тела.

Благополучно перезимовывают, а весной интенсивно выращивают расплод пчелы, родившиеся в августе и в первой половине сентября. Продолжительность жизни августовских пчел наивысшая. Эти пчелы являются физиологически молодыми, так как они не участвуют в сборе корма, его переработке и в выращивании расплода осенью.

Так, Э. Потейкина (1961) установила, что пчелы, кормившие расплод осенью, идут в зиму физиологически более изношеннымн по сравнению с пчелами, не кормившими расплод. Пчелы, потратившие свои силы осенью на выкармливание расплода, почти полностью погибают за осенне-зимний период.

Заболевание пчел нозематозом вызывает дегенерацию гипофарингеальных желез, жирового тела, а это приводит к ранней гибели пчел.

Л. И. Перепелова (1936) проследила за пораженностью нозематозом пчел различных сроков вывода (июльского и августовского). Ею установлено, что молодые пчелы меньше поражаются нозематозом, чем старые, физиологически изношенные пчелы. В исследованиях М. В. Жеребкина (1975) разобран защитный механизм средней кишки молодых пчел. В средней кишке пчелы обнаружен фермент хемозин, который принимает участие в формировании перитрофической оболочки, предохраняющей организм от неблагоприятных факторов и, в частности, от проникновения в эпителиальные клетки болезнетворных микроорганизмов. Наиболее активен фермент у молодых пчел в возрасте 9–12 дней, у более старых его активность значительно падает. Активный фермент молодых пчел формирует относительно прочную перитрофическую оболочку, сквозь которую трудно проникнуть спорам ноземы. Старые пчелы из-за ослабления активности фермента легко заболевают нозематозом.

Увеличение массы и сильное развитие некоторых внутренних органов пчел осенью связаны с накоплением в их организме запасных питательных веществ (жира, гликогена и др.), используемых зимой и главным образом весной будущего года.

Установлено, что осенью у пчел накапливается значительное количество жира в организме. В голове и груди оно возрастает у зимних пчел в 5–7 раз, в брюшке – в 2 раза. Количество гликогена увеличивается в груди на 69%, в брюшке – на 85%. У северных пчел жира и гликогена откладывается больше, чем у южных. Много белка откладывается у зимних пчел в жировом теле брюшка (больше на 32–48%) и голове (на 11–30%). Между количеством белка, содержащимся у пчел осенью, и зимостойкостью наблюдается прямая зависимость.

У пчел в зимний период изменяется и тип дыхания. Если у летних пчел основные процессы образования тепла совершаются при участии окислительных ферментов оксидаз, разлагающих в клетках тела сахара с использованием кислорода воздуха, то у зимних – возрастают процессы обмена веществ при участии ферментов дегидрогеназ, которые используют кислород, связанный с жиром, накопленным в теле пчел с осени. Смена типа дыхания связана с большим скоплением пчел в плотном клубе, куда затруднен свободный доступ кислорода. Замена аэробного обмена анаэробным и степень этой замены во многом определяют выживаемость насекомых в зимний период.

В заднем отделе кишечника у пчел осенней генерации значительно возрастает активность фермента каталазы, играющей большую роль в окислительных процессах организма и консервировании экскрементов, накапливающихся в течение зимы. Активность фермента во время зимовки возрастает по мере накопления каловых масс в прямой кишке. У слабозимостойких южных пчел защитный механизм в прямой кишке менее выражен, чем у более зимостойких северных пчел. Приблизительно в 2 раза меньше каталазная активность ректальных желез у пчел южного происхождения. В условиях относительно теплой зимы они имеют возможность производить очистительные облеты, в результате прямая кишка не перегружается каловыми массами. Быстро падает активность каталазы и нарушается функция ректальных желез у пчел, больных нозематозом. Поедание пчелами в зимний период падевого меда также нарушает функцию ректальных желез.

ФОРМИРОВАНИЕ ЗИМНЕГО КЛУБА

С понижением температуры окружающей среды пчелы начинают концентрироваться на центральных сотах гнезда, образуя так называемый *зимний клуб*. Слабые семьи образуют клуб при температуре наружного воздуха 13°С, средние – около 10°С, сильные – при темпера-

туре 7°С. Первоначально он рыхлый и неустойчивый, но с похолоданием образуется постоянный клуб, который сохраняется в течение всего холодного периода. У пчел, объединенных в клуб, уменьшаются теплопотери в 9 раз, а потребление корма в период зимнего покоя снижается в 20–25 раз по сравнению с расходом корма одиночной пчелой за то же время. Обмен веществ и расход энергии в зимнем клубе в 250–300 раз меньше, чем в активный период жизни пчел.

Основная масса пчел размещается в улочках между пустыми сотами, где образуется „ложе" клуба. Верхняя часть клуба всегда охватывает нижние участки сотов с медом, что позволяет пчелам иметь корм в пределах обогреваемой части клуба. Холодный мед обладает большой вязкостью и недоступен для пчел, поэтому они согревают кормовые запасы перед использованием. По мере поедания корма клуб пчел медленно перемещается вверх, вслед за съедаемым медом.

Структура зимнего клуба. Зимний клуб имеет четко выраженную структуру – внешнюю корку и внутреннее ядро. Пчелы, составляющие корку клуба, сидят неподвижно, плотно прижавшись друг к другу. Пчелы в корке постоянно меняются местами с теми, которые размещаются внутри клуба. Корка надежно сохраняет тепло, вырабатываемое пчелами в середине клуба. Толщина ее (обычно 2,5–7 см) меняется в зависимости от температуры: при понижении толщина корки клуба возрастает, клуб сжимается; при потеплении происходит обратный процесс. Стремление пчел избежать действия низких температур в периферической части гнезда побуждает их уходить в глубь клуба. Пчелы размещаются таким образом, чтобы использовать тепло особей, находящихся в соседней улочке. Поэтому они забираются в пустые ячейки, которые с противоположной стороны заняты и обогреваются размещенными в них пчелами. Благодаря этому центры концентрации пчел в соседних улочках практически совпадают. До 75% всех пчел размещаются на сотах, свободных от меда.

О. С. Львов (1961) отметил, что у пчел, находящихся в пустых ячейках, масса медовых зобиков на 30–60% больше, каловая нагрузка задней кишки на 12–24% меньше, а интенсивность белкового обмена также на 20,4% меньше по сравнению с пчелами, находящимися на поверхности сота.

Пчелы находятся в составе корки клуба до тех пор, пока в их зобиках имеется запас меда. После полного использования меда пчела „ныряет" в центральную часть клуба, поднимается по соту к кормовым запасам, где наполняет зобик медом. В зимний период каждая пчела сама берет мед из ячейки сота. Пчелы перемещаются из центральной части клуба на периферию в течение 20 мин.

Ядро (центральная часть) клуба состоит преимущественно из физиологически молодых пчел, а корка – из старых. Внутри клуба пчелы размещены неплотно и могут свободно перемещаться по сотам.

Температурный, влажностный, газовый режим зимнего клуба. В корке клуба температура поддерживается на уровне 6–12°С тепла, в центральной части зимнего клуба, называемой *тепловым центром*, – 24,5°С.

На протяжении зимы температура в центре клуба изменяется незначительно – обычно не более 1–2°С за сутки. Та или иная температура теплового центра зависит от количества пчел, их физиологического состояния, активности, внешней температуры. На активности зимующих пчел во многом сказываются температура и влажность воздуха, скорость воздухообмена зимующего клуба, концентрация CO_2, наличие расплода, корма и т. д.

От теплового центра к периферии зимнего клуба температура постепенно снижается. В полном соответствии с характером распределения температуры плотность размещения пчел в пределах одной улочки возрастает от теплового центра к периферии.

Во второй половине зимовки активность пчел повышается, что, как правило, связано с появлением в гнезде расплода. Область с высокой и более стабильной температурой расширяется. В зоне размещения расплода температура поддерживается на уровне 33°С, что связано с резким увеличением расхода корма. Пчелиная семья средней силы расходует в первую половину зимы 20–25 г меда в сутки, а с появлением расплода расход корма возрастает вдвое.

На величину энергетических затрат и расход корма зимующих пчел влияет температура окружающей среды.

Т. С. Джохансон и др. (1979) отмечают, что наименьший уровень обмена веществ и потребление пищи у пчел при температуре наружного воздуха 10°С. При более низких температурах потребление пищи пчелиной семьей снова возрастает пропорционально падению температуры.

Для нормального течения зимовки семей пчел температуру воздуха в зимовнике необходимо поддерживать в пределах от 2 до 6°С. При температуре в улье выше 7°С уменьшается относительная влажность воздуха и требуется обеспечение пчел водой.

В результате разложения сахаров меда в организме пчел образуется вода и углекислый газ, которые выводятся через трахейную систему. Зимой суточное выделение воды полноценной семьей, находящейся в зимовнике, составляет в среднем 46 г (максимально – 80 г). При относительно сухом воздухе вода легко испаряется, освобождая организм от ее избытка. При высокой же влажности воздуха в клубе пчел эти процессы затрудняются, что ведет к нарушению всасывания воды в задней кишке и поносу.

Относительная влажность воздуха в зимнем клубе колеблется от 38 до 80%. Наибольшая влажность – в зоне теплового центра, по мере удаления от теплового центра к периферии клуба влажность воздуха постепенно уменьшается. Относительная влажность воздуха в гнезде, не занятом пчелами, колеблется в широких пределах и особенно в зоне

размещения летка. В этой части гнезда насыщение воздуха водяными парами изменяется в зависимости от температуры окружающей среды и влажности. Часто влажность воздуха в этом месте гнезда находится на уровне насыщения, и при понижении температуры происходит конденсация водяных паров. Влага накапливается на дне и задней от летка стенке улья, а также на участках сотов, в результате чего могут развиваться плесневые грибы. Образование воды (конденсация) всегда происходит в самом холодном месте улья.

Нужно заботиться о том, чтобы все части улья, а также и утепления имели более высокую температуру, чем наружный воздух. Если это условие удастся выполнить, то вообще внутри улья никогда не будет сырости. Наличие в улье сквозной вентиляции препятствует образованию влаги в гнезде. Для удаления этого воздуха необходимы добавочные отверстия в верхней части гнезда. Доказано положительное влияние верхнего летка на зимовку пчел – в ульях не бывает сырости и семьи весной больше выращивают расплода.

Снижение активности пчел осенью и формирование клуба ведут к значительному повышению концентрации углекислого газа в гнезде. В зимний период, когда семья не имеет расплода, концентрация CO_2 в клубе пчел составляет в среднем 5%.

Воздух, содержащий меньше 5% кислорода и более 10% углекислого газа, является угнетающим и опасным для жизни пчел. В такой среде все пчелы погибают за 2–3 дня.

Е. К. Еськов (1972) обнаружил, что пчелы начинают вентилировать гнездо при 4%-ной концентрации CO_2 в периферической части жилища. При увеличении концентрации CO_2 с 4 до 10% частота взмахов крыльев пчел-вентилировщиц возрастает примерно в 2 раза. Чем выше концентрация CO_2, тем сильнее возбуждение пчел.

Увеличение концентрации углекислого газа приводит к уменьшению интенсивности обмена веществ в организме пчел, сдерживает потребление корма, а это, в свою очередь, ведет к уменьшению образования фекальных масс. Отмеченное имеет важное значение в увеличении зимостойкости пчел. Установлено (Г. А. Аветисян, 1950; Е. К. Еськов, 1983), что пчелы, отличающиеся высокой зимостойкостью, имеют в зимнем клубе большую концентрацию CO_2, чем слабозимостойкие.

Так, в январе–феврале концентрация углекислого газа в гнездах семей среднерусской породы была в 1,2–1,3 раза выше, чем в ульях с пчелами серой горной кавказской породы.

На концентрацию CO_2 в зимнем клубе пчел влияет не только порода, но и сила семей, температура и влажность наружного воздуха, состав зимнего корма пчел, тип вентиляции улья и зимовника, период зимовки. Концентрация углекислого газа внутри клуба зимующих пчел в сильных семьях выше, чем в средних и слабых.

От начала к концу зимы примерно в 1,5 раза увеличивается абсолютная влажность воздуха в надрамочном пространстве в ульях семей, зимующих под открытым небом. В соответствии с этим концентрация CO_2 повышается в среднем в 5 раз, а содержание O_2 уменьшается в 3 раза (Е. К. Еськов, 1983).

В гнездах пчелиных семей, зимовавших с медом и пергой, концентрация CO_2 на уровне 3,81%, только с медом – 2,27%, с сахарным сиропом и пергой – 1,83%, только с сахаром – 0,8%. Содержание CO_2 больше в гнездах семей с открытыми верхними и закрытыми нижними летками.

В конце зимовки, с началом выращивания расплода пчелами семей, происходит увеличение воздухообмена между внутриульевым пространством и внешней средой, что обеспечивает насыщение клуба кислородом.

ЗНАЧЕНИЕ КАЧЕСТВА КОРМОВ ДЛЯ НОРМАЛЬНОЙ ЗИМОВКИ

В зимнем клубе каждая особь сама берет мед из ячейки. В медовом зобике пчелы, взятой из клуба, постоянно содержится от 3 до 16 мг меда, которого хватает на 1–1,5 суток. Пчелы семьи первоначально потребляют мед из ячеек, не запечатанных восковыми крышечками. По мере поедания корма вся масса пчел постепенно движется вверх, а затем в случае использования всего меда – к задней стенке улья. Пчелы зимнего клуба никогда не перемещаются вниз по соту. Наряду с потреблением меда перемещение пчел в верхнюю часть гнезда связано с их стремлением занять наиболее теплую часть гнезда. Недостаток корма по пути перемещения клуба вынуждает пчел переходить в другие улочки – вправо и влево от зимнего ложа. Отмеченное приводит к разделению клуба на две части, что часто заканчивается гибелью по меньшей мере одной из них.

Переходить в другие улочки пчелы клуба могут только при положительной температуре. Если это совпадает с низкими температурами, то пчелы семьи погибают от голода при наличии больших запасов корма слева или справа от зимнего ложа. Поэтому при сборке гнезд на зиму важно, чтобы кормовые запасы были компактно размещены над зимующим клубом пчел.

В течение зимы пчелы питаются медом. Несмотря на высокую усвояемость меда, он все же дает непереваримые остатки (до 1,8%). Биологическая особенность медоносных пчел заключается в том, что в течение всего периода зимовки они не освобождают кишечник от экскрементов. Экскременты накапливаются в задней кишке, и она к весне сильно увеличивается, занимая большую часть брюшка, а само брюшко от этого удлиняется и раздувается (рис. 62). Чем сильнее колебания

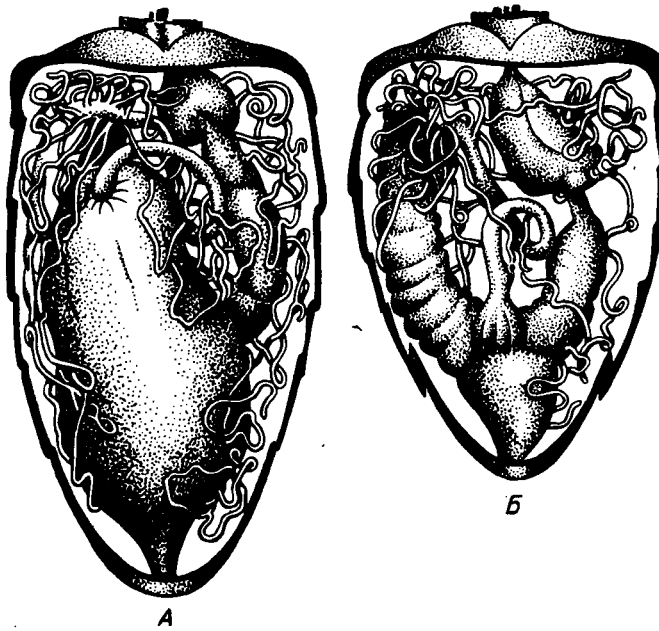


Рис. 62. Состояние толстой кишки:

А – в конце зимовки (переполненная неперевариыыми остатками корма); *Б* – весной (после очистительного облета)

наружной температуры, тем больше растет потребление корма, а следовательно, и накопление кала в кишечнике, что ведет к поносу.

Ф. А. Тюнин (1926) показал, что максимальная нагрузка калом задней кишки составляет 43 мг, т. е. 46,3% общей массы живой пчелы. До наступления этого момента пчелы зимуют нормально, защитные механизмы предохраняют их от преждевременного освобождения кишечника. Дальнейшее повышение каловой нагрузки кишечника у пчел вызывает у них понос, что ведет к ослаблению семей, заболеванию и гибели.

Организм пчелы хорошо приспособлен к потреблению в зимний период меда, который содержит весь комплекс необходимых легко усвояемых питательных веществ, обеспечивающих поддержание их жизни. Вместе с тем не всякий мед пригоден для зимовки. Особенно опасен мед с примесью пади. Падь – сладковатая жидкость, собираемая пчелами с листьев некоторых деревьев и кустарников. Падь выделяют и мелкие насекомые, паразитирующие на растениях, — тли, листоблошки, червецы.

Падевый мед пчелы долго не запечатывают в ячейках. Он кристаллизуется в мелкозернистую, мылообразную массу, чаще с большим отстоем жидкой фракции. Падевые меды отличаются большей гигроскопичностью, чем нектарные, и быстрее закисают, особенно после откачки из незапечатанных восковыми крышечками ячеек.

Химический состав падевого меда очень разнообразен и зависит от вида насекомых-падевыделителей, от времени сбора пади пчелами, метеорологических условий и от микрофлоры, развивающейся в пади до ее сбора пчелами.

Падевый мед вследствие высокого содержания декстринов имеет в 2–3 раза большую вязкость и тягучесть. В отличие от цветочного содержит больше солей (общее количество зольных веществ в 8–10 раз больше, чем в цветочном меде), не имеет фитонцидов и других антибиотических веществ, предохраняющих от развития микроорганизмов (поэтому в пади во время пребывания на листьях растений свободно развивается микрофлора, изменяющая ее состав и вносящая в раствор вредные для пчел вещества).

Потребление падевого меда вызывает у пчел заболевание кишечника, расстройства пищеварения и обостряет развитие нозематоза.

Пчелы, зимующие на плохом корме, на падевом меде, уже в октябре имеют достаточно высокую массу задней кишки и начинают поносить (табл. 22).

22. Влияние качества зимних кормов на каловую нагрузку задней кишки (по данным Ф. А. Тюнина, 1926)

Корма	Нагрузка задней кишки, мг				
	30.10	30.11	29.12	26.01	9.03
Сахарный мед	18,9	22,3	31,5	38,2	43,4*
Цветочный мед (50%)+сахарный мед (50%)	21,5	31,4	34,2	42,3*	52,7
Светлый мед с примесью пади	17,5	26,4	43,9*	48,3	65,6
Темный мед (недоброкачественный)	22,5	47,9*	41,9	48,7	51,6
Падь	21,6*	60,3	79,3	66,1	51,4

* – начало поноса.

Понос у пчел, питающихся зимой падевым медом, возникает вследствие накопления чрезмерно водянистых экскрементов. У пчел происходит нарушение функции всасывания воды и растворенных в ней веществ. Ядовитые вещества, находящиеся в пади, и большое количество минеральных солей нарушают функции ректальных желез пчел, снижают активность фермента каталазы, играющей защитную роль в задней кишке. Лучше всего пчелы зимуют на светлом меде.

Чтобы предотвратить гибель пчел в конце лета, пчеловод обязан тщательно и своевременно проанализировать качество зимних кормовых запасов для пчел на присутствие в них пади и ядохимикатов. При обнаружении даже небольших доз мед следует отобрать и дать сахарный сироп в количестве, достаточном для зимовки.

Для зимы непригоден мед, отличающийся повышенной склонностью к кристаллизации: мед с крестоцветных растений (горчицы, сурепки, рапса), а также вереска, хлопчатника и подсолнечника в засушливые годы. Закристаллизовавшийся мед становится недоступен пчелам, и они погибают зимой от голода.

Кроме ботанического происхождения и химического состава на кристаллизацию меда заметное влияние оказывают возраст сотов, наличие зародышевых кристаллов, нарушение целостности содержимого ячейки, перепад температур.

Установлено, что у семей, зимующих преимущественно на темных сотах, на 45% больше кристаллизуются кормовые запасы, на 58% больше семей выходят из зимовки с опоношенными гнездами и, наконец, на 12% больше погибает семей в зимовке по сравнению с семьями, зимующими преимущественно на светлых сотах.

Мед, извлеченный из ячеек вновь отстроенных сотов, не начинает кристаллизоваться в течение 2 мес, что в 5 раз больше по сравнению с началом кристаллизации меда, извлеченного из темного сота. Мед из сотов, в которых пчелы выращивали расплод, в 3,3 раза раньше начинает кристаллизоваться, чем мед, извлеченный из сотов, в которых пчелы вовсе не выращивали расплода.

В темных сотах мед чаще и значительно быстрее закисает. Чтобы предотвратить закисание меда зимой, пчелам оставляют в сотах зрелый (запечатанный) мед. В связи с тем что мед закисает большей частью в крайних сотах гнезда, где менее стабильные условия температуры, при сборке гнезд в ульях оставляют столько сотов, сколько их обсиживается пчелами. На крайних сотах не должно быть распечатанного меда.

Вызывают кристаллизацию меда в сотах и резкие смены температуры в улье. Быстрее всего мед кристаллизуется при температуре 13—14°С, при более высокой и низкой температуре скорость кристаллизации уменьшается. В сильных пчелиных семьях, в которых все соты полностью обсиживаются пчелами, мед кристаллизуется очень редко.

В качестве центров кристаллизации могут выступать и пыльцевые зерна, попавшие с нектаром в мед. Поэтому меды, содержащие повышенное количество пыльцевых зерен, кристаллизуются значительно быстрее.

Кристаллы могут остаться в ячейках после откачки меда из сотов, когда мельчайшие капельки меда на стенках ячеек подсыхают. Чтобы предупредить кристаллизацию, соты после откачки меда следует давать пчелам на „осушку", они выбирают с них все мельчайшие остатки меда.

Установлено, что пчелы, которые во время зимовки питаются только медом, живут меньше тех, которые наряду с медом потребляют белковый корм. Чем больше запасов перги, тем сильнее защитные свойства организма.

К. Гермак (1985) установил, что в семьях, где полностью отсутствовала перга (безбелковая диета), отход пчел за зиму составил 78%, а в семьях, зимовавших на меду и имевших обильные запасы перги, – всего лишь 6,4%.

ЗИМОСТОЙКОСТЬ ПЧЕЛ

Зимостойкость – свойство пчел переносить неблагоприятные условия зимы в конкретных климатических условиях. Высокая зимостойкость пчел имеет большое значение в местах с длительной зимой (6 мес и более). Разные породы пчел и даже отдельные семьи обладают различной зимостойкостью (табл. 23).

23. Результаты зимовки семей пчел различных пород (по М. В. Жеребкину, 1979)

Показатели	Среднерусские			Кавказские	Крайнские	Итальянские
	Центральной области РСФСР	Башкирии	Дальнего Востока			
Отход пчел за зиму, улочек	1,2	1,1	1,1	1,9	1,2	2,3
Расход корма на улочку пчел, кг	1,4	1,5	1,3	1,8	1,1	1,6
Масса задней кишки весной, мг	18,2	15,7	14,6	18,1	22,0	18,5
Опоношеиность гнезд, баллов	2,9	2,5	2,9	4,5	4,0	5,0
Пораженность пчел нозематозом, %	65,5	57,2	41,1	97,7	65,3	99,5
Количество расплода весной, ячеек	173	168	170	152	183	150

Как видно из данных табл. 23, пчелы южного происхождения, завезенные в северные районы, плохо переносят условия суровой зимы, что отражается на их продуктивности. Южные районы страны заселяют слабозимостойкие пчелы, которые приспособились к короткой и теплой зиме. Высокой зимостойкостью обладают пчелы среднерусской породы, которые приспособились к суровой и продолжительной зиме.

Зимостойкость пчелиных семей определяют весной после зимовки по целому ряду признаков.

Количество израсходованного корма. Известно, что за зимний период одна пчелиная семья расходует до 10–12 кг меда, тогда как пчелы отдельных таких же по силе семей могут потреблять за тот же период лишь половину этого количества. Обычно учитывают не общие кормовые затраты за зимний период, а расход корма на единицу живой массы перезимовавших пчел (на 1 кг пчел, на улочку, или 0,3 кг перезимовавших пчел). Этот показатель более объективно отражает экономию пчелами семей зимних кормов.

Степень ослабления пчелиных семей. Если сравнить силу пчелиных семей осенью и весной, то всегда бывает разница, которая характеризует степень ослабления пчелиных семей за зимний период. Этот показатель выражается количеством погибших пчел за зиму, выраженный в граммах или улочках. У хорошо перезимовавших семей количество погибших пчел не превышает 100 г, а у плохо перезимовавших – в 10–15 раз больше.

Чистота гнезд. Слабозимостойкие пчелы не могут в течение длительной зимовки удерживать в своем кишечнике каловые массы, поэтому весной их гнезда бывают сильно опоношенны. У зимостойких семей гнезда весной бывают чистыми. Обычно чистоту гнезд оценивают в баллах.

Устойчивость пчел к заболеваниям. Сильная опоношенность гнезд семей пчел часто бывает следствием их заболевания нозематозом. Установлено, что слабозимостойкие пчелы значительно чаще бывают поражены нозематозом, чем пчелы зимостойких пород. У больных пчел нарушается углеводный, жировой, минеральный и водный обмен. Изменение обмена веществ у больных пчел приводит к ускоренному старению организма. Степень поражения пчел нозематозом устанавливают микроскопическим исследованием их средней кишки.

Способность пчел выращивать расплод весной. В успешно перезимовавших семьях пчелы сохраняют высокую способность по выращиванию большого количества расплода весной. За счет этого они интенсивно развиваются весной. Напротив, ослабленные семьи с изношенными пчелами не способны выкармливать большое количество расплода. Весной они сильно ослабевают и долго остаются в таком состоянии.

Обычно учитывают способность пчел по выращиванию расплода в течение 36 дней после выставки семей из зимовника. С этой целью проводят три периодических учета количества расплода в семьях через каждые 12 дней.

Каждый показатель принято выражать в условных баллах. Сумма баллов по всем учтенным показателям позволяет выявить высокозимостойкие и слабозимостойкие пчелиные семьи и судить о зимостойкости группы семей (породы).

Кроме определения зимостойкости пчел по результатам зимовки, существует способ оценки этого хозяйственно полезного признака по косвенным показателям. По косвенным показателям можно заблаго-

временно прогнозировать зимостойкость пчел. В настоящее время выявлены ряд морфологических и физиологических показателей, которые находятся в тесной корреляционной связи с результатами зимовки семей пчел, о чем было сказано выше. Так, с зимостойкостью пчел тесно коррелирует масса тела рабочих пчел, состояние их внутренних органов (гипофарингеальных желез, жирового тела и яичников), количество резервных веществ в теле осенью и содержание воды в организме, активность каталазы ректальных желез и ряда других ферментов.

Н. И. Кривцов (1975), изучая зимостойкость пчел как селекционный признак, выявил, что многие показатели этого признака в той или иной мере коррелируют между собой. Анализ большого фактического материала показал, что расход корма за зиму коррелирует с такими признаками, как зимний отход пчел (степень ослабления семей), активность каталазы ректальных желез осенью и др.; каловая нагрузка кишечника перед выставкой пчел из зимовника – со степенью опоношенности гнезд и активностью каталазы ректальных желез осенью; количество печатного расплода ранней весной – с силой семей.

ВОЗОБНОВЛЕНИЕ АКТИВНОСТИ ПЧЕЛ К КОНЦУ ЗИМОВКИ

Зимнее неактивное состояние пчел нарушается обычно за 1,5–2 мес до выставки из зимовника. Температура в центре клуба повышается до 33°С и более. Клуб становится рыхлым, и рабочие пчелы начинают более свободно перемещаться. На повышение температуры матка реагирует откладкой яиц. Как правило, в хорошо зимующих семьях в условиях центральных областей РСФСР матки начинают откладывать яйца в конце февраля – начале марта.

В некоторых семьях при самой благополучной спокойной зимовке матки начинают кладку яиц лишь после выставки семей из зимовника и первого очистительного облета.

Первоначально матка откладывает 20–30 яиц в сутки, с приближением весны их количество постепенно возрастает (200, 500 и 750 яиц в сутки).

С появлением в семьях расплода резко возрастает расход пчелами корма, связанный с поддержанием температуры в зоне расплода. Расход корма в это время возрастает вдвое. Наступает критический период в жизни пчелиной семьи, обусловленный опасностью переполнения задней кишки непереваренными остатками корма.

При наступлении относительно теплой погоды (12 ... 14°С в тени) семьи пчел выносят из зимовника. При такой температуре происходит так называемый очистительный облет, во время которого пчелы освобождают кишечник от накопившихся за зиму экскрементов. В первый день облета кишечник пчелы в среднем очищается на 60–80%. Полностью он освобождается от зимнего кала лишь после 2–3 облетов. После этого матки увеличивают кладку яиц, а пчелы начинают усиленно выращивать расплод. Семья из состояния зимнего покоя переходит к периоду активной жизни.

Как показал П. Г. Москаленко (1988), перезимовавшие рабочие особи медоносных пчел не могут стать трутовками -- они стерильны из-за сильного физиологического износа в зимний период, их яичники полностью атрофированы. Пчелы не проявляют агрессивности к чужим пчелам и маткам. Семьи в это время не имеют своей индивидуальности: они легко объединяются и хорошо принимают новых маток.

Степень изношенности пчел к весне и рост пчелиной семьи в первый месяц после выставки из зимовника зависит от силы семьи. Плохо перезимовавшие слабые пчелиные семьи очень медленно развиваются весной, со значительным опозданием наращивают максимальное количество пчел и, как правило, в текущем году не дают товарной продукции.

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 7

Цель занятия. Провести наблюдения за подготовкой пчел семьи к зимовке. Оценить качество кормовых запасов на зимний период.

Необходимое оборудование и материалы. Пчелиные семьи, инвентарь, необходимый для осмотра семей, пружинные весы, походная лаборатория для определения пади в меде; вода, негашеная известь, аптечные весы, спиртовка, различные меды.

Методика проведения занятия. Занятие проводят на пасеке и в лаборатории.

Учащиеся осматривают гнезда пчелиных семей, определяя их силу, количество расплода и корма, оставленного на зимний период. Отмечают отсутствие трутней в семьях. Для определения количества корма каждый сот взвешивают на пружинных весах. Из общей массы вычитают массу самого сота и определяют массу меда в каждом соте. Данные заносят в тетрадь. Кроме того, в тетрадях зарисовывают порядок размещения сотов с кормом в гнезде семьи пчел и место размещения зимнего ложа.

От пчелиных семей отбирают мед (понемногу с разных сотов) в небольшие баночки. На каждой баночке указывают номер пчелиной семьи, из которой взята проба.

Учащиеся переходят в пасечную лабораторию. Им раздают пробы медов: цветочного, пади и меда с примесью пади. Они определяют и записывают цвет, тягучесть, прозрачность, консистенцию каждого образца.

Затем определяют простейшими методами наличие пади в отобранном из семьи меде.

Наиболее распространен метод обнаружения пади в меде по реакции с гидроксидом кальция (известковой водой). Для этого стеклянную баику наполовину заполняют негашеной известью и доверху заливают дистиллированной водой. Смесь тщательно размешивают и дают ей отстояться. В верхней части банки образуется прозрачная жидкость (известковая вода), которую осторожно сливают в другую банку.

Для проверки меда на падь в пробирку кладут 2 г исследуемого меда, добавляют дистиллированную воду и тщательно перемешивают. Затем приливают равный объем известковой воды, хорошо взбалтывают и нагревают пробирку с жидкостью до кипения. Если в меде имеется примесь пади, то в результате реакции образуется хлопьевидный осадок. Чем больше в корме имеется пади, тем больше будет осадка.

Наиболее точным и простым методом определения пади в меде, которым пользуются пчеловоды в условиях пасеки, является реакция уксуснокислого свинца. Данным методом можно установить не только наличие пади, но и определить ее процент в меде. Для проведения анализов пользуются походной лабораторией (рис. 63).

Исследуемый мед стеклянной палочкой переносят в мерную пробирку до

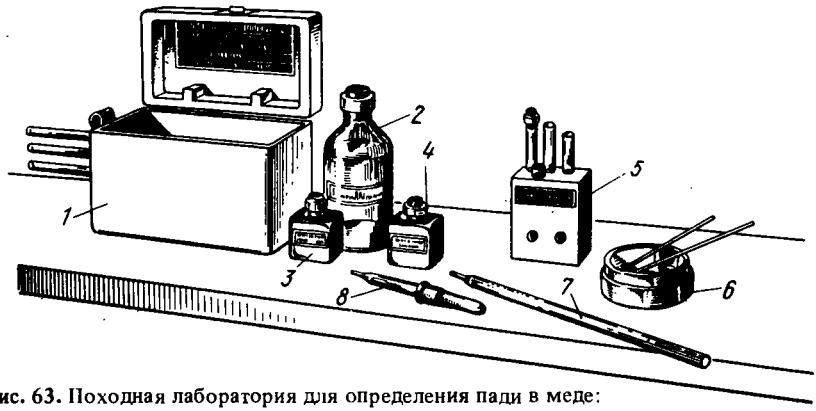


Рис. 63. Походная лаборатория для определения пади в меде:

1 – ящик; *2* – флакон с дистиллированной водой; *3* – флакон с растворимым в воде уксуснокислым свинцом; *4* – флакон с кристаллическим уксуснокислым свинцом; *5* – компаратор с четырьмя пробирками (одна из которых служит эталоном); *6* – фарфоровая чашечка для отбора проб меда; *7* – пипетка для воды; *8* – пипетка для реактива

нижней отметки, что соответствует объему 0,2 см³. Затем пипеткой в эту же мерную пробирку добавляют воду точно до второй метки. Содержимое пробирки тщательно перемешивают и переливают в большую пробирку. Остатки меда в мерной пробирке смывают еще таким же количеством воды и снова сливают в ту же большую пробирку. В приготовленный раствор исследуемого меда прибавляют маленькой пипеткой две капли раствора уксуснокислого свинца. После энергичного взбалтывания (чтобы разбить образовавшиеся хлопья) пробирку вставляют в компаратор рядом с пробиркой-эталоном и сравнивают их прозрачность. Если исследуемый мед содержит падь, то через пробирку с раствором этого меда предметы плохо видны вследствие образовавшейся в ней мути. При добавлении в эту пробирку дистиллированной воды по каплям мутность постепенно ослабевает и прозрачность раствора выравнивается. Подсчитывают количество капель, пошедших на ослабление мутности раствора. Результаты подсчетов записывают в тетрадь и делают выводы о пригодности меда для зимовки.

Если количество прибавленных капель воды не превышает 10, то такой мед считается пригодным для зимовки пчел. Мед считается падевым и непригодным для зимовки пчел, если количество добавленных капель воды превышает 60. При количестве капель от 11 до 60 – мед можно использовать для зимовки, вместе с тем целесообразно часть такого меда заменить сахаром.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Расскажите о признаках подготовки пчелиных семей к зимовке. 2. Каковы физиологические особенности пчел, идущих в зиму? 3. При какой температуре окружающей среды пчелиные семьи разной силы формируют зимний клуб? 4. Какова структура зимнего клуба? 5. Какие факторы влияют на место формирования зимнего клуба? 6. Какая температура поддерживается в корке клуба? 7. Какова минимальная температура, поддерживаемая пчелами в тепловом центре зимнего клуба? 8. В каких пределах колеблется относительная влажность воздуха в зимнем клубе? 9. Какова взаимосвязь зимостойкости пчел с концентрацией CO_2 в зимнем клубе? 10. Какую предельно максимальную нагрузку калом задней кишки выдерживают пчелы зимой? 11. Назовите основные показатели, характеризующие зимостойкость пчел.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие 3

Введение 4

РАЗДЕЛ I. **МОРФОЛОГИЯ МЕДОНОСНОЙ ПЧЕЛЫ**

Глава 1. **Внешнее строение** 15

Головной отдел 15
Грудной отдел 22
Брюшной отдел 24
Наружные покровы 30
Лабораторная работа № 1 33
Контрольные вопросы 33

Глава 2. **Органы движения** 34

Ножки 34
Крылья 38
Лабораторная работа № 2 42
Контрольные вопросы 43

РАЗДЕЛ II. **АНАТОМИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ МЕДОНОСНОЙ ПЧЕЛЫ**

Глава 3. **Пищеварительная система** 44

Органы пищеварения 44
Корма, переработка кормов, пищеварение 51
Лабораторная работа № 3 59
Контрольные вопросы 60

Глава 4. **Кровеносная и выделительная системы** 60

Кровеносная система 60
Выделительная система 73
Лабораторная работа № 4 75
Контрольные вопросы 75

Глава 5. **Дыхательная система** 76

Строение дыхательной системы 76
Процесс дыхания 78
Лабораторная работа № 5 82
Контрольные вопросы 83

Глава 6. **Органы размножения** 83

Половая система трутня 84
Сперматогенез 87
Половая система матки 88
Половая система рабочей пчелы 90

Оогенез 93
Оплодотворение яиц и откладка их маткой 95
Процесс спаривания 96
Лабораторная работа № 6 100
Контрольные вопросы 100

Глава 7. **Рост и развитие особей пчелиной семьи** 102

Эмбриональное развитие 102
Постэмбриональное развитие 104
Особенности развития матки 114
Особенности развития трутня 116
Лабораторная работа № 7 117
Контрольные вопросы 118

Глава 8. **Нервная система** 118

Строение нервной системы 118
Рефлекторная деятельность пчел 123
Лабораторная работа № 8 128
Контрольные вопросы 129

Глава 9. **Органы чувств** 129

Органы зрения 129
Органы хеморецепции 133
Органы механорецепции 136
Ориентирование пчел в пространстве 139
Лабораторная работа № 9 140
Контрольные вопросы 141

РАЗДЕЛ III. **ОБЩЕСТВЕННЫЙ ОБРАЗ ЖИЗНИ ПЧЕЛИНОЙ СЕМЬИ**

Глава 10. **Происхождение общественного образа жизни у пчел** 142

Контрольные вопросы 145

Глава 11. **Семья пчел и ее гнездо** 145

Состав пчелиной семьи 145
Гнездо пчел 149
Практическое занятие № 1 153
Контрольные вопросы 155

Глава 12. **Формы взаимосвязей в пчелиной семье** 155

Феромоны 155
Пищевые контакты 158
Сигнальные движения 159
Ориентирование по аромату нектара, запахам 160
Разделение труда 160
Практическое занятие № 2 161
Контрольные вопросы 162

Глава 13. **Микроклимат в гнезде пчел** 162

Контрольные вопросы 167

Глава 14. **Восковыделение. Строительная деятельность пчел** 167
Восковыделительные железы 168
Строительство сотов 170
Факторы, влияющие на восковыделение и строительную деятельность пчел 171
Старение сотов 178
Лабораторная работа № 10 180
Практическое занятие № 3 181
Контрольные вопросы 181

Глава 15. **Рост пчелиной семьи** 181
Практическое занятие № 4 186
Контрольные вопросы 187

Глава 16. **Использование медосбора. Опыление растений пчелами** . . 187
Летная деятельность пчел 187
Отыскивание источников корма. Мобилизация пчел на его сбор 191
Группы пчел, участвующие в сборе и переработке нектара 195
Факторы, влияющие на продуктивность семьи 196
Опыление сельскохозяйственных культур 204
Медоносная пчела и окружающая среда 209
Практическое занятие № 5 210
Контрольные вопросы 211

Глава 17. **Роение** 211
Признаки подготовки семьи к роению 213
Выход роя 214
Факторы, влияющие на появление роевого состояния . . . 216
Практическое занятие № 6 216
Контрольные вопросы 217

Глава 18. **Зимовка пчел** 217
Подготовка пчел к зимовке 218
Физиологические особенности пчел, идущих в зиму 221
Формирование зимнего клуба 224
Значение качества кормов для нормальной зимовки 228
Зимостойкость пчел 232
Возобновление активности пчел к концу зимовки 234
Практическое занятие № 7 235
Контрольные вопросы 236

УЧЕБНОЕ ИЗДАНИЕ

Лебедев Вячеслав Иванович,
Билаш Наталия Григорьевна

БИОЛОГИЯ МЕДОНОСНОЙ ПЧЕЛЫ

УЧЕБНИК ДЛЯ ТЕХНИКУМОВ

Зав. редакцией *В. И. Орлов*
Художественный редактор *Н. А. Никонова*
Технический редактор *Н. С. Шуршалова*
Корректор *М. Д. Писарева*

ИБ № 5338

Сдано в набор 29.12.90. Подписано в печать 24.04.91. Формат 60×88$^{1}/_{16}$. Бумага офсетная № 2. Гарнитура „Пресс-Роман". Печать офсетная. Усл. печ. л. 14,70. Усл.-кр. отт. 14,70. Уч.-изд. л. 16,85. Изд. № 163. Тираж 50 000 экз. Заказ № 875. Цена 1 р. 20 к.

Ордена Трудового Красного Знамени ВО „Агропромиздат",
107807, ГСП-6, Москва, Б-78, ул. Садовая-Спасская, 18.

Московская типография № 8
Государственного комитета СССР по печати,
101898, Москва, Хохловский пер., 7.