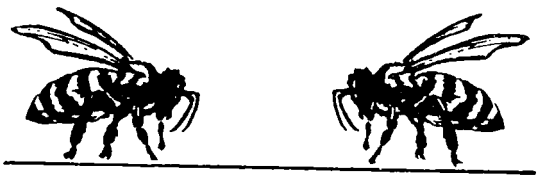
Е.К.Еськов

ЭТОЛОГИЯ МЕДОНОСНОЙ ПЧЕЛЫ



Е.К.Еськов

ЭТОЛОГИЯ МЕДОНОСНОЙ ПЧЕЛЫ



МОСКВА «КОЛОС» 1992

УДК 638.12

Еськов Е. К. Этология медоносной пчелы. – М.: Колос, 1992 – 336.
ISBN 5–10–000695–1

В книге обобщены материалы собственных исследований автора и многочисленные публикации (отечественные и зарубежные) по различным вопросам этологии медоносной пчелы. Изложены филогенез пчелиной семьи, видовая адаптация, внутригнездовая сигнализация и пространственная ориентация пчел. Большое внимание уделено анализу физиологии органов чувств пчел, средствам кодирования, переработки и обеспечения надежности связи. Прослежено возникновение социальности у пчелиных.

Для научных работников в области пчеловодства.

Табл. 17. Ил. 66. Библиогр.: 414 назв.

Редактор В. М. Балакин

$\frac{\text{Е}\ \ 370502100–203}{035(01)–92}$ 76–92

ISBN 5–10–000695–1

© Е. К. Еськов, 1992

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение 3

Возникновение социальности и структурная организация пчелиной семьи 5

Возникновение социальности 6
Гнездовые постройки и трофическое обеспечение потомства 6
Состав семьи и морфофункциональная дифференциация ее членов 23
Механизмы социальной консолидации 40
Заключение 50

Организация индивидуального поведения 55

Зрение и визуальная ориентация 55
Визуальная ориентация 66
Секреция феромонов и хемоориентация 79
Генерация и восприятие звуков 109
Генерация и восприятие электрических полей 128
Ориентация в гравитационном и геомагнитном полях 134
Локомоция 149
Полет 154
Термоадаптация 168
Заключение 195

Организация группового поведения 201

Поведение изолированных групп 201
Внутригнездовая терморегуляция 213
Защита гнезда 226
Отношение пчел к электромагнитным полям 233
Трофические контакты и сигнальные движения 248
Роль ольфакторных сигналов в системе трофической мобилизации . . . 257
Акустические сигналы фуражиров 261
Переселение и размножение пчелиных семей 281
Заключение 296
Указатель литературы 303





ВВЕДЕНИЕ

Заинтересованное отношение человека к пчелам уходит в глубокую древность, когда он добывал себе пищу собирательством. Поселения пчел привлекали человека обилием содержавшихся в них запасов углеводной (мед) и белковой (цветочная пыльца и расплод) пищи. Однако, чтобы воспользоваться ею, необходимы были умение обнаруживать пчелиные жилища и опыт их разорения, обеспечивающий защиту охотника от ужалений, которые представляли опасность для его жизни. Накопление такого опыта имело наибольшую вероятность в местах с высокой плотностью пчелиных поселений. Судя по изображениям эпохи мезолита, обнаруженным в пещерах Восточной Испании, человек не менее 7–9 тыс. лет назад уже в совершенстве владел приемами охоты на пчел.

На основе совершенствования приемов охоты зарождался пчелиный промысел. Его развитие и совершенствование стимулировали в значительной мере трудности, связанные с обнаружением пчелиных поселений, и острая конкуренция между охотниками. В роли конкурентов выступали также животные, которых привлекал мед, или сами пчелы. Все это побуждало человека к охране и наблюдению за пчелиными поселениями, что способствовало ускорению накопления опыта обращения пчелами.

Пчелиный промысел в разных формах существовал и совершенствовался в течение нескольких тысячелетий. К одной из форм пчелиного промысла относится бортничество. Оно уже на начальных стадиях развития включало в себя элементы заботы о пчелах, что выражалось в подготовке мест для поселения роев. Для этого в деревьях выдалбливались полости, называемые бортями. Именно за это такой пчелиный промысел получил название бортевого (бортничества). Бортничество имело широкое развитие в Древней Руси. В усовершенствованной форме оно сохранилось до наших дней в заповедниках Башкирии. Бортничество способствовало интенсивному накоплению знаний о поведении пчел.

Первые обобщения знаний о поведении пчел содержатся в биологических трактатах Аристотеля, написанных в 4 в. до нашей эры. Однако долгое время после этого основные принципы

организации пчелиной семьи оставались нераскрытыми. Значительные достижения в изучении биологии пчел были выполнены на границе 16–17 вв. В конце 16 в. Л. М. де Тореесу удалось обнаружить, что «царица» пчелиной семьи выполняет репродуктивную функцию. В начале 17 в. Г. Батлер установил половую принадлежность трутней, а Р. Рамнат выяснил это в отношении рабочих пчел.

Медоносная пчела была и остается предметом пристального изучения этологов, физиологов, энтомологов и специалистов аграрного комплекса. Достижения по этологии и физиологии органов чувств пчелы, полученные в последние годы, повлияли на успешное развитие общей биологии. Расшифровка уникальных принципов поддержания гомеостаза семьи, механизмов пространственной ориентации и сигнализации пчел открыла новые перспективы для управления их поведением.





ВОЗНИКНОВЕНИЕ СОЦИАЛЬНОСТИ И СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ПЧЕЛИНОЙ СЕМЬИ

Медоносная пчела (Apis mellifera L.) входит в состав надсемейства Apoidea (пчелиные), образующего большую группу (около 20% видового состава) в прогрессирующем отряде Hymenoptera (перепончатокрылые). Для пчелиных характерна антофилия (питание пыльцой и нектаром), получившая развитие в ходе сопряженной эволюции с цветковыми растениями. С их многообразием и различиями условий обитания связана прогрессивная дифференциация представителей надсемейства. Однако общность происхождения и сходство генеральных направлений отбора породили параллельное развитие, что выражается в наличии черт морфофизиологического сходства. Оно заходит иногда настолько глубоко, что затрудняет таксономическую дифференциацию и выявление степени родства.

Перепончатокрылые представляют собой быстро эволюционирующую филогенетическую ветвь, возникшую в палеозое среди представителей отряда Miomoptera и образовавшую к середине триаса предковую группу Xyelidae (Berland, Bernard, 1951; Попов, 1953). От нее берут начало современные перепончатокрылые, которых условно по используемому пищевому субстрату делят на низших и высших. Первые из них фитофаги, вторые – энтомофаги. К высшим относят также вторичных фитофагов.

К середине юры низшие перепончатокрылые достигли своего расцвета, а высшие в это время только начинали дифференцироваться. Но уже в палеоцене (63–54 млн лет назад) перепончатокрылые как отряд сформировались настолько, что на уровне семейства практически не отличались от современных. Последующий ход их развития ознаменован преимущественно перераспределением соотношения между некоторыми семействами в основном за счет преобразований на уровне низших таксонов. Что касается пчелиных, то их численность значительно увеличилась в конце олигоцена – начале миоцена (Расницын, 1980, 1980а). Это происходило примерно 29–18 млн лет назад.

Большинство видов современного надсемейства пчелиных представлено одиночноживущими насекомыми. Различные формы

социальной (общественной) организации обнаружены у некоторых представителей семейств Apidae (апиды, настоящие пчелы), Bombidae (шмели), Halictidae (галактиды, пчелы-галиктиды), Anthophoridae (антофориды) и Euglossiedae (эуглоссиды). Медоносная пчела, входящая в семейство апид, выделяется в нем наивысшим уровнем социальной организации. При этом все четыре вида, входящие в род Apis, относятся к типичным социальным насекомым.

В отряде перепончатокрылых социальные насекомые имеются не только среди пчелиных. Полностью социальными видами представлено надсемейство Formicoidea (муравьи). Среди других 35 отрядов насекомых социальный образ жизни ведут лишь представители Isoptera (термиты). Этот отряд в отличие от перепончатокрылых состоит только из социальноживущих несекомых.

ВОЗНИКНОВЕНИЕ СОЦИАЛЬНОСТИ

Наличие среди пчелиных широкого спектра жизненных форм – от типичных одиночных до высокоорганизованных общественных – позволяет проследить общие закономерности возникновения и развития социальности. Основные направления, по которым она могла развиваться, можно в известной мере восстановить, сопоставляя разный образ жизни современных пчелиных.

ГНЕЗДОВЫЕ ПОСТРОЙКИ И ТРОФИЧЕСКОЕ ОБЕСПЕЧЕНИЕ ПОТОМСТВА

ОДИНОЧНОЖИВУЩИЕ ВИДЫ ПЧЕЛИНЫХ

Одиночноживущие пчелы в качестве укрытий чаще всего используют различные полости в растениях или грунте. Полости обычно подвергаются вначале обработке (углублению, расширению, очистке), после чего в них возводятся ячейки или камеры для развивающегося потомства. Многие виды, поселяющиеся в грунте, сами выкапывают в нем ходы и полости. У всех типичных одиночноживущих видов этим занимается самка, готовая к выполнению репродуктивной функции.

Инстинкты строительства ячеек и использования для них различных природных материалов характеризуются выраженной видовой специфичностью. Однако сходство наследственной основы пчелиных и обитание многих из них в сходных условиях привело к развитию параллелизмов гнездового поведения. В то же время у близких видов в связи с конкуренцией за места

гнездования и кормовые участки нередко прослеживается конвергентное сходство строительных инстинктов.

Морфофизиологические и этологические приспособления, на основе которых могли зарождаться сложные формы социальной организации, прослеживаются у типичных одиночноживущих пчел, например у представителей семейства Megahilidae (мегахилиды). Они гнездятся в самых разных местах. Большинство видов устраивает гнезда в укрытиях, используя для этого полости в сухих стеблях травянистых растений, древесине, галлах, грунте или среди камней. При этом пчелы могут использовать готовые укрытия или сооружать их в подходящих местах, удаляя мягкую сердцевину в стеблях сухих растений, выкапывая тоннели в грунте и т. п. Некоторые виды сооружают гнезда на открытых поверхностях.

К простейшим типам гнездового поведения относится использование общих гнездовых полостей, в которых пространство и корм не разграничиваются среди развивающихся особей. Такие гнездовые конструкции обнаружены (Радченко, 1978) у пчелы Metallinella atrocaerulea Schill. Она поселяется в готовых неглубоких полостях в древесине, имеющих одно входное отверстие. Предпочитаются изогнутые вниз полости глубиной от 3,5 до 8 см и сечением от 2×3 до 3×5 мм (рис. 1, *А*). Самка не занимается расширением, углублением или выравниванием полости. Не обнаружено также, чтобы ее поверхность покрывалась какими-либо материалами или выделениями самки-основательницы.

Полость, выбранную для гнездования, самка заполняет пыльцой, смоченной нектаром. По мере заполнения полости кормом самка откладывает в него яйца. Их количество в зависимости от объема гнезда колеблется от 4 до 12. Гнездовая деятельность пчелы завершается запечатыванием гнезда пробкой из измельченных листьев. В достаточно глубоких полостях пробка возводится внутри прохода. Между пробкой и пыльцевой массой оставляется небольшой воздушный зазор.

С неодновременной откладкой яиц и неравномерным распределением их в кормовой массе связана хаотичность размещения развивающихся пчел в гнездовой полости. Первыми завершают личночную стадию и окукливаются особи, вылупившиеся из яиц, отложенных в начале освоения гнезда у его основания, последними – в верхней части со стороны, обращенной к пробке. Потребление корма вынуждает личинок перемещаться. К этому их побуждает также потребность в определенном пространстве для окукливания.

В надсемействе пчелиных использование для развивающихся особей общей гнездовой камеры встречается очень редко. Такой тип гнездования наряду с M. atrocaerlea обнаружен в семей-

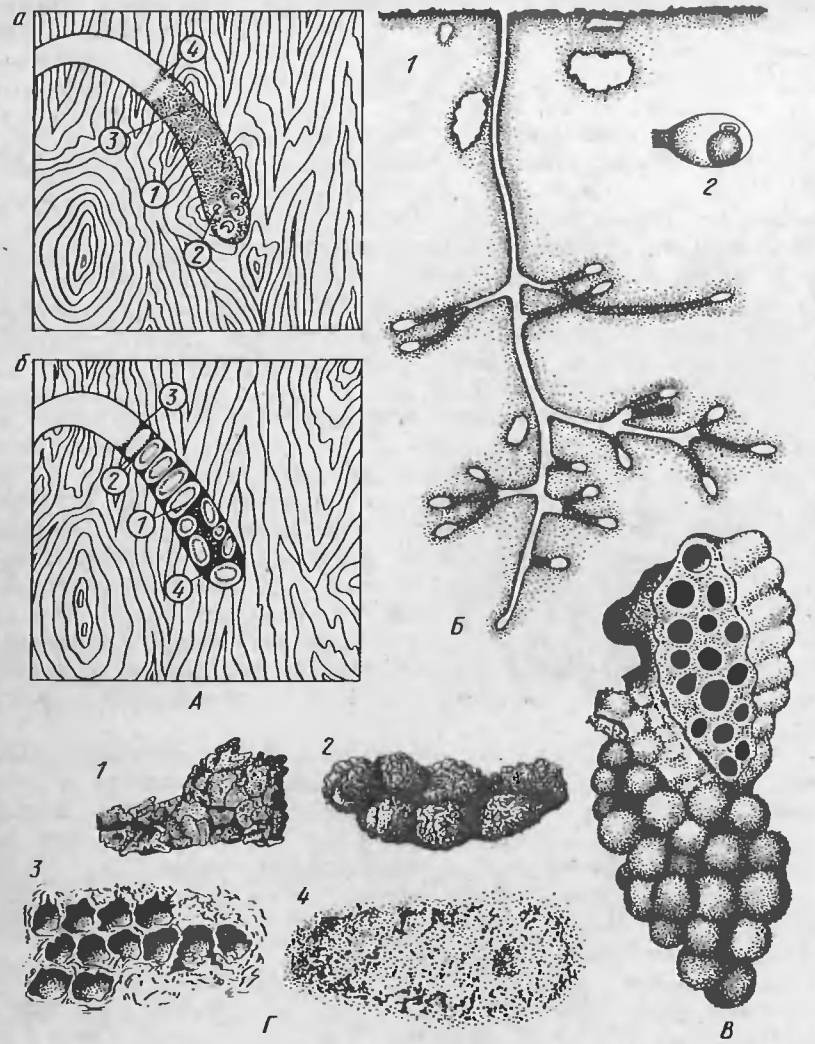


Рис. 1. Гнездовые постройки одиночноживущих пчел:

А – гнездо Metallinella atrocaerula с развивающимися пчелами: *а* – пчелы на стадии яйца и личинки (*1* – пыльца; *2* – личинка; *3* – яйцо; *4* – пробка); *б* – на стадии куколки (*1* – кокон, *2* – экскременты; *3* – пробка; *4* – несформированный кокон) (по Радченко, 1978); *Б* – схема гнезда Nomioides minutissimus (*1*) и одна из запечатанных ячеек с кормом и яйцом (*2*) (по Радченко, 1979); *В* – земляной сот пчелы Halictus quadricinctus (по Благовещенской, 1983); *Г* – гнездовые постройки Hophilis antbocopoides: *1* – начало строительства; *2* – отстроенное неукрытое гнездо; *3* – полностью укрытое гнездо; *4* – укрытие и боковые стенки ячеек удалены (по Eickwort, 1972).

стве Anthophoridae у представителей рода Allodapini. Незначительное представительство видов с таким примитивным типом гнездования в бурно прогрессирующем надсемействе пчелиных объясняется зарождением и развитием у них более совершенных инстинктов заботы о потомстве, основанных на принципе его индивидуальной изоляции. Обладатели таких инстинктов за счет преимущества в освоении новых экологических ниш получили широкие возможности для увеличения многообразия жизненных форм.

В результате отбора на обеспечение индивидуальной изоляции развивающихся особей совершенствовалась конструкция ячейки. На этом пути она превращалась в элементарную единицу гнездовой постройки. В зависимости от условий обитания и морфофизиологических особенностей пчелы используют для строительства ячеек самые различные материалы. Многие виды мегахилид сооружают ячейки из кусочков листьев или лепестков цветов. Внутренняя часть ячейки имеет цилиндрическую или близкую к ней форму. Размер ячеек отличается у разных видов мегахилид и зависит от величины пчел. Толщина стенок ячеек определяется в основном размером гнездовой полости. Обычно чем больше отличается размер полости от внутреннего диаметра ячейки, тем толще ее стенки. Необходимость увеличения расхода материала и соответственно энергии на строительство ячеек в относительно широких полостях побуждает пчел искать полости, которые мало отличаются от внутреннего диаметра ячейки. Например, пчелы-листорезы (Megachile rotundata) предпочитают поселяться в тоннеле диаметром 6–6,5 мм. Вынужденное ограничение диаметра ячеек в узких полостях приводит в конечном счете к уменьшению размеров развивающихся в них пчел. Диаметр ячейки влияет также на соотношение самцов и самок, развивающихся в одной гнездовой полости. Это объясняется тем, что оплодотворенные яйца, из которых развиваются самки, откладываются в ячейки, возводимые в начале строительства гнезда, а неоплодотворенные – в последние (ближе к выходу).

Между развивающимися самками и самцами существует дискриминация в обеспеченности кормом. Самки снабжаются им обильнее, чем самцы (Песенко, 1982). Такими средствами обеспечивается протандрия, что достигается за счет ускоренного развития самцов.

В достаточно глубоких полостях пчела-листорез может сооружать до 20 ячеек. Каждую из них самка-основательница вначале заполняет пыльцевой массой, а затем откладывает на нее яйцо. После этого пчела закрывает (запечатывает) ячейку крышкой, которая сооружается из 1–6 кусочков листьев, используемых для строительства ячейки. В небольших полостях

могут сооружаться всего 1–2 ячейки. В таких случаях самка осваивает несколько гнездовых полостей. При репродуктивном потенциале около 40 потомков в течение суток пчела может отложить не более двух яиц. Этим ограничивается скорость гнездовой деятельности (Stephen et al., 1969).

Строительство гнезда заканчивается сооружением пробки, между которой и ближайшей к выходу крышкой обычно оставляется небольшая воздушная полость. На пробку пчела расходует от 8 до 50 кусочков листьев (Stephen, Torchio, 1961; Gerber, Klostermeyer, 1972). Пробка выполняет защитную роль, уменьшая отрицательное воздействие внешних факторов среды. Кроме того, она воспринимается другими самками как внутривидовой ориентир, указывающий, что гнездовое место занято. Если пробку удалить, то другие пчелы-листорезы при недостатке мест для гнездования, разоряют сооруженное гнездо и возводят свое (Stephen et al., 1969).

Использование листьев растений для строительства гнезда у мегахилд получило широкое распространение потому, что этот строительный материал имеется у них всегда, да к тому же практически в неограниченном количестве. Обычно сложнее подобрать подходящие полости, которые должны выполнять роль опоры для ячеек и функцию первичной защиты от неблагоприятных факторов среды.

Независимость развивающихся пчел от состояния гнездовой полости возрастает с повышением изоляционных свойств ячеек. Этому способствовало усложнение строительных инстинктов, направленное на повышение прочности и монолитность ячейки. На этом пути получило развитие использование для сооружения пробок таких материалов, которыми можно надежно запечатать развивающуюся особь в полости с невыровненной внутренней поверхностью.

Пчелы рода Chelostoma (Megachilidae), поселяющиеся в стеблях бамбука, древесных полостях и т. п., перегородки между соседними ячейками сооружают из почвы (Maciel, 1976). Смолообразные вещества используют для этого пчелы рода Heriades (Meciel, 1976, 1977). Всю внутреннюю часть ячейки покрывает смолой Megachile sculpturalis (Tsuneki, 1970). Такие покрытия надежнее, чем из кусочков листьев, защищают корм от неблагоприятного воздействия гигрофактора, а развивающихся особей – от проникновения в ячейку мелких врагов и паразитов.

Поселение в укрытиях с достаточно высокими гидроизоляционными свойствами и размерами, удовлетворяющими потребностям развивающихся особей, позволяет пчелам обходиться без сооружения ячеек. В такой ситуации необходима лишь пробка. Например, Osmia rufohirta и O. bicolor (Megachilidae), по-

селяющиеся в пустых раковинах улиток, используют каждую из них для одной развивающейся особи. Для этого раковина вначале очищается, затем снабжается кормом и после откладки яйца запечатывается пастой из пережеванных листьев. При этом O. rufohirta нередко перекатывает свое гнездо, укрывая его в растительности, а O. bicolor закапывает в почву (Grozdanic, 1969, 1971). Слой почвы обеспечивает повышение защиты развивающейся особи от врагов и неблагоприятных физических факторов среды.

Недостаток подходящих полостей в наземных объектах мог послужить одной из причин поселения пчелиных в грунте. В первую очередь их могли привлекать полости в выходящих на поверхность земли отмерших частях корневой системы, а также тоннели и углубления, оставляемые почвенными беспозвоночными. Например, Megachile albocincta Per приспособилась использовать для гнездования выходящие на поверхность ходы дождевых червей. В качестве материала для строительства ячеек пчела использует кусочки листьев. Строительство первой ячейки начинается в глубине тоннеля, а последней – у его выхода, что сходно с поведением пчел-листорезов, поселяющихся в наземных полостях (Фабр, 1963).

Повышение конкурентоспособности пчел, выращивающих потомство в грунте, шло по пути роста независимости от случайных обстоятельств, приводивших к образованию подходящих полостей. С этим связано усложнение поведения и развитие морфофизиологических приспособлений для самостоятельного сооружения в грунте гнездовых полостей. Простейшим решением этой задачи является выкапывание небольшого углубления, в которое можно поместить хотя бы одну ячейку. Такое гнездовое поведение характерно для пчел Colletes daviesanus (Colletidae), поселяющихся на песчаных, лессовых или известняковых незатененных склонах южной экспозиции. Ячейки возводятся поодиночке или небольшими рядами, включающими до 4 ячеек (Scheloske, 1974). Представители семейства Megachile japonica (Megachilidae) сооружают до 8 гнезд, для каждого из которых выкапывается полость глубиной около 2 см. В ней размещаются всего 1 или 2 ячейки (Maeta, 1979).

Повышению защиты развивающихся особей от отрицательных биотических и абиотических факторов способствовало углубление гнезда. С этим связано усложнение гнездовых инстинктов, что выражается в сооружении тоннеля и отходящих от него выводковых камер (ячеек). Относительно простое гнездо такого типа сооружается пчелой Cantridini aethyctera (Anthophoridae). Она в сухом лесном грунте выкапывает почти вертикальный ход глубиной от 8,4 до 14,5 см, к которому непосредственно примыкает 3–6 ячеек (Vilson, Frankie, 1977). Другой

представитель этого семейства – Anthophora speciosa, поселяясь в плотной песчаной почве, сооружает 6–8 ячеек, которые соединяются с ходом глубиной до 12 см (Mohamed, 1973). Боковые ответвления от входного тоннеля, ведущие к горизонтально расположенным ячейкам, сооружают пчелы Punurginus atriceps и P. occisentalis (Andrenidae). После запечатывания ячеек боковые ходы пчелы засыпают разрыхленной почвой (Rust, 1976).

Сложную сеть разветвлений, соединяющихся с входным тоннелем, возводит Nomioides minutissimus Rossi (Halictidae). В начале строительства гнезда входной тоннель начинается вертикально. Но в дальнейшем может менять направление из-за встречающихся на пути непреодолимых преград или наличия подходящих полостей, которые используются в гнездовой конструкции (рис. 1, *Б*). В горизонтальной плоскости на разной глубине от входного тоннеля отходят боковые ходы, многие из которых разветвляются, заканчиваясь выводковыми камерами (Радченко, 1979). Среди Augochlorella adentata (Halictidae) обнаружено сооружение скоплений ячеек в виде грозди. Они укрепляются на земляных подпорках (столбиках), образуя 1–2 параллельных ряда ячеек, открывающихся в одну сторону (G. Eickwort, K. Eickwort, 1973). Один земляной сот с несколькими десятками ячеек сооружает Halictus guadricinctus (рис. 1, *В*). Он имеет выпуклую или спиральную изогнутую форму. Ширина сота около 6 см, длина – 12,5 см (Благовещенская, 1983).

Изоляция содержимого ячеек обеспечивается покрытием внутренней поверхности ячейки различными влагонепроницаемыми веществами. Ими могут быть выделения растений или самих насекомых. Пользуясь смолой древесных растений, пчела Melipona tourca (Anthophoridae) облицовывает стенки выводковых камер (Leichener, 1975). Преимущества изоляционного материала, получение которого не зависит от обстоятельств, побуждали пчел к использованию собственных выделений.

К наиболее примитивным способам использования собственных выделений можно отнести пропитывание поверхности ячеек оральным секретом. Например, это наблюдается у Nomia melanderi (Halictidae), поселяющейся в щелочной почве (Batra, 1970). Более высокий уровень изоляции содержимого ячеек связан с использованием секрета дюфуровой железы, что обнаружено в семействе Anthophoridae у Anthophora antiope (Batra, 1980) и A. abrupta (Norden et al., 1980). Секрет представляет собой сложную смесь жидких триглицеридов, содержащих одну длинную и две короткие цепи жирных кислот. Этот секрет самка добавляет в корм, заготавливаемый в ячейках для питания личинок (Nordental, 1980). Вероятно, это

имеет отношение к консервации корма и к пищеварению развивающихся особей.

Высокую надежность изоляции содержимого ячеек обеспечивает воск. Он продуцируется у пчел железами покровов тела. Использование воска или воскоподобных веществ обнаружено у одиночноживущих видов Andrenidae у Andrena ovatila (Wafa et al., 1972), Panurginus atriceps (Rust, 1976) и Anthophoridae у Anthophora urbana (Mayer, Johansen, 1976), Ptilothrix bombiformis (Rust, 1980). Этими веществами покрываются обычно лишь стенки ячейки. Что касается пробки, то она сооружается обычно из субстрата, в котором возводится гнездо. Например, A. urbana закрывает ячейку земляной пробкой (Mayer, Johansen, 1976).

Гнездование на открытых поверхностях вынуждалось отсутствием подходящих природных полостей, морфологических приспособлений для обработки имеющихся природных субстратов и (или) их физическими свойствами (высокой прочностью, влажиостью и т. п.). У пчел, поселяющихся на незащищенных субстратах, широко распространено использование в качестве строительного материала мелких камешков, скрепляемых пылью, которая предварительио смешивается с оральными выделениями. Ячейки сооружаются поочередио. В каждую из них помещается корм и откладывается по одному яйцу. После этого самка-основательница запечатывает ячейку. Материал, используемый для запечатывания ячейки, ие содержит камешков, так как они мешали бы выходу пчел, закончивших постэмбриональное развитие. Строительство всего гнезда, содержащего обычно иемногим более десятка ячеек, завершается возведением иад ними дополнительного укрытия (рис. 1, *Г*). Такое гнездовое поведение известио в семействе мегахилид у Chalicodoma pyrenaica (Фабр, 1963), Hoplitis anthocopodes (Eickwort, 1973), Osmia anthocopoides (Priesner, 1981) и других его видов.

ШМЕЛИ

По образу жизни шмели занимают промежуточное положеиие между типичными одиночноживущими и социальными насекомыми. В свою очередь, для представителей семейства (кроме большой группы гнездовых паразитов, называемых шмелями-кукушками) характерна сезонная смена жизиенных форм: зимуют в одиночку, а половозрелое потомство воспроизводят семьей, включающей рабочих особей.

Шмели, обитающие в зонах с холодиым и умеренным климатом, обычно поселяются в различных укрытиях – иорах грызуиов, дуплах деревьев, под соломой, мхом и т. п. Зоиа, занимаемая

расплодом и взрослыми особями, ограничивается различными теплоизолирующими материалами. Ими могут служить сухие частицы мха, соломы, листьев и другие материалы, находящиеся вблизи гнезда. В случае разрушения укрытия шмели немедленно приступают к его восстановлению. Если удалить укрытие и поместить рядом с открытым гнездом вату или подобный ей материал, то шмели будут использовать его для сооружения нового укрытия. Семья B. terrestris, включающая около 50 рабочих особей, за 2–3 дня полностью укрывает гнездо 3–4 слоями ваты. Для связи с внешней средой они оставляют открытыми один или несколько проходов. Роль гидроизоляционной оболочки может выполнять слой воскоподобного вещества, покрывающий внутреннюю поверхность укрытия. Искусственное переселение семьи на слабо защищенную или открытую поверхность при отсутствии материалов, подходящих для укрытия гнезда, может побуждать шмелей возводить надгнездовую оболочку из такого же вещества (Еськов, 1982).

Некоторые виды шмелей приспособились к гнездованию под открытым небом. Развитие этого приспособления, вероятно, побуждалось отсутствием подходящих укрытий для гнездования и (или) биотическими факторами (сильные конкуренты, враги, паразиты и т. п.). По этим причинам, а также благодаря теплому климату B. pullaris (живет в тропиках) освоил для гнездования крону бананов. Для защиты гнездовой полости этот вид использует живые и отмершие листья растения (Janzen, 1971).

Сезонный цикл развития шмелиной семьи начинается с поиска оплодотворенной самкой подходящего места для гнездования, в котором она сооружает ячейку для корма и выводковую камеру для потомства. В качестве строительного материала используется воск, который обычно смешивается с цветочной пыльцой.

Шмели, поселяющиеся в покинутых гнездах своих сородичей, используют для строительства сохранившиеся остатки ячеек и восковых оболочек (Alford, 1971). Возможно также использование других воскоподобных веществ. Если в гнездовую полость поместить пластилин, то шмели могут пользоваться им как строительным материалом, сооружая из него массивные ячейки и камеры. В качестве оснований для кормовых ячеек возможно использование подходящих полостей, имеющих некоторое сходство с ячейкой. Например, шмели могут откладывать корм и помещенную в гнездовую полость опрокинутую пластмассовую пробку, которую достраивают и запечатывают воском (Долгов, 1982).

Перед началом строительства выводковой камеры самка – основательница семьи покрывает смесью воска и пыльцы небольшую часть пола. На это покрытие она помещает пыльцу, которую окольцовывает небольшим восковым валиком. В центре его самка

откладывает первое яйцо и закрывает (запечатывает) его. В результате образуется первая выводковая камера. Она имеет обычно неправильную форму.

В одной выводковой камере, не имеющей никаких разделительных перегородок, развивается одновременно до 8–16 особей. Вторые и последующие яйца самка откладывает в камеру через отверстие, которое она проделывает жалом. После откладки очередного яйца отверстие заделывается. На откладку 8 яиц B. agrorum затрачивает около 3 суток (Akford, 1971).

Вылупившиеся личинки систематически получают корм (нектар и пыльцу). Он вводится в камеру через пыльцевой карман или временные отверстия, продевываемые в камере (Alford, 1971; Sakagami, Zucchi, 1965; Sakagami, 1976). По мере роста личинок самка многократно перестраивает выводковую камеру, увеличивая восковую оболочку. С появлением рабочих особей жизнеспособность семьи возрастает в результате их участия в обеспечении кормом, в строительных работах, охране гнезда от неблагоприятного воздействия биотических и абиотических факторов. По мере развития семьи количество выводковых камер и ячеек для хранения корма увеличивается. Они размещаются обычно беспорядочно на общем основании, используемом на начальных этапах строительства гнезда (рис. 2).

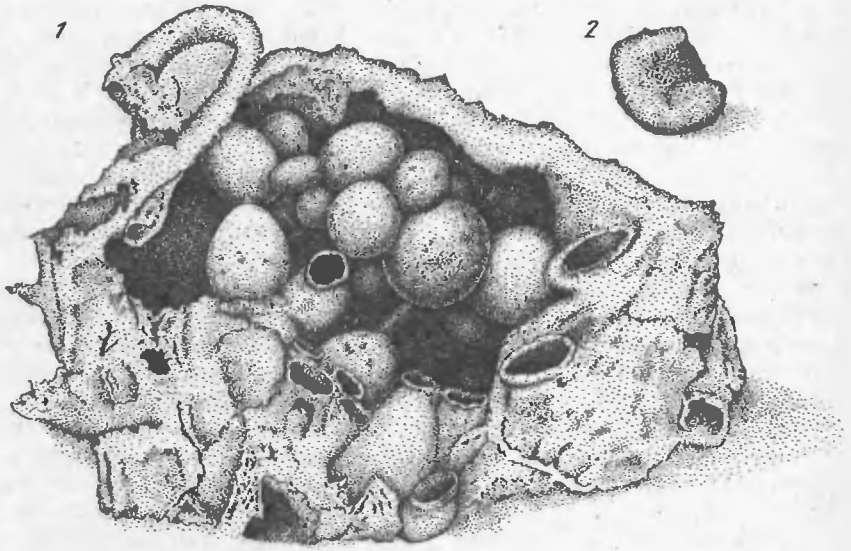


Рис. 2. Вскрытое гнездо шмелей Bombus terrestris (*1*) и увеличенная ячейка после запечатывания яйца (*2*).

Большая группа безжалых пчел (Meliponinae) в отличие от шмелей постоянно живет семьями, структурная организация которых и их численный состав могут существенно различаться. Безжалые пчелы обычно гнездятся в различных природных укрытиях, используя для поселения полости в деревьях или грунте. Некоторые виды поселяются на деревьях (Kerr et al., 1967; Darchen, 1969). Прдходящим местом для гнездования могут служить термитники (Darchen, 1971). Обеспечиваемая ими надежная защита пчелиного гнезда, по-видимому, повлияла на развитие у пчел гнездовых инстинктов вселения не только в пустые, но и в живые термитники. Для этого пчелы вначале сооружают впячивающуюся кувшинообразную полость, которая постепенно увеличивается по мере впячивания в термитник (Darchen, 1969; Wille, Michener, 1973).

Независимо от места поселения гнездовая полость покрывается многослойной оболочкой, толщина которой у Trigona carvina достигает 24 см (Koeniger, 1976). Она возводится из воска, смолы, глины, древесины и т. п. Вход в гнездо имеет форму щели или тоннеля, сооружаемого обычно у Meliponen из глины, у Trigonen из смолы (Behrmann, 1972). Для защиты от врагов и паразитов входное отверстие днем охраняется, а на ночь закрывается пробкой, сооружаемой из материала, используемого для строительства входного тоннеля. Некоторые виды для защиты от муравьев покрывают вход липкими веществами (Ihering, 1903; Rooley, Michener, 1969). В нижней части гнезда, сооружаемого в грунте, может возводиться дренажная трубка для удаления воды (Behrmann, 1972).

Ячейки для расплода и корма отличаются по форме и местоположению в гнезде. Самые большие ячейки сооружаются для хранения запасов меда и пыльцы. Они размещаются на периферии гнезда (рис. 3). У Melipona beehen диаметр таких ячеек составляет 2–3 см (Darchen, Delage-Darchen, 1975). Ячейки для расплода занимают большую часть гнездовой полости. Они имеют относительно небольшие размеры и укрепляются на различных подпорках и столбиках из гнездового материала (см. рис. 3). У некоторых видов расплодные ячейки размещаются группами, образуя грозди. Для большинства же видов характерно горизонтальное размещение этих ячеек. Они обычно примыкают друг к другу, образуя односторонние соты (см. рис. 3). У одного из видов (Dactylurina staudingeri) обнаружены вертикальные двухсторонние соты (Michener, 1974). В них развиваются рабочие особи и трутни. В более крупных ячейках, размещаемых в нижней части сот или на внутренней поверхности оболочки гнезда, развиваются матки (см. рис. 3).

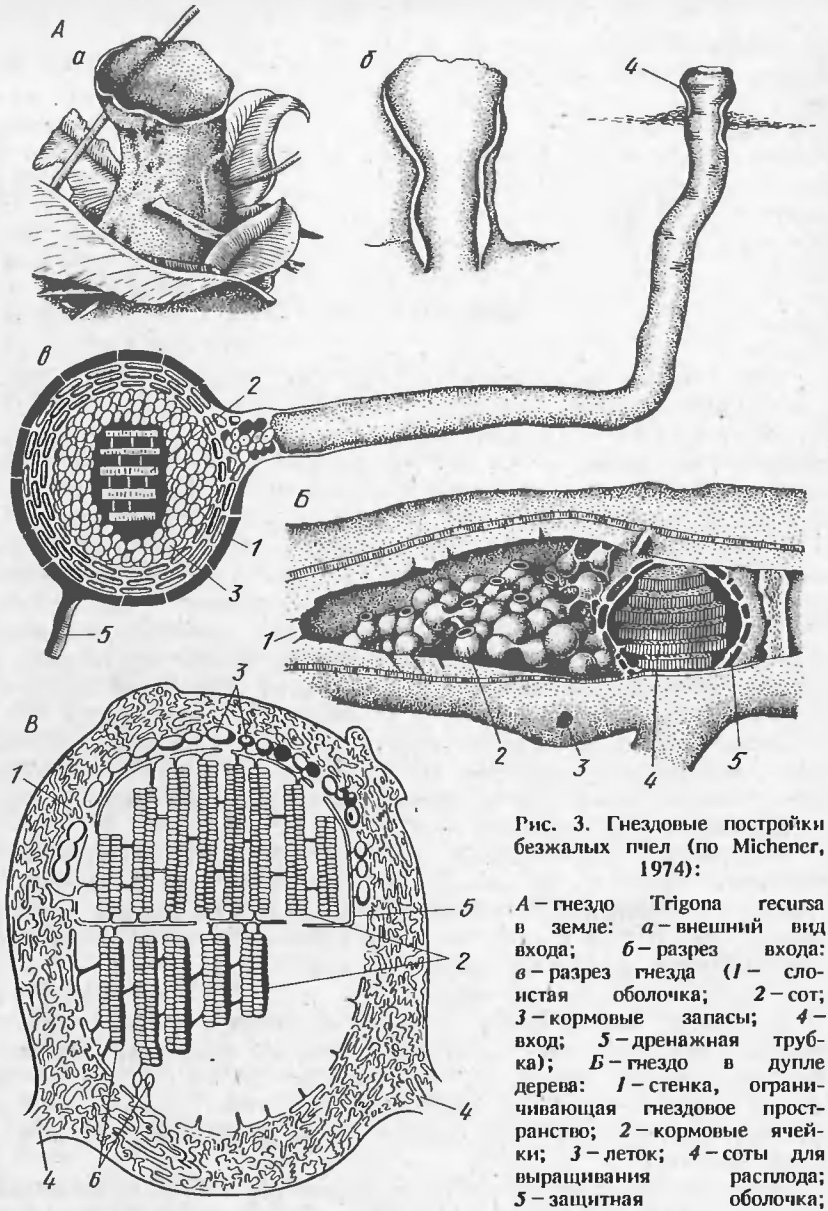


Рис. 3. Гнездовые постройки безжалых пчел (по Michener, 1974):

А – гнездо Trigona recursa в земле: *а* – внешний вид входа; *б* – разрез входа: *в* – разрез гнезда (*1* – слоистая оболочка; *2* – сот; *3* – кормовые запасы; *4* – вход; *5* – дренажная трубка); *Б* – гнездо в дупле дерева: *1* – стенка, ограничивающая гнездовое пространство; *2* – кормовые ячейки; *3* – леток; *4* – соты для выращивания расплода; *5* – защитная оболочка; *В* – разрез гнезда Dactylurina staudingerl: *1* – укрытие гнезда; *2* – соты для расплода; *3* – ячейки для корма; *4* – вход в гнездо; *5* – опорные перегородки; *6* – дренажные трубки

Строительством гнездовой полости и ячеек занимаются рабочие особи. Они же заполняют расплодные ячейки кормом (смесью пыльцы и меда), добавляя в него выделения гипо- или профарингиальных желез. Матка вначале потребляет часть этого корма, а затем откладывает яйцо. После этого пчелы запечатывают ячейку, не заботясь в дальнейшем о трофическом обеспечении развивающейся особи (Darchen, Delage-Darchen, 1975; Sommeijer et al., 1982).

ПЧЕЛЫ РОДА APIS

Род Apis представлен четырьмя видами: A. florea (карликовая пчела), A. dorsata (гигантская пчела), A. indika, или A. cerana (индийская пчела; латинские названия – синонимы), A. mellifera (пчела, приносящая мед). Так она была названа К. Линнеем в десятом издании его книги «Систематика природы». В дальнейшем К. Линней внес поправку в видовое название пчелы. В двенадцатом издании «Систематики природы» он применил название A. mellifeca (пчела, делающая мед). Более распространено первое латинское название.

По выбору мест для поселения и общему принципу гнездовой конструкции большим сходством характеризуются карликовая и гигантская пчелы, индийская и медоносная. Гнездовые постройки первых двух видов имеют по одному соту, сооружаемому под открытым небом, два вторых вида поселяются в укрытиях и возводят многоярусную систему сотов. У всех четырех видов соты представляют собой двухсторонние ячеистые образования, располагаемые в вертикальной плоскости.

Карликовые и гигантские пчелы чаще селятся на деревьях. Возможно также их гнездование на скалах и зданиях. Одним из главных условий, определяющих выбор места поселения, служит доступность обзора с сота хотя бы небольшой части небосвода, что требуется для пространственной ориентации пчел.

Строительство сота начинается с места его прикрепления. Отстроенный сот обычно бывает подвешен только верхней частью. При поселении карликовых пчел на скалах они предпочитают занимать летом места, открытые на юг, а зимой – на восток (Dutton, Simpson, 1977). Их сот имеет обычно форму, близкую к полукругу или эллипсу с площадью одной из сторон около 500 $см^2$.

Размеры ячеек различаются в зависимости от их назначения. В самых маленьких ячейках развиваются рабочие особи. На 1 см помещается в среднем 4 таких ячейки. Ими бывает занято около 80% сота. В более крупных ячейках развиваются трутни. Эти

два типа ячеек размещаются на различных участках с двух противоположных сторон сота. Крупные ячейки для меда и пыльцы, занимающие примерно 15% сота, размещаются в его верхней части. Маточники имеют желудеобразную форму, расширяющуюся к основанию (месту прикрепления). Они располагаются вертикально, образуя единичные выросты на нижней части сота. Для защиты от муравьев и других врагов карликовые пчелы, поселяющиеся на ветках деревьев, перед местом прикрепления сота сооружают кольцо из липкого вещества (Батлер, 1969; Lindauer, 1961).

Гигантские пчелы, поселяясь на деревьях, сооружают соты на высоте до 20 м, реже на высоте 40–80 м. Иногда гнезда находятся так низко, что пчелы, свисая с сота, прикасаются к земле. Однако не обнаружено, чтобы сот соединялся с землей (доходил до ее поверхности). На одном дереве может гнездиться до 156 семей (Butani, 1950). Их скопление характерно для гигантских пчел, хотя встречаются и одиночные гнезда. Минимальный диаметр веток, на которых укрепляются соты, 12 см. Чаще сот прикрепляется к ветке диаметром около 30 см (Morse, Laigo, 1969). Обычно сот имеет форму усеченного эллипса. Площадь одной стороны сота 0,5–1,5 м^2 (Kaiser, 1976).

У гигантских и карликовых пчел верхняя часть сота бывает занята ячейками для кормовых запасов. Эти ячейки отличаются наибольшей глубиной, составляющей в среднем около 8 см (Morse, Laigo, 1969), максимум – 23 см (Singh, 1962). Ниже размещаются ячейки, в которых развиваются рабочие особи и трутни. В этой части толщина сота уменьшается до 35–30 мм. При необходимости пчелы могут достраивать ячейки для расплода, превращая их в кормовые. Возможно также наращивание дна кормовых ячеек, в результате чего уменьшается их глубина и они преобразуются в ячейки для расплода. В самой нижней части локализуются единичные маточники, имеющие форму эллипсоидов, усеченных в месте прикрепления к соту. На одном соте может находиться несколько десятков тысяч ячеек разных типов (Morse, Laigo, 1969).

Карликовые и гигантские пчелы не сооружают каких-либо защитных оболочек. Их роль выполняют сами пчелы, образующие своими телами многослойное покрытие. У гигантских пчел оболочка образуется преимущественно молодыми особями (Roepke, 1930). Они висят головой вверх, сцепившись друг с другом ногами. Пчелы образуют три или более слоев. Между нижней поверхностью защитного слоя из пчел и сотом образуется примерно сантиметровый зазор. Оболочка полностью закрывает сот, свисая за его нижнюю границу на 3–7 см. Величина свисающей части зависит от количества пчел в семье. Поэтому перед

роеиием она бывает больше, чем после роения (Morse, Laigo, 1969).

В отличие от гигантской и карликовой пчел индийские и медоносные пчелы приспособились к гнездованию в укрытиях. Они поселяются в дуплах деревьев, расщелинах скал и других полостях, защищающих от воздействия неблагоприятных физических факторов и врагов. При возможности выбора мест для гнездования медоносные пчелы предпочитают поселяться в цилиндрические полости в древесине объемом 70 ± 10 тыс. $см^3$, расположенные на высоте 8–10 м (Петров, 1983). Это указывает на наличие у них врожденных механизмов оценки соответствия полости биологическим потребностям семьи.

Обстроенное гнездо индийских и медоносных пчел представлено системой вертикальных двухсторонних сотов. Их количество и форма во многом зависят от конфигурации гнездовой полости. В верхней части сотов обычно размещаются мед и пыльца. Используемые для этого ячейки нередко углублены, а их наружная часть немного приподнята кверху. Ячейки для выращивания рабочих пчел занимают наибольшую часть сотов. Эти ячейки характеризуются довольно стабильными размерами: диаметр – 5,2–5,4 мм, глубина – 10–12 мм. Трутневые ячейки размещаются в различных зонах гнезда (чаще всего в его нижней части). Их диаметр в среднем составляет 7 мм, глубина – 13–16 мм. Маточники обычно размещаются на периферии гнезда. По форме они практически не отличаются от маточников гигантской и карликовой пчел. Все ячейки, кроме маточников, могут использоваться для хранения кормовых запасов.

Естественное пчелиное гнездо представляет собой довольно беспорядочную систему лабиринтов из сотов, которые различаются по форме, размерам, прикреплению к гнездовой полости и друг к другу. Толщина сотов обычно имеет иаибольшую величину в верхней части, что сходно с сотами карликовых и гигантских пчел. Беспорядочиое размещение сотов в гнезде медоиосных пчел объясияется тем, что иа иачальных этапах строительной деятельности при освоении новой полости для жилья они ие учитывают перспективы гиездовых построек. Строительство сотов, начинающееся с прикрепления первых ячеек к потолку, ведется большим количеством пчел, занимающих значительную часть гнездового пространства. Поэтому направление даже одного и того же сота может многократно изменяться (рис. 4). Однако при соединении участков сота, расположенного в одной плоскости, он к окончанию строительства приобретает однообразную ячеистую структуру, иа которой обычно иепрослеживаются места соединений смежных участков (см. рис. 4). Соблюдается также параллельность соседних сотов, которая нарушается лишь при наличии иепреодолимых преград,

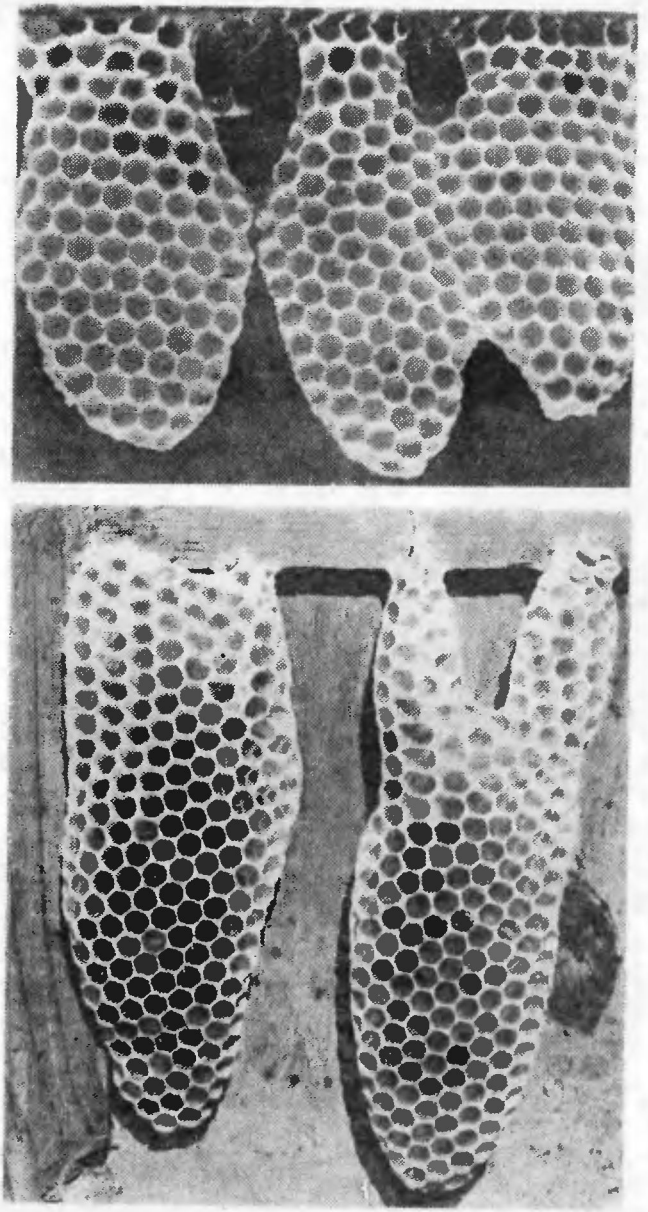


Рис. 4. Начало строительства сотов

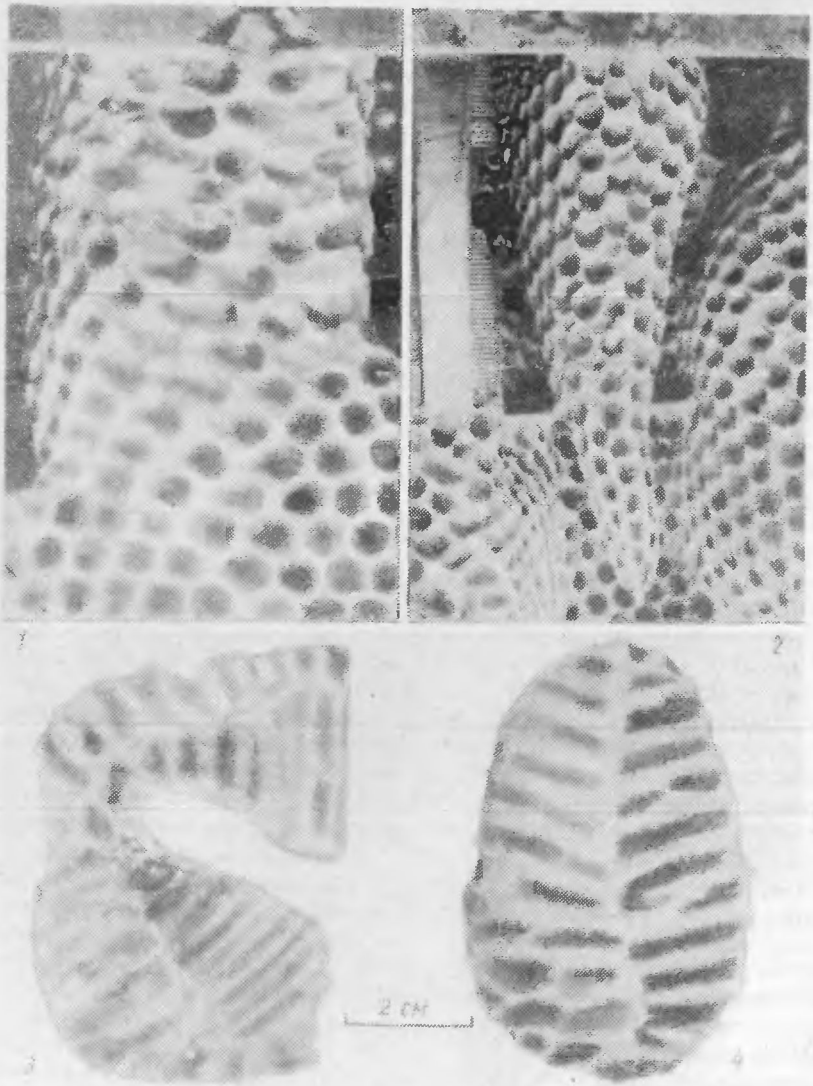


Рис. 5. Конфигурация сотов медоносной пчелы, отстраиваемых у препятствий:

1, *2* – вид сбоку; *3*, *4* – горизонатальные разрезы через середину

например различных выступов, входящих в гнездовую полость. В этих местах часто сооружаются ячейки неправильной формы, которые заполняются кормом (рис. 5). Большая же часть ячеек имеет шестигранную форму.

Развитию инстинкта строительства шестигранной ячейки благоприятствовал отбор на экономию строительного материала и наиболее полное использование гнездовой полости. К тому же такая форма обеспечивает необходимые условия для развития рабочих пчел и трутней. Целесообразность сближения ячеек, расположенных на противоположных сторонах сота, привела к взаимному смещению их оснований. Они располагаются так, что углубление в центре ячейки на одной стороне сота приходится на стенку противоположной. Этим достигается не только экономия материала, но и повышение прочности всего сота.

Среди представителей рода Apis эмбриональное и постэмбриональное развитие детальнее всего изучено у медоносных. Ими многократно используются для расплода одни и те же ячейки. В них могут храниться также запасы корма. Независимо от того чем была занята ячейка, перед яйцекладкой она тщательно очищается рабочими пчелами. Матка откладывает яйцо на дно пустой ячейки. Витальный диапазон температуры для эмбрионального развития ограничивается 30–38° С. От температуры зависит продолжительность этой стадии, которая увеличивается с 70 ± 0,9 г ($Cv = 5\%$) до 116 ± 0,9 г при понижении температуры с 38 до 30° С (Еськов, 1983).

После вылупления личинок маток они в течение всей личиночной стадии обильно снабжаются кормом («маточным молочком»), который постоянно добавляется в маточник. Личинка рабочей пчелы питается подобно матке до 3-го дня жизни. В дальнейшем они снабжаются кормом в процессе трофических контактов со взрослыми пчелами. Трутни в течение всей семидневной личиночной стадии имеют такое же трофическое обеспечение, что и личинки пчел старших возрастных групп.

СОСТАВ СЕМЬИ И МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ЕЕ ЧЛЕНОВ

ЧИСЛЕННОСТЬ И СОСТАВ СЕМЬИ

В гнездах видов, находящихся на начальных стадиях социальной организации, содержится небольшое число взрослых и развивающихся особей. Например, в гнездах Losioglossum sp. (Halictidae) обнаружено 23 самки, 11 самцов, 11 личинок и 12 куколок (Houston, 1970). У Exoneura erempohila и S. se-

tosa (Anthophoridae) самцов выращивают в течение всего года. Достигнув стадии имаго, самцы не задерживаются в гнезде. Максимальное количество пчел в нем достигает 20 особей, расплода – 46 ячеек (Houston, 1977).

Численность шмелиной семьи имеет явно выраженную тенденцию к увеличению с продвижением различных видов из зон с холодным климатом в зоны с теплым. В частности, короткое лето в холодных зонах ограничивает или совсем не позволяет выращивать рабочих особей. Поэтому шмели, обитающие в таких условиях, по образу жизни практически не отличаются от одиночных насекомых (Малышев, 1928; Richards, 1973). В тропиках выращивание рабочих особей, половозрелых самок и самцов возможно в течение всего года. В результате сезонная цикличность одиночной и социальной фаз нарушается. Например, в семьях Bombus rutipes, обитающих в горах о-ва Ява со слабо выраженной сезонной изменчивостью температуры, репродукция всех стаз не прекращается в течение всего года (Michener, Amir, 1977).

В гнездах видов, обитающих в полосе с умеренным климатом, к периоду максимального развития содержится несколько десятков взрослых особей, а у тропических – до нескольких сотен. В одном из таких гнезд Р. Ихеринг (Ihering, 1903) обнаружил 416 взрослых особей, среди которых было 45 маток. Обычно семья в течение сезона развития выращивает самок больше, чем самцов. Их соотношение зависит от погодных условий и состояния семьи. В некоторых случаях возможно большее число самцов, чем самок. Так, в сезон с теплой погодой в конце лета в семье B. agrorum соотношение между суммарной сезонной репродукцией самок и самцов было равно 0,63 : 1, а при раннем наступлении холодов – 1 : 1,57 (Brian, 1951). Численность самцов возрастает также в случае потери семьей самки-основательницы. По наблюдениям за 32 такими семьями у B. terricola, живших в естественных местах поселения и у B. melanopygus, содержавшихся в лабораторных условиях, соотношение между самками и самцами составляло по численности 1 : 6,1, по биомассе – 1 : 2,86 (Owen et al., 1980).

У разных видов безжалых пчел численность взрослых особей в семье может существенно различаться. Обычно семья Melipona quadrifasciata содержит 300–400 взрослых особей, M. scutellaris и Trigona silvestris – 400–600, T. capitata – 1000–1500, T. mombuca, T. testaceicornis, T. droryana – 2000–3000, T. jaty – 2000–5000, T. postica – 2000–50 000, T. ruffus – 5000–180 000 особей (Lindauer, Kerr, 1960; Roger, 1969). Соотношение между числом выращиваемых маток и рабочих пчел чаще находится в пределах 1 : 3–1 : 4. Но оно может меняться в зависимости от состояния семьи и от обеспечен-

ности ее кормом (Darchen, Delage-Darchen, 1975). Например, искусственное ограничение кормления расплода в семье Melipona beichei, выращивающей рабочих особей и маток в одинаковых ячейках, значительно меняет соотношение между этими стазами. При нормальном кормлении на одну развивающуюся рабочую особь приходится 4 матки, при голодании это соотношение возрастает до 1 : 9 (Darchen, 1973). При очень обильном кормлении возможно превышение числа развивающихся маток над рабочими пчелами до 1,3 : 1 (Darchen, 1973; Darchen, Delage-Darchen, 1974).

Несмотря на то что семья мелипон выращивает много маток, их численность ограничивается после окончания постэмбрионального развития. Этим можно объяснить то, что в семьях, содержащих 691 и 820 пчел, было около 1,5 и 0,5% взрослых маток, в то время как и расплод занимал соответственно 25 и 23% от общего количества развивающихся самок. Неоплодотворенные матки полностью уничтожаются при резком ограничении трофического обеспечения семьи (Darchen, Delage-Darchen, 1975).

В семье медоносной пчелы наибольшее представительство всегда имеют рабочие пчелы. Их численность подвержена выраженной сезонной цикличности, зависящей от изменения внешней температуры и состояния кормовой базы. В зонах с умеренным и холодным климатом максимальное количество пчел (30–70 тыс. особей) бывает летом в период интенсивного развития семьи. Численность рабочих пчел уменьшается к окончанию зимовки. Их уменьшение продолжается весной до тех пор, пока гибель старых перезимовавших пчел отстает от воспроизводства молодых. После неблагоприятной зимовки из-за недостатка корма, значительного отклонения температуры от оптимальной, болезней, вредителей и паразитов количество рабочих пчел может уменьшаться до нескольких сотен. Такая семья с сохранившейся маткой имеет шансы на выживание только в очень благоприятных условиях.

На положении временных членов пчелиной семьи находятся трутни. Они появляются в апреле – июне, и количество их зависит от состояния семьи. Общая численность трутней, как правило, в несколько раз ниже численности пчел. К осени большая часть трутней погибает, а оставшихся пчелы изгоняют из гнезда. Трутни могут оставаться на зиму только в безматочных семьях.

Для медоносной пчелы характерна моногинная организация семьи. Наличие в ней двух или более взрослых маток можно наблюдать лишь во время роения, когда выход роя задерживается из-за неблагоприятной погоды, и при замене семьей старой матки (тихая смена). Участие двух маток в выполнении репро-

дуктивной функции наблюдается иногда в семьях, заменяющих маток. Но их совместная жизнь обычно непродолжительна.

ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ САМОК И ИХ РЕПРОДУКТИВНЫЙ ПОТЕНЦИАЛ

Самки-основательницы. Они живут, как правило, дольше рабочих особей. Но у видов, находящихся на низких уровнях социальной организации, самки-основательницы не отличаются высокой продолжительностью жизни. В таком случае объединение потомства происходит по принципу различных форм семисоциальности, в основе которой лежит коммунальность. Ее углубление может приводить к развитию колониальности. Так, у пчел Ezoneura eremonila и E. setosa (Anthophoridae), гнездящихся в сердцевине стеблей травянистых растений, самка-основательница за счет дифференцированного снабжения кормом обеспечивает развитие одной части потомства в рабочих особей, а другой – в половозрелых самок. При этом самка-основательница не всегда доживает даже до появления первых рабочих пчел. Они, достигнув стадии имаго, остаются в гнезде (не разлетаются) и после появления половозрелых самок могут помогать им выращивать новое поколение (Houston, 1977).

Отбор благоприятствует продлению жизни самки-основательницы, так как с этим связано повышение жизнеспособности потомства. У Ceratina japonica, C. flavipesi и C. iwatai, если самки-основательницы не погибают после закладки гнезда и продолжают заботиться о потомстве, вскрывая ячейки и проверяя их содержимое, то смертность развивающихся особей составляет всего 2,7–19%. Если же самка-основательница не заботится о потомстве (вероятнее всего, погибла или сооружает другое гнездо), то гибель ее потомства достигает 50%.

У этих видов цератин 12–13% самок-основательниц перезимовывают в гнезде со своим потомством. Весной они вновь приступают к выполнению репродуктивной функции (Sakagami, Maeta, 1977). Для галикта Lasioglossum (Dialictus) umbripenne характерно облигатное совместное существование самки-основательницы со своим потомством, I поколение которого составляют рабочие особи. Самка-основательница живет около одного года. Не обнаружено, чтобы она заменялась половозрелыми дочерьми. Поэтому судьба семьи сильно связана с состоянием и сохранностью самки-основательницы. Она в период активного развития семьи откладывает по одному яйцу в сутки (Wille, Orozco, 1969).

В однолетних семьях шмелей в первой выводковой камере, сооружаемой самкой-основательницей, всегда развиваются рабо-

чие особи. У B. agrorum и B. humilis их бывает обычно 8 (Alford, 1970), а у B. hortorum – 16 (Alford, 1971). Половозрелые самки появляются после рабочих особей. Выращивание самцов приходится на окончание сезона развития семьи. Самка-основательница живет один год. В семьях многолетних тропических видов самка может жить намного дольше одного года. Но в таких семьях может одновременно находиться несколько оплодотворенных самок, выполняющих репродуктивную функцию (Sakagami, Zuchi, 1965). В их числе могут быть старые самки, о чем свидетельствует наблюдавшееся участие во внегнездовых работах семьи B. rufipes трех самок с обтрепанными крыльями (Michener, Amir, 1977).

В однолетних семьях шмелей, обитающих в полосе с умеренным климатом, скорость откладки яиц меняется в течение сезона. Она минимальна на начальных стадиях развития семьи. В первую выводковую камеру самка B. agrorum откладывает 8 яиц за трое суток. После этого наступает репродуктивная пауза, продолжающаяся до появления первых рабочих особей. В это время самка закладывает вторую, а затем последующие выводковые камеры (Alford, 1970). С увеличением численности взрослых особей репродуктивная активность самки возрастает и может достигать 12 яиц в сутки. Интенсификации воспроизводства потомства способствует откладка яиц на коконы развивающихся шмелей (Brian, 1951, 1952). За сезон самка способна отложить несколько тысяч яиц. Репродуктивный потенциал многолетних тропических семей намного выше, чем у однолетних. Это можно объяснить наличием в гнезде нескольких яйцекладущих самок и высокой скоростью откладки яиц. У B. atratus на полный цикл яйцекладки самкой затрачивается около 10 мин. Высокая плодовитость обнаружена у B. transversalis, самка которого откладывает за сутки до 300 яиц (Michener, 1969).

Очень высоким репродуктивным потенциалом обладают матки медоносной пчелы. Он неодинаков у различных экологических рас этого вида: у серых горных кавказских пчел матка может откладывать 1100–1500 яиц в сутки, у среднерусских – 1500–2000, у итальянских – 1500–2500. Плодовитость матки зависит от ее возраста, физиологического состояния и экологической ситуации. Немаловажное значение имеют численность рабочих особей и состояние семьи. По наблюдениям С. Тейбер (Taber, 1980), матка откладывает до 1500 яиц в сутки при численности рабочих особей в пределах 30–50 тыс. Уменьшение и увеличение их количества за пределы указанного диапазона отражается на понижении репродуктивной функции матки.

Матка медоносной пчелы живет 4–6 лет (Kajtman, 1979). Однако ее репродуктивная функция обычно снижается после второго года жизни. С возрастом повышается вероятность гибели

маток во время зимовки. По наблюдениям И. Цветкова (1962), в это время погибает около 0,2% однолетних маток, 3% двухлетних и 10% трехлетних.

Рабочие особи. У всех пчелиных независимо от уровня социальной организации роль рабочих особей исполняют недоразвитые самки. Они появляются в сезонных семьях на начальных стадиях их развития. У социальных галиктов рабочие особи живут около 30 дней (Wille, Orazco, 1969). У некоторых видов этого семейства в I поколении наряду с мелкими появляются крупные самки, способные к яйцекладке. Они заменяют самку-основательницу в случае ее гибели. Например, в гнездах антофорид Exoneurella eremophia и E. setosa репродуктивную функцию вместе с основательницей выполняют крупные самки, представительство которых в семье может достигать 75% (Houston, 1977).

Из яиц, отложенных неоплодотворенными рабочими пчелами, развиваются обычно самцы. У некоторых видов вклад рабочих особей в репродукцию самцов имеет доминирующее значение. Так, доля самцов, развивающихся из яиц, отложенных рабочими шмелями, может составлять 90% всех представителей этого пола, выращиваемых шмелиной семьей, а у тригон количество таких самцов достигает даже 95% (Lin, Michener, 1972). Поведение рабочих шмелей при откладке яиц сходно с поведением самки-основательницы. Отличие выражается лишь в беспорядочном размещении и высокой численности яиц в выводковых камерах, используемых рабочими особями. Несколько яйцекладущих рабочих шмелей могут отложить в одну камеру до 62 яиц. При этом овулирующие рабочие особи нередко мешают друг другу при откладке яиц, конкурируя за выводковые камеры не только друг с другом, но и с самкой-основательницей. Это выражается в захвате камер, отстроенных другими рабочими или основательницей, поедании находящихся в них яиц и откладке собственных (Katayama, 1974). Матка ведет себя так же по отношению к выводковым камерам рабочих пчел (Garofalo, 1978).

Продолжительность жизни рабочих шмелей зависит от выполняемой ими функции. Шмели, занимающиеся доставкой корма, живут, как правило, меньше, чем рабочие, выполняющие внутригнездовые работы. У видов, обитающих в зонах умеренного климата, средняя продолжительность жизни рабочих составляет 25 дней, максимальная – 69 дней (Brian, 1952, 1965). В семьях тропических видов она выше: у B. morio рабочие особи, выполняющие внутригнездовые работы, живут в среднем 73 дня, а фуражиры – 36 дней (Garofalo, 1978).

Среди пчел рода Apis участие рабочих особей в выполнении репродуктивной функции наблюдается в случае гибели матки. Яйцекладущих и (или) готовых к яйцекладке рабочих пчел на-

зывают трутовками за то, что из их яиц у евроазиатских популяций развиваются трутни. Ниже будет показано, что это название далеко не в полной мере отражает сущность явления. В соответствии с функцией этих пчел их следует называть овулирующими.

В безматочной семье медоносной пчелы может находиться до 25% овулирующих пчел (Перепелова, 1928), а у гигантских – только одна (Veltvis et al., 1971). Число яиц, откладываемых овулирующей рабочей особью медоносных пчел, колеблется от 19 до 32 (Перепелова, 1928). На откладку яйца пчела затрачивает от 17до 251 с (Гайдак, 1969), а матка – около 10 с. Это связано с неупорядоченностью поведения пчелы во время яйцекладки.

Представление о жизнеспособности овулирующих пчел безматочных семей можно составить на основе опытов, в которых учитывалась динамика их жизни при содержании в садках. Пчел отбирали в садки из семей через 1,5–2 мес жизни после удаления из них маток. За это время в безматочных семьях было выращено по 1,1–1,6 тыс. трутней из яиц, отложенных пчелами. К этому времени численность рабочих пчел снижалась до 2,5–4 тыс. Одновременно были взяты разновозрастные пчелы из семей с матками (контроль). Приняв максимальную продолжительность жизни пчел в нормальных семьях в середине летнего сезона за 35 дней, средний возраст отобранных из них пчел составлял примерно 18 дней. В безматочных же семьях минимальный возраст пчел находился в пределах 24–39 дней.

В каждом садке исходно было от 312 до 357 пчел. Они имели неограниченный доступ к 60%-ному раствору сахарозы и содержались при температуре 26 ± 1 С. По результатам ежедневного учета погибавших особей, средняя продолжительность их жизни в садках, содержавших пчел из безматочных семей, составляла 31,8 ± 0,36 дней ($Cv = 37\%$), а в контрольных – 43 ± 0,54 дня ($Cv = 38\%$). Пятидесятипроцентная гибель первых приходилась на 29–35-й день, вторых – на 48–53-й. Последние пчелы из безматочных семей погибли на 48–53-й день, из контрольных – на 66–71-й. С учетом различия в возрасте пчел в начале опыта (во время размещения в садки) можно заключить, что участие пчел в репродукции трутней, по крайней мере, не сказывается на понижении их жизнеспособности.

ДЕТЕРМИНАЦИЯ ПОЛА

Половая дифференциация у пчелиных связана с циклической сменой гапло- и диплоидии, т. е. самки большинства известных видов развиваются из оплодотворенных яиц, а самцы – из неоплодотворенных. Если не принимать во внимание мутационный

процесс, то при однократном спаривании самки-основательницы средний коэффициент ее родства со своим потомством будет равияться $^1/_2$, а среди потомства основательницы между самками – $^3/_4$, между самками и самцами – $^1/_4$. Коэффициент родства в потомстве среди женских особей уменьшается, приближаясь к $^1/_4$, за счет многократного спаривания самок-основательниц с разными трутнями (полиандрия): при двукратном-не выше $^1/_2$, при трехкратном – $^5/_{12}$, при десятикратном – $^3/_{10}$.

Полиандрия, по-видимому, получила распространение в связи с превышением в популяциях социальных пчелиных численности самцов по отношению к самкам. Как отмечалось выше, это достигается в результате репродуктивного вклада овулирующих рабочих особей и (или) только маток. Последнее характерно для видов с высоким уровнем социальной организации. Представление о связи между кратностью спаривания маток и уровнем социальной организации их семей дает сопоставление развития полиандрии у шмелей и медоносных пчел. Судя по имеющимся сведениям, полиандрия не имеет широкого распространения у шмелей. Их самки у большинства видов однократно спариваются с трутнями. В число выявленных исключений входит B. hypnorum, для самок которого характерно двух- и трехкратное спаривание (Roseler, 1973). В отличие от этого матки медоносной пчелы при благоприятных условиях спариваются в среднем 17 раз (Adams et al., 1977).

Оплодотворенная самка, регулируя оплодотворение яиц, способна к воспроизводству и самок, и самцов. Предположение о детерминации пола у медоносной пчелы по принципу аренотокического партеногенеза было высказано еще в середине прошлого столетия (Dzierzon, 1845), что действительно характерно для пчел Евроазиатского континента. Однако наряду с этим у медоносной пчелы обнаружен телитокический партеногенез. Кстати, это наиболее распространенная форма партеногенеза среди животных. Первое сообщение о наличии телитокии у пчел было сделано Г. Оньонсом (Onions, 1912), изучавшим африканских пчел A. mellifera capensis, которые обитают в Капской провинции на Пиренейском полуострове. Сведения Г. Оньонса получили подтверждение последующим исследованиям, выполненными на этих пчелах (Anderson, 1963; Руттнер, 1976 и др.). Установлено, что в безматочных семьях овулирующие самки откладывают яйца, из которых развиваются не трутни, а особи женского пола. Этим обеспечивается сохранение безматочных семей, так как они могут выращивать новых маток (Ruttner, 1977). Интересно, что из яиц, отложенных неоплодотворенными матками капских пчел, как и у известных евроазиатских популяций, развиваются только трутни (Ruttner, 1977a).

На пчелах, отобранных из семьи капских пчел до удаления

матки, обнаружено, что у 20% из них были хорошо развиты яичники. После удаления матки в течение 12 дней количество таких пчел быстро возрастает, а затем начинает убывать. Это связано в значительной мере с тем, что пчелы уничтожают часть овулирующих рабочих особей (Anderson, 1963). Вместе с тем обнаружено, что они подобно матке, но в меньшей мере привлекают к себе других рабочих пчел семьи (Ruttner, 1977a).

Репродуктивный потенциал овулирующей пчелы невелик. Она прекращает яйцекладку через 28–42 дня. Поэтому если семье не удастся вырастить новую матку, то она погибнет. Несмотря на то что у овулирующих пчел семяприемник увеличен, в нем никогда не обнаруживалось спермиев (Ruttner, 1977).

Цитологическими исследованиями установлено, что развитие самок из неоплодотворенного яйца у капских пчел основано на аутомиктическом партеногенезе. Репродукция самок из неоплодотворенных яиц рабочих пчел выступает в качестве доминантного признака (свойства) при скрещивании A. mellifera capensis с A. m. carnica, а при скрещивании с A. m. ligustica этот признак переходит в рецессивное состояние (Ruttner, 1977a).

У медоносных и индийских пчел обнаружено развитие трутней из оплодотворенных яиц. Пчелы обычно уничтожают таких трутней на различных стадиях постэмбрионального развития. Но иногда они развиваются до стадии имаго (Woyke, 1980). Доля диплоидных трутней, выращиваемых в семье, может достигать большой величины. Например, из 572 обследованных личинок индийских пчел, отобранных из ячеек для рабочих особей, 27,4% составляли трутни. Большинство из них развивалось из оплодотворенных яиц (Woyke, 1979).

Взрослые диплоидные трутни отличаются по внешним признакам от гаплоидных, имея черты сходства с самками и в то же время увеличенные размеры некоторых частей тела, характерных для самцов (мозаичный гинадроморфизм). Увеличение размеров некоторых частей тела, по-видимому, связано с полиплоидией (Woyke, 1980a). Влиянием генетического фактора объясняется гинадроморфизм у трутней мелипон. Он выражается в сходстве с самками по экзоскелету, крыльям и строению глаз (Kerr, 1974).

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ВЫРАЩИВАНИЯ ПОЛОВОЗРЕЛЫХ САМОК И САМЦОВ

В однолетних семьях пчелиных выращивание половозрелых самок и самцов характеризуется выраженной цикличностью. Последовательность их развития и вылета из гнезда определяется

наследственной программой видовой стратегии поведения, формирующейся в ходе приспособления к типичным условиям обитания. Например, у Osmia lignaria в начале сезона развиваются и покидают гнездо самки, а в конце – самцы. При этом размер самцов уменьшается от первых генераций к последним. Это объясняется ограничением кормовой базы в конце сезона и соответственно ухудшением трофического обеспечения развивающихся трутней (Torchio, Tepedino, 1980).

Отмеченная дифференциация последовательности выращивания самцов и самок имеет важное адаптивное значение. Дело в том, что крупные особи имеют повышенную жизнеспособность, что особенно важно для зимующих самок. С цикличностью сухих сезонов связаны периоды развития семей и выращивания половозрелого потомства Lasioglossum (Dialictus) umbripenne. У этого вида репродуктивный цикл семьи также заканчивается выращиванием трутней (Wille, Orozco, 1969). Подобно этому в однолетних семьях шмелей, обитающих в зоне с умеренным климатом, выращивание половозрелого потомства приходится на вторую половину лета.

Сезонная цикличность выращивания самок и самцов нарушается, если продолжительность существования семьи намного меньше периода, благоприятного для воспроизводства потомства. Это происходит главным образом из-за наследственного ограничения продолжительности жизни самки-основательницы. Но благоприятные условия позволяют ее потомству приступать к репродукции нового поколения, минуя диапаузу. Отсутствие строгой синхронизации в организации семей обеспечивает практически постоянное пополнение ареала самцами и самками в течение всего периода, благоприятного для их развития. К таким видам относится, например, обитающий в Австралии Exoneura fridentata (Houston, 1977). Постоянное воспроизводство самцов и самок происходит также в семьях тропических видов шмелей. У них самка может жить больше одного года. Независимо от этого новые семьи основываются всегда одной самкой (Michener, Amir 1977). Этим и благоприятными внешними условиями для длительного существования семей можно объяснить отсутствие строгой цикличности воспроизводства потомства у видов с относительно высокой продолжительностью жизни самок-основательниц.

В семьях субсоциальных видов, самки которых не способны к самостоятельному существованию, цикличность выращивания половозрелого потомства обычно связана с определенными фазами развития семьи. Например, в молодой семье Trigona nebulata komiensis, содержащей в начале освоения нового гнезда 195–225 особей, не бывает самцов. В старой семье, включающей 1000–2000 пчел, количество самцов достигает 7% (Roger,

1969). В нормально развивающейся семье медоносной пчелы в начале активного сезона жизнедеятельности первыми среди половозрелых особей появляются трутни, а затем матки. При этом трутни появляются обычно во всех или многих семьях, а матки лишь в небольшой части семей, готовящихся к роению. Вне зависимости от времени года при наличии молодых личинок рабочих пчел безматочная семья выращивает новых маток.

ПОЛИМОРФИЗМ И ПОЛИЭТИЗМ

Самки. Функциональная дифференциация (полиэтизм) членов семьи в ходе эволюции социальной консолидации у пчелиных сопряжена с развитием и углублением морфофизиологических дифференцировок (полиморфизм). С ним связано углубление функциональной специализации. При этом среди пчелиных, как и других перепончатокрылых, живущих семьями, функционально значимые, существенные преобразования происходили только среди самок, дивергировавших в конечном счете на две стазы: рабочих и маток.

У наиболее примитивных социальных пчел самки-основательницы и их помощницы почти или совсем не отличаются друг от друга по внешним признакам. Например, совсем не различаются морфологически и функционально самки австралийских галиктов рода Lasioglossum, хотя у них развита коллективная защита гнезд и совместная строительная деятельность (Knerer, Schwarz, 1976). Практически не отличаются по размеру овулирующие самки у рода Evylaeus от особей, выполняющих функции рабочих (Knerer, 1980). Подобно этому в гнезде Augochlorella edentata всего 1–2, реже 4 пчелы, внешне не отличающиеся от самки-основательницы, выступают в роли ее помощниц (C. Eickwort, K. Eickwort, 1973).

Четко выраженная дифференциация самок по морфологическим признакам и гнездовому поведению наблюдается у Eulaema nigrita. У них небольшие пчелы остаются с самкой-основательницей в качестве рабочих, а относительно крупные, закончив развитие, покидают материнское гнездо (Zucchi et al., 1969). Существенно отличается самка-основательница от I генерации потомства у Lasioglossum (Dialictus) umbripenne. Они выполняют функции, характерные для рабочих особей (строительство гнезда, доставка корма и т. п.). Несмотря на внешние различия, примерно 50% рабочих в семьях этого вида галиктов имеют развитые яичники. Такие пчелы способны к спариванию и могут откладывать яйца при наличии в гнезде самки-основательницы (Wille, Orozco, 1969).

В гнездах антофорид Ezoneurella crempohila и E. setosa

пчелы существенно различаются и по размеру, и по функциональным возможностям. У самых мелких из них ширина головы равна 1,3 мм, у крупных – 2,1 мм. Они отличаются соответственно по размерам брюшка и развитию яичников. Крупные пчелы, находящиеся в гнезде, вместе с самкой-основательницей выполняют репродуктивную функцию, откладывая оплодотворенные яйца. Среди мелких овулирует лишь небольшое число пчел (Houston, 1977). У Halictus sajoi самка-основательница отличается от первых рабочих наличием опушения (волосков) на голове и груди, а также более широким брюшком (Grozdanic, 1971).

Один из механизмов дифференциации самок на маток и рабочих особей связан с их трофическим обеспечением на личиночной стадии развития. Недостаток кормления приводит не только к уменьшению экзоскелета, но и к недоразвитию репродуктивных органов. Недоразвитые самки лишаются возможности спариваться. Но они вполне могут заниматься фуражировкой, строительством гнезда и другими работами в соответствии с видовой программой поведения, влияя, таким образом, на судьбу последующих потомков самки-основательницы. От соотношения между количеством рабочих и личинок может в значительной мере зависеть направление их развития: при относительно высокой численности рабочих пчел развивающиеся члены семьи имеют наибольшую вероятность превратиться в половозрелых самок, при низкой – в рабочих, что четко прослеживается в семьях шмелей (Pouvreau, 1971).

С динамикой изменения трофического обеспечения связана сезонная изменчивость пчел. Она выражается обычно в увеличении размеров тела от начала к окончанию репродуктивного сезона. В результате между первыми рабочими, выращиваемыми на начальных стадиях развития семьи, и половозрелыми самками, появляющимися в период ее интенсивного развития, образуется последовательная цепь переходных форм. Это особенно характерно для однолетних семей шмелей. Наличие же у них довольно выраженной дифференциации по выполняемой работе не имеет строгой связи с размером рабочих особей. Так, в семье B. (Fevidobombus) morio четко выделяются три полиэтические группы: члены одной – занимаются доставкой корма, члены другой – выполняют внутригнездовые работы, третьей – в разное время занимаются и тем и другим. Первая группа представлена преимущественно самыми крупными шмелями, а вторая и третья – практически не различаются по размеру (Garofalo, 1978). У B. agrorum совсем не обнаружено связи между размером и разделением шмелей на внутригнездовых и фуражиров. Но крупные шмели обычно приносят в гнездо пыльцу и нектар, а мелкие – только нектар (Brian, 1952).

Наличие промежуточных форм между маткой и рабочими характерно для многих видов безжалых пчел. Изменение их размера имеет тенденцию к увеличению с ростом численности взрослых особей в развивающейся семье (Imperatriz-Fonseca, 1976). Обычно самки крупнее рабочих. Но нередко в одной семье могут находиться матки и мельче, и крупнее рабочих пчел (Darchen, Delage-Darchen, 1974). Размер тех и других, как и у шмелей, зависит от трофического обеспечения на личиночной стадии развития. С количеством и качеством корма связана дифференциация особей, развивающихся из оплодотворенных яиц, на рабочих и самок. Предполагается, что это связано с добавлением в личиночный корм маток специфических выделений рабочих пчел (Darchen, 1973; Darchen, Delage-Darchen, 1975).

Матки мелипон отличаются от рабочих особей по комплексу морфологических признаков. У рабочих сильнее, чем у маток, развиты глаза и мандибулы. На третьей паре ног рабочих пчел находится специализированный орган для сбора пыльцы. Но у маток брюшко больше, чем у рабочих. По внешнему виду крупные пчелы имеют черты сходства с маткой, а мелкие матки – с пчелами. Среди анатомических признаков матки отличаются от рабочих более развитыми яичниками. Имеются значительные различия в строении брюшной нервной системы: у маток M. beecheii 4-й ганглий находится в 3-м брюшном сегменте, 5-й – в 4-м, 6-й и 7-й – в 5-м, а у рабочих 4-й – во 2-м, 5-й и 6-й – в 3-м и 7-й – в 4-м. Ганглии маток крупнее, чем у рабочих пчел, а их коннективы соответственно длиннее (Darchen, Delagen-Darchen, 1975).

В семьях медоносной пчелы выделяются две модификации самок: матки и рабочие пчелы. Они детерминированы наследственной видовой программой, которая реализуется в фенотипе посредством дифференциации трофического обеспечения. В течение первых двух суток после вылупления личинки рабочих и маток обильно снабжаются маточным молоком (секрет гипофарингиальных и мандибулярных желез взрослых пчел). Оно помещается на дно ячеек. Начиная с третьих суток рабочие особи ограничиваются в корме, получая его через некоторые интервалы. На 6-е сутки от начала личиночной стадии кормление развивающихся рабочих пчел заканчивается запечатыванием ячеек. Матки же в течение всего периода личиночного развития обильно снабжаются кормом, который постоянно добавляется в маточники и остается в них после запечатывания.

Масса маток среднерусских пчел, развивающихся после запечатывания маточников до стадии имаго при оптимальной температуре (33–34°), составляет 211 ± 6 мг ($Cv = 11{,}5\%$). Она возрастает в среднем до 221 ± 7 мг ($Cv = 11{,}9\%$) при понише-

нии температуры до 31° С и уменьшается до 196 ± 6 мг (Cv = 11,8%) с ее повышением до 37° С. В период интенсивной овуляции масса маток увеличивается. У особей, развивавшихся при 31° С, прирост массы равняется в среднем 6%, при 33–34° – 11,8% и при 37° С – 12,9%. Длина хоботка матки, развивавшейся в оптимальных условиях, равна 3,97 ± 0,07 мм (Cv = 8,2%), длина 3-го тергита – 5,22 ± 0,03 мм (Cv = 2,2%), его ширина – 3,15 ± 0,06 мм (Cv = 4,0%), длина крыла – 9,20 ± 0,05 мм (Cv = 5%).

По массе тела пчелы в 2–3 раза легче маток. Однако одни части тела крупнее у маток, другие у пчел. Например, у среднерусских пчел, развивавшихся при оптимальной температуре и нормальном трофическом обеспечении, длина хоботка в среднем в 1,51 раза больше, чем у маток, а длина 3-го тергита, его ширина и длина переднего крыла меньше в 1,13; 1,38 и 1,07 раза соответственно. Кроме того, у маток полностью редуцирован пыльцесобирательный аппарат, представленный гребешками и щетинками на 3-й паре ног рабочей пчелы. Только у них имеются восковые железы, расположенные на 4–7-м стернитах брюшка.

В связи с репродуктивной специализацией у маток сильно развиты яичники. Число яйцевых трубочек (овариол) в одном яичнике матки среднерусских пчел, развивавшейся при 33–34° С и нормальном трофическом обеспечении, равно 207 ± 6,4 (Cv = 9,8%). При понижении температуры в течение развития матки в запечатанном маточнике до 30° С или ее повышении до 38° количество яйцевых трубочек уменьшается в среднем на 13 и 25% соответственно (Еськов, 1983).

Число яйцевых трубочек у рабочих пчел варьирует в довольно широких пределах. В одно и то же время у разных пчел A. mellifera ligustica может находиться в одном яичнике от 1 до 24 овариол (Chaud-Netto, Bueno, 1979). По результатам сравнительного анализа, проведенного Р. Х. Андерсоном (Anderson, 1963), у японских пчел в одном яичнике было в среднем по 4 овариолы, у итальянских – по 7,8, а у капских – по 19,6. Максимальное число яйцевых трубочек обнаружено у пчел безматочных семей, обитающих на Филиппинах. Оно достигало 53 при средней численности овариол, равной 24,4 (Velthvis et al., 1971).

Наличие яичников у рабочих пчел позволяет им при определенных условиях выполнять репродуктивную функцию. У пчел с аренотокическим партеногенезом семьи, обреченные на гибель при невозможности вывести новую матку, имеют тем не менее возможность внести вклад в генофонд популяции за счет интенсивной репродукции трутней. При телитокическом партеногенезе безматочные семьи имеют высокую вероятность сохранения и расширения внутривидового генетического полиморфизма.

Участие рабочих пчел в выполнении репродуктивной функции не приводит к уменьшению объема выполняемых ими работ. Напротив, овуляция выступает в роли дополнительной функции рабочей пчелы. В перерывах между овуляцией она может заниматься подготовкой ячеек для яйцекладки, строительством сотов, кормлением личинок, фуражировкой и другими внутри- и внегнездовыми работами. Поскольку репродуктивный потенциал одной овулирующей пчелы невелик (всего несколько десятков яиц), а безматочная семья обычно без каких-либо перерывов выращивает одновременно сотни трутней, то очевидно, что это возможно при одновременном участии в их репродукции большого количества рабочих особей при их непрерывной замене.

Полиэтизм в семьях с высоким уровнем социальной организации не связан со строгой морфофизиологической дифференциацией. Одни и те же пчелы могут выполнять различные работы. Но обычно дифференциация по выполняемой функции связана с возрастом. В летнее время в семье, содержащей пчел различного возраста, молодые рабочие особи в возрасте 3–12 дней занимаются выкармливанием расплода. В это время у них активно функционируют гипофарингиальные железы. С 11–13-го дня у пчел могут интенсивно развиваться восковые железы, что позволяет заниматься строительством сотов. С 17–21-дневного возраста пчелы начинают заниматься доставкой корма. Молодые фуражиры могут при необходимости выполнять роль сторожей, задерживаясь у входа в летковое отверстие.

Отмеченная возрастная дифференциация по выполняемой функции может существенно нарушаться при некоторых экстремальных обстоятельствах и в ходе сезонного развития семьи. В частности, в семье, состоящей только из молодых пчел, их внеульевая деятельность может начинаться в возрасте 5–8 дней. В противоположность этому пчелы осенней генерации, прожив несколько месяцев, начинают заниматься выкармливанием расплода. Следовательно, возрастной полиэтизм соблюдается лишь при наличии в семье пчел различного возраста.

Самцы. Самцы покидают гнездо, выйдя из ячеек, или задерживаются в нем некоторое время, что требуется им для полового дозревания. В гнездах австралийских галиктов Lasioglossum (Chilalictus) sp. наряду с обычными самцами обнаружены самцы с увеличенной головой и мандибулами, но с редуцированными глазами и недоразвитыми крыльями. По внешнему виду грудь и гениталии тех и других самцов не имеют отличий. Поскольку видоизмененные самцы напоминают внешне «солдат» в семьях термитов и муравьев, было высказано предположение, что они выполняют в гнезде роль сторожей (Houston, 1970). Однако такое мнение не подтверждено последующими обследованиями гнезд этих галиктов. Предполагается, что необычные

самцы появляются в результате нарушения питания на личиночной стадии развития (Knerer, Schwatz, 1976). Не выполняя никакой работы, они являются, по существу, нахлебниками (Knerer, Schwarz, 1978).

Необычная роль трутней обнаружена в семье мелипон Schwarziana quadripunctata. Замечено, что трутни этого вида принимают участие в обработке нектара, находящегося в гнезде. Возможно, мотивация такого поведения трутней сопряжена с потреблением нектара (Imperatriz-Fonseca, 1973).

Морфологическая изменчивость самцов связана в основном с их трофическим обеспечением. Это прослеживается на разных видах пчелиных. Например, развитие самцов галиктов в ячейках с уменьшенным количеством корма отражается на уменьшении их размеров. В противоположность этому выращивание трутней в обильно обеспеченных кормом ячейках, предназначенных для самок, приводит к укрупнению самцов. Однако нередко такое изменение диеты нарушает нормальный ход онтогенеза, что выражается в появлении различных морфофизиологических аномалий. При этом одни части тела могут быть гипертрофированы (например, голова), а другие редуцированы (например, крылья). При значительных уклонениях от нормы трутни, достигнув стадии имаго, не в состоянии даже покидать гнездо (Knerer, Schwarz, 1978).

Выращивание трутней в ячейках для маток обнаружено также у мелипон. Эти трутни бывают примерно на 30% крупнее обычных. Укрупненные трутни не теряют способности к спариванию, продуцируя в 2–3 раза больше спермы по сравнению с развивающимися в обычных ячейках и с нормальным для самцов трофическим обеспечением (Imperatriz-Fonseca, 1976).

Поведение трутней изучалось во многих исследованиях, выполненных в разное время различными исследователями. Никому из них не приходилось наблюдать, чтобы трутни выполняли какие-либо внутри- или внегнездовые работы, характерные для рабочих особей. Вышедших из ячеек трутней пчелы кормят в течение 4–5 дней. В это время молодые трутни «выпрашивают» корм. Во время кормления трутни могут периодически прикасаться к пчеле-кормилице антеннами, что, по-видимому, служит средством стимуляции кормления. Частота кормления трутней уменьшается с их возрастом: 1-дневные получают корм примерно 25 раз в сутки, 2-дневные – 16. После 4-5-го дня жизни трутни сами берут корм из медовых ячеек (Orosi-Pal, 1959; Sidlof, 1966; Roger et al., 1978 и др.). Пчелы способны различать трутней по возрасту. Об этом свидетельствуют опыты Е. Р. Джейкокса (Jaycox, 1961). Он помещал разновозрастных трутней, заключенных в сетчатые клетки, в безматочную семью. В одной клетке находились трутни в возрасте 6–7 дней,

в другой – 21–22. Первые обладали аттрактивностью (привлекательностью) для пчел, побуждая их в большом количестве локализоваться на клетках в течение первых трех дней от начала опыта.

С возрастом трутней связано их пространственное распределение в гнезде и летная активность. Молодые трутни локализуются в центральной части гнезда, а более старые – на периферии. Первые вылеты трутней из улья начинаются в возрасте от 4–8 до 14 дней, а массовые брачные полеты – с 16-дневного возраста (Park, 1932; Lecomte, 1950; Muszynska, 1979).

Развитие трутней медоносных пчел также связано с их трофическим обеспечением на личиночной стадии и внутригнездовым микроклиматом в течение всего периода развития. Масса однодневных трутней среднерусских пчел, развивающихся в оптимальных условиях, составляет 259 ± 3,2 мг ($Cv = 8,6\%$), длина 3-го тергита – 6,52 ± 0,029 мм ($Cv = 3,1\%$), его ширина – 4,95 ± 0,019 мм ($Cv = 2,9\%$), длина хоботка – 3,73 ± 0,018 мм ($Cv = 3,2\%$), длина крыла – 12,2 ± 0,048 мм ($Cv = 2,9\%$). С повышением температуры в течение периода развития в запечатанных ячейках до 36° С длина и ширина 3-го тергита увеличивается в среднем на 2%, длина хоботка – на 1, длина крыла – на 2%; а с понижением температуры до 29° С – уменьшается соответственно на 1,6 и 4%. Масса гениталиев существенно уменьшается с понижением температуры от оптимальной: при 33–35° С она равна 29,2 ± 0,73 мг ($Cv = 19\%$), а при 31° С – 30,9 ± 1,81 мг ($Cv = 24\%$). Уменьшение их массы прямо коррелирует с активностью спермы (Еськов и соавт., 1988).

Трутни, развивающиеся из яиц, откладываемых овулирующими пчелами в безматочных семьях, в 1,8 раза меньше трутней, выращиваемых в нормальных семьях. Средняя масса гениталиев трутней безматочных семей составляет 17,0 ± 0,41 мг

1. Масса и размер трутней, развивающихся из яиц овулирующих рабочих пчел в безматочных семьях

Показатель	Трутни, развивающиеся в ячейках			
	пчелиных		трутневых	
	$M \pm m$	Cv, %	$M \pm m$	Cv, %
Масса, мг	150 ± 4,30	16,2	141 ± 6,00	23,3
Длина крыла, мм	11,1 ± 0,10	4,9	10,5 ± 0,32	15,8
Ширина крыла, мм	3,7 ± 0,04	4,8	3,79 ± 0,063	7,0
Длина 3-го тергита, мм	6,08 ± 0,080	7,3	5,88 ± 0,180	17,6
Ширина 3-го тергита, мм	2,73 ± 0,031	6,3	2,75 ± 0,022	4,4
Длина хоботка, мм	3,59 ± 0,068	10,2	3,64 ± 0,050	7,9

($Cv = 26\%$). Сперма не активна в гениталиях массой $13{,}4 \pm 0{,}48$ мг ($Cv = 21\%$). Это свидетельствует о том, что, по-видимому, не все трутни, развивающиеся из яиц овулирующих пчел, могут участвовать в размножении.

Овулирующие пчелы откладывают яйца как в пчелиные, так и в трутневые ячейки. Однако размер ячеек не оказывает существенного влияния на массу и размер развивающихся трутней (табл. 1). Поэтому, вероятнее, уменьшение размеров трутней в безматочных семьях связано с ухудшением их трофического обеспечения на стадии личинки.

МЕХАНИЗМЫ СОЦИАЛЬНОЙ КОНСОЛИДАЦИИ

Для одиночноживущих видов пчелиных характерно индифферентное отношение к своему потомству. Потомство же одной самки не проявляет какого-либо стремления к кооперации в борьбе с биотическими и абиотическими факторами среды. Пчелы, закончившие развитие, не заботятся о развивающихся. По наблюдениям Ж. Фабра (1962), пчелы одиночных видов осмий, закончив развитие, стремятся покинуть гнездо так, чтобы даже не прикасаться к развивающимся. Для этого они прогрызают отверстие в боковой части гнездового укрытия или проделывают обходные тоннели, если на пути к выходу из гнезда находятся развивающиеся особи.

Такая стратегия внутригнездового поведения закреплялась отбором, поскольку она направлена на обеспечение безопасности развивающихся особей, находящихся на пути следования к выходу из гнезда пчел, закончивших развитие. Однако проделывание лабиринтов и отверстий требует значительных затрат энергии. В такой ситуации отбор на экономию энергетических затрат мог иметь решающее значение в закреплении инстинктов активного воздействия взрослых на развивающихся пчел. Например, у Osmia rufa это выражается в пощипывании мандибулами особей, находящихся в коконах, что активизирует их и ускоряет их выход из гнезда (Raw, 1972).

Более совершенное гнездовое поведение обнаружено у Ceratina japonica и C. flavipes, обитающих в Японии. У них особи, закончившие развитие, заботятся не только о том, чтобы освободить себе путь к выходу, но и о безопасности развивающихся членов. Для этого пчела, находящаяся в самом дальнем конце гнезда, достигнув стадии имаго, прогрызает вход в ячейку с куколкой, находящейся на пути следования. Затем переносит ее в освободившуюся ячейку, после запечатывания которой таким же способом продвигается к выходу (Sakagami, Maeta, 1977).

Выше отмечалось, что многие виды пчелиных откладывают яйца в ячейки с кормом или после яйцекладки приносят корм и запечатывают ячейки. Этим ограничивается, а чаще полностью исключается контактирование самки с развивающимся потомством. Вместе с тем среди низкоорганизованных социальных видов обнаружены такие, у которых самка многократно вступает в тактильные и трофические контакты с развивающимися особями. Например, самки цератин, выращивающие потомство в общих выводковых камерах, кормят личинок. Самки отрыгивают корм на тело личинок так, что они могут доставать его своими ротовыми придатками (Sakagami, 1960). Самки цератин C. japonica и C. flavipes, гнездящиеся в стеблях растений, также контактируют с развивающимся потомством. Но для этого они вынуждены разрушать перегородки между запечатанными ячейками. Чаще всего самки вскрывают ячейки после начала дефекации личинок с целью удаления их экскрементов. После этого самка запечатывает ячейки повторно (Sakagami, Maeta, 1977).

Трофические и тактильные контакты самок с развивающимися членами семьи характерны для шмелей. У них личинки развиваются в запечатанных выводковых камерах. Для снабжения их кормом основательница гнезда B. atratus или другая овулирующая самка проделывает в выводковой камере отверстие диаметром 1,5–3 мм. В него вводится одна антенна, прикосновением которой к развивающимся особям контролируется их состояние. После этого личинки получают подкормку (Sakagami, 1976; Sakagami, Zucchi, 1965).

Несмотря на активное взаимодействие взрослых шмелей со своим потомством, они очень индифферентны друг к другу. По многолетним наблюдениям за внутригнездовыми взаимоотношениями, у B. agrorum отмечены лишь единичные случаи, когда один из шмелей атаковал другого. Агрессивность одного из меченых шмелей чаще всего наблюдалась после его возвращения в гнездо. Один из фуражиров, не покидавших гнездо в течение нескольких дней, подвергался в это время нападению со стороны другого шмеля. Атаки не наблюдались, если этот фуражир приступал к активной внегнездовой деятельности. Иногда находящиеся в гнезде шмели атаковали возвращающегося фуражира и срали отрыгиваемый им нектар (Brian, 1952). Известны также случаи нападения самки-основательницы на фуражира. При этом он иногда отрыгивал нектар на пол гнезда, и самка слизывала его хоботком (Michener, 1972). Обычно шмели берут пыльцу из кормовых ячеек. Но иногда могут забирать ее непосредственно с ноги фуражира (Sakagami, Zucchi, 1965). Отмеченные случаи атак на фуражиров, вероятнее всего, не имеют отношения к регулированию или стимуляции их летной деятельности. Атаки не могли побуждаться голодом нападающих шмелей, так как в

гнезде имелись запасы корма (Brian, 1952). Однако такие взаимоотношения можно рассматривать как одну из вероятных форм взаимодействия, предшествовавшую развитию трофоллаксиса.

Трофические контакты между самкой и взрослым потомством обнаружены на определенных стадиях развития семей у некоторых видов пчел-плотников, обитающих в Южной Африке (Watmough, 1974; Bonelli, 1977). Например, самка-основательница Xylocopa combusta за 7 мес жизни выводит две генерации пчел, о которых заботится некоторое время после завершения ими постэмбрионального развития. Основная форма заботы выражается в том, что самка посредством трофоллаксиса кормит молодых пчел (Watmough, 1974). Тактильные контакты между возвращающимся в гнездо фуражиром и самкой-основательницей обнаружены у пчелы галикта Lasioglossum zephurum. Контакт поддерживается в течение всего времени, пока самка сопровождает фуражира к ячейке, которая снабжается кормом (Breed, Gamboa, 1977).

Трофоллаксис и тактильные контакты приобрели высокую упорядоченность и стали играть важную роль в регуляции взаимоотношений между членами семьи у пчел рода Apis. На медоносных пчелах показано, что даже небольшие группы рабочих особей, изолированных от семьи, обмениваются кормом. Частота трофических контактов возрастает с увеличением численности пчел в группе. Например, если в группу из 20 пчел пустить одну особь, которая получала перед этим подкормку, помеченную радиоактивным изотопом, то через 6 ч он регистрируется у всех пчел. За такое же время в группе из 80 особей радиоактивность обнаруживается у 38 из них (Скиркявичюс и соавт., 1975).

В семье пчелы обмениваются кормом намного активнее, чем в небольшой изолированной группе. Активность трофоллаксиса неодинакова среди разных полиэтических групп. Корм распространяется в семье с наибольшей скоростью среди фуражиров. Так, раствор сахара с радиоактивным веществом, которым подкормили всего 6 пчел из семьи с 24 500 взрослыми пчелами, через 4 ч был обнаружен у 16–21% из них. Среди этих пчел 62% составляли фуражиры. Через 27 ч количество пчел, получивших радиоактивное вещество в процессе трофоллаксиса, достигало 43–60%. При этом на долю фуражиров приходилось 76% пчел (Nixon, Ribbands, 1952).

На скорость обмена кормом среди изолированных групп пчел влияют их физиологическое состояние и температура, меняющиеся в течение годового цикла жизни семьи. В группе из 20 пчел скорость трофоллаксиса максимальна при 30° С. В годовом цикле жизни семьи скорость обмена кормом среди таких неболь-

ших групп начинает увеличиваться с февраля – марта и достигает максимума в июне – июле. С частотой трофических контактов связано количество передаваемого корма. На изолированных попарно пчелах, часто обменивавшихся кормом с радиоактивным веществом, обнаружено, что во время первого контакта передается в среднем 33,9% содержимого зобика, второго – 28,2, третьего – 22,5, к шестому контакту содержимого остается всего 3,7%. При редких контактах количество передаваемого корма уменьшается в течение первых трех передач в 2,5–2,8 раза, в последующих – в 1,9–1,3 раза (Скиркявичюс, 1986).

Количество корма, передаваемого во время трофических контактов, зависит от индивидуальных особенностей пчел-доноров. По результатам исследований с использованием меченых атомов, примерно 7% пчел передают до 90% содержимого зобиков другим пчелам, около 50% – 50–60%, остальные делятся лишь небольшой частью индивидуальных запасов (примерно 5%). Всего же между рабочими пчелами перераспределяется в среднем 39% корма, содержащегося в их зобиках (Дуо и соавт., 1975).

Маткам пчелы отдают намного больше корма, чем друг другу. Зобик пчелы в результате трофического контакта с маткой освобождается в среднем на 66%. Примерно 25% пчел отдают маткам около 75% своих запасов, а минимальное его количество в период интенсивного развития семьи не опускается ниже 50% (Дуо и соавт., 1975). В годовом цикле жизни семьи количество корма, передаваемого матке, уменьшается от июня к августу – сентябрю в 1,87 раза (Пень и соавт., 1975).

Трутни не все и не всегда получают корм от рабочих пчел. В активный период жизни семьи примерно 10% трутней могут кормиться из медовых ячеек, около 18% в процессе трофических контактов с пчелами и 62% – на 35–75%. В среднем 47% трутней получают корм от пчел. Они могут отдавать трутням до 95% запаса медового зобика. В среднем же трутню передается корма меньше, чем матке, но больше, чем другой рабочей пчеле (Дуо и соавт., 1975).

В процессе трофических и тактильных контактов между членами пчелиной семьи распространяются феромоны, выполняющие регуляторную функцию. У медоносной пчелы обнаружено около 30 разновидностей феромонов, различающихся по механизмам и результатам физиологического воздействия на организм взрослых и развивающихся пчел. Особенно высокой активностью и широким спектром действия обладает маточное вещество, распространяемое в семье пчелами, контактирующими с маткой.

Пчелы, контактировавшие некоторое время с маткой (сопровождавшие ее на соте, за что их называют свитой), вступают в дальнейшем в трофические и тактильные контакты с другими пчелами. Инициаторами трофических контактов выступают обычно

пчелы, которые перед этим не были рядом с маткой. Они же играют роль доноров (Скиркявичюс, 1986), хотя вполне возможен обмен кормом (Ferguson, Free, 1980). Замечено, что поведение пчел, после того как они выбывают из свиты матки, зависит от способа контактирования с нею. Если пчела прикасалась к матке хоботком, то она обычно вступает с другими пчелами в трофические контакты, если контакт с маткой ограничивался только прикосновением антенн, пчелы вступают в антеннальные контакты (Батлер, 1980).

Контактирование с маткой влияет на поведение пчел и отношение к ним взрослых членов семьи. Пчелы, сопровождающие матку более 30 с, отличаются от неконтактировавших с ней повышенной активностью, которая сохраняется от 5 (Ferguson, Free, 1980) до 30 мин (Seeley, 1979). В это время между пчелами возрастает частота антеннальных контактов: за 30 мин до взаимодействия с маткой встречающиеся пчелы прикасаются друг к другу антеннами 11,6 раза, а после взаимодействия – 56,4 раза (Seeley, 1979). Инициаторами такого контактирования выступают пчелы, соприкасавшиеся с маткой.

Участие пчел, контактирующих с маткой, в распространении маточного вещества не вызывает сомнения. Дискутируется лишь способ его передачи. Поскольку частота антеннальных контактов пчел в течение 30 мин после того, как они выходят из состава свиты матки, в среднем в 31 раз превосходит частоту трофоллаксиса, то можно считать, что обмен кормом имеет второстепенное значение. К тому же пчела, контактировавшая с маткой, чаще получает корм. В связи с этим А. Скиркявичюс (1986) высказал предположение, что для передачи маточного вещества между пчелами необходим «активный посредник», роль которого может выполнять расплод. (Kubisova, Haslbachova, 1978). Однако вряд ли он имеет значение обязательного передаточного звена в распространении маточного вещества. Дело в том, что матка оказывает ингибирующее воздействие на рабочих пчел как в период активной жизни семьи, когда она выращивает большое количество расплода, так и в течение длительной осенне-зимней паузы в развитии (Еськов, 1979, 1983).

ДОМИНИРОВАНИЕ ОВУЛИРУЮЩИХ САМОК

Признаков доминирования или выраженной взаимной агрессивности не наблюдается обычно в колониальных поселениях пчел, хотя у них каждая овулирующая самка в первую очередь заботится о своем потомстве. Конфликты возможны лишь при захвате чужих ячеек, что нередко сопровождается удалением из них потомства других самок. Конкуренция за места гнездования

обостряется с увеличением плотности населения колонии. В небольших коммунальных гнездах, как, например, у галиктов Conanthalictus dicksoni и C. conanthi, в одном гнезде живут одновременно 2–3 самки, равноценные как по выполняемым функциям, так и по внешнему виду (Rozen, Meginley, 1976). Не обнаружено также полиморфизма и полиэтизма между овулирующими самками у австралийских видов Lasioglossum sp. Для них характерно поселение из года в год в одних и тех же гнездах, которые они постоянно достраивают общими усилиями (Knerer, Schwarz, 1976).

Различные формы доминирования и агрессивности обычны в гнездах с одной или небольшим числом овулирующих самок, отличающихся от других женских особей. Так, в гнезде Euglossa Cardata обычно находится одна овулирующая самка. Но если их оказывается по каким-либо причинам две или более, то одна из них добивается доминирующего положения. Механизмы, посредством которых происходит дифференциация самок на доминирующих и подчиненных, усложняются с ростом социальной организации. Весь комплекс средств доминирования можно условно разделить на этологический и физиологический. Независимо от форм доминирования оно достигает ощутимого результата, если самка-основательница или другая овулирующая особь может влиять на ограничение или полное устранение репродуктивной функции других женских особей.

ЭТОЛОГИЧЕСКОЕ ДОМИНИРОВАНИЕ

Одним из условий, способствовавших возникновению и развитию различных форм доминирования, послужила характерная для пчелиных изменчивость в уровне трофического обеспечения потомства. Недокармливание развивающихся пчел на начальных стадиях выращивания потомства или в другое время, например в связи с ухудшением кормовой базы, приводит к недоразвитию самок. Это выражается прежде всего в уменьшении их размера, а при существенном ограничении кормления лишает возможности спариваться.

Дифференциация по массе и репродуктивным возможностям создает условия для внутригнездового доминирования крупным половозрелым самкам. Благодаря преимуществу в силе у них появляется возможность овладевать ячейками, отстроенными рабочими особями. К этому их может побуждать недостаток места для строительства новых ячеек. При этом разрушение построек предшественницы является характерной чертой поведения пчелиных, занимающих чужие ячейки. Закреплению такого поведения способствует пищевое подкрепление самки при унич-

тожении чужих потомков. Пищей служат находящийся в ячейке запас личиночного корма и сама развивающаяся особь. Элиминация потомства недоразвитых самок и выращивание собственного благоприятстует прогрессивному росту численности обладателей инстинкта доминирования, позволяющего ограничивать вклад в популяцию других самок.

Широкое распространение среди социальных пчелиных получило поедание самкой яиц, отложенных рабочими особями. Эта форма каннибализма встречается у видов, находящихся на различных стадиях социальной организации. Например, в примитивных семьях галиктов Lasioslossum zephyrum с относительно коротким периодом существования самка-основательница поедает яйца рабочих особей (Michener, Brothers, 1974). Матка шмелей нередко захватывает выводковые камеры рабочих, съедает отложенные ими яйца и откладывает собственные (Free et al., 1969; Garofalo, 1978).

Поедаиие самками мелипон яиц, откладываемых рабочими особями, превратилось, по существу, в один из актов реализации репродуктивного инстинкта. В результате яйца рабочих особей используются как трофический субстрат для маток. Это способствует прежде всего компенсации затрат на овуляцию. Кроме того, с яйцами рабочих пчел возможна передача матке эктогормонов, имеющих регуляторное значение.

Каннибализм в семьях пчел рода Apis выражается в поедании рабочими особями части яиц, откладываемых маткой. У них распространено также поедание личинок, находящихся на различных стадиях развития. Количество и возраст личинок, поедаемых пчелами, во многом зависят от состояния кормовой базы. Индийские пчелы в период обильиого цветения нектаро- и пыльценосов выкармливают до запечатывания около 95% расплода. При умеренной кормовой базе количество личинок, сохраняющихся до 4-го дня жизни, равняется в среднем 70%, но до запечатывания доживает около 50%. Если семья испытывает недостаток нектара и пыльцы, то восполнение рабочих пчел приостанавливается, хотя матка продолжает откладывать яйца. В таких условиях все развивающиеся особи поедаются, не доживая до стадии куколки (Woyke, 1976).

Медоносные пчелы в меньшей мере, чем индийские, поедают расплод. Обнаружена сезонная динамика каннибализма: весной до стадии имаго доживает 75–80% развивающихся пчел, летом – 80 – 90 и осенью – 50–75%. Обычно в большей мере поедается трутневый расплод. Эта тенденция нарушается в безматочных семьях: осенью нормальные семьи поедают 35–50% развивающихся трутней, а безматочные – около 25%. Независимо от времени года и состояния семьи в наибольшей мере уничтожаются молодые личинки (Woyke, 1977).

Поедание расплода индийскими и медоносными пчелами не имеет прямого отношения к доминированию матки. Но с этим связано поддержание гомеостаза семьи и регуляция ее развития в соответствии с экологической обстановкой. Регуляторная роль каннибализма выражается в том, что рабочие пчелы, поедая часть расплода, обеспечивают необходимую диету сохраняющимся личинкам и матке. Таким образом, расплод используется как запасной питательный материал, употребляемый в различной мере регулярно или только в экстремальных ситуациях.

К одной из косвенных форм доминирования самки-основательницы можно отнести временную дифференциацию выращивания самцов и самок. Этот механизм позволяет ограничивать на некоторое время участие половозрелых дочерей в репродукции собственных самок. Если они задерживаются в гнезде, то создаются благоприятные условия для содействия самке-основательнице. Действие такого рода механизма возможно только у видов с сезонной организацией семей. При этом необходима синхронизация фаз выращивания самок и самцов во всей популяции. Отбор, несомненно, благоприятствует временной дифференциации их созревания в семье, так как это повышает надежность встречи противоположных полов и увеличивает вероятность панмиксии.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ ДОМИНИРОВАНИЕ

Этологические и физиологические механизмы доминирования тесно взаимосвязаны. Поэтому их строгое разграничение невозможно. В большинстве случаев можно говорить лишь о превалирующей роли того или другого из них. Кроме того, реализация врожденных этологических комплексов возможна лишь в определенных биотических и абиотических условиях.

Наиболее важным фактором детерминации иерархического положения самок служит их репродуктивная активность. Она прямо коррелирует с развитием яичников. Поэтому яичники используются в качестве показателя, характеризующего состояние самок. В нормальных условиях развитие овариол стимулирует белковое питание пчел. Но одной диеты недостаточно для стимуляции овуляции. В лабораторных исследованиях на галиктах Lasioglossum zephyrum установлено, что при достаточном белковом питании развитие ооцитов не происходит, если 3–5 пчел содержат в условиях, не имеющих гнездовых построек. У такого же их числа и в таких же условиях, отличающихся лишь наличием отстроенных ячеек, у пчел наблюдается увеличение объема ооцитов (Bell, 1973). Подобно этому у шмелей яичники начинают развиваться после того, как самка обнаружит подходящее

место для гнездования (Richards, 1977). По-видимому, развитие ооцитов, связанное с гнездованием, побуждается комплексом сенсорных стимулов.

Среди средств физиологического доминирования важная роль принадлежит феромонам, выделяемым овулирующими самками. Начиная с самых ранних ступеней социальной организации, эти вещества вместе с дифференцированным трофическим снабжением влияли на ход морфогенеза и физиологическое состояние членов семьи. Например, в примитивных семьях Lasioglossum zephyrum самка-основательница, ингибируя секрецию ювенильного гормона развивающихся пчел, превращает их в рабочих (Bell, 1973). Подобно этому самка шмелей подавляет у развивающихся рабочих активность эндокринных желез, вырабатывающих ювенильный гормон. Феромон самки секретируется мандибулярными железами. У взрослых самок он сдерживает развитие яичников (Roselar, Roselar, 1978; Roselar et al., 1981). Это потверждается активизацией овуляции рабочих после ампутации у доминирующей самки мандибулярных желез (Honk et al., 1980). Маточное вещество, подавляющее развитие яичников у рабочих членов семьи, обнаружено также у безжалых пчел (Lemmasson, 1977).

Роль маточного вещества особенно велика в моногинных семьях высокоразвитых эусоциальных видов. Им регулируются основные процессы жизнедеятельности семьи. К важнейшим из них, как и в полигенных семьях, относится ингибирование репродуктивной функции рабочих особей. Это выражается в подавлении развития яичников. В опытах на небольших семьях медоносных пчел показано, что при наличии матки яичники рабочих особей находились в недоразвитом состоянии. Если матку заключить в сетчатую клетку, то развитие яичников происходило у 40% пчел. Их количество возрастало в случае удаления матки и достигало 96–98% в семьях, не имевших расплода (Milojevic, Filipovic-Moskojievic, 1959). Наличие матки влияет на активность пчел, занимающихся трофическим обеспечением семьи. Доставка нектара и пыльцы уменьшается после удаления матки. В опытах на пчелах, содержавшихся в садках, обнаружено, что при наличии матки они активнее забирают предоставленный им в кормушках раствор сахара (Elbert, 1970).

Специфической формой реагирования моногенной семьи на потерю матки является выращивание ее замены из личинок рабочих пчел младших возрастных групп. Для этого пчелы выбирают обычно несколько личинок, которых начинают обильно обеспечивать маточным молочком. Одновременно перестраивают ячейку, преобразуя ее в маточник.

Феромон матки представляет собой сложный комплекс органических веществ, одним из важных компонентов которого является 9-оксодеци-транс-2-эновая кислота. Она выделяется манди-

булярными железами и распределяется по всему телу матки. Вместе с этим такое же или подобное вещество выделяется ее брюшными железами (Velthuis, 1972). Это подтверждается тем, что пчелы, имеющие возможность контактировать только с брюшным отделом живой матки, в течение трех дней наблюдений не отстраивали маточники. Но их отстройка началась через несколько часов, как только брюшко этой частично изолированной матки накрыли сеткой, препятствующей прямому контактированию. Обнаружено также, что контактирование пчел лишь с небольшой частью грудного отдела и ножками матки достаточно для предотвращения закладки маточников (Батлер, 1980).

Количество феромона, выделяемого маткой, подвержено сезонной изменчивости. При этом изменение разных его компонентов не полностью совпадает по времени. Максимальное количество 9-кетодецен-2-овой кислоты в голове матки содержится в мае – июле, минимальное – в марте – апреле и августе – ноябре. Наибольшее же количество 9-гидроксидецен-2-овой кислоты приходится на июнь – август, наименьшее – на март – май и сентябрь – октябрь (Pain et al., 1974). Ритмика продукции феромонов в значительной мере детерминируется действием трофического фактора, который зависит от внешней температуры. Вероятно, потребление воды также стимулирует секрецию маточного вещества. Такая связь обнаружена у чешуекрылых (Татьянскайте, 1979).

У овулирующих рабочих в безматочной семье медоносных пчел с 5-го дня жизни начинается интенсивное развитие яичников и мандибулярных желез, достигающее максимума через 10–25 дней (Leonardo, 1985). Феромоны овулирующих пчел, подобно маточному веществу, но в значительно меньшей мере, ингибируют развитие яичников у других рабочих особей. Об этом свидетельствуют результаты анализа овариол у пчел, содержавшихся по 50 особей в энтомологических садках, в часть которых пускали овулирующих рабочих из безматочной семьи. В этих садках численность пчел с увеличенными яичниками составляла в среднем 18,6%, а в группах, не имевших контакта с овулирующими рабочими особями, – 28,1%. Их влияние на других пчел посредством феромона доказывает подавление развития яичников в случае потребления экстракта из овулирующих рабочих особей. Среди пчел, содержавшихся в садках и получавших этот экстракт в течение 14 дней, развитие овариол обнаружено только у 13,6%, а у не получавших его – у 33,0% (Velthuis et al., 1965).

Присутствие овулирующих пчел, подобно маткам, способствует понижению активности метаболизма изолированных групп рабочих особей. Это обнаружено на пчелах из безматочных и нормальных семей. Их содержали примерно по 320 особей в 6 раз-

ных садках. Среди пчел из безматочных семей было 15–20% с увеличенными яичниками. Их диаметр в среднем в 3–5 раз был больше, чем у пчел из нормальной семьи. В течение 25 дней наблюдений в садках с пчелами из безматочной семьи потребление корма в расчете на 100 особей в час составляло $0{,}19 \pm 0{,}018$ мл ($Cv = 21{,}9\%$), а в группах, сформированных из нормальной семьи, $-0{,}25 \pm 0{,}06$ мл ($Cv = 32{,}6\%$). Различие в 1,3 раза ($P > 0{,}99$) свидетельствует о том, что наличие овулирующих пчел влияло на нормализацию поведения всей группы.

Капские овулирующие пчелы в отличие от европейских обладают выраженной аттрактивностью для других рабочих. Они сопровождают овулирующую пчелу, образуя подобие свите матки. В ней может находиться одновременно 15 и более пчел. Их, по-видимому, привлекает феромон овулирующих особей. Им может служить транс-9-оксидецеи-2-овая кислота. Оиа обнаруживается в головах овулирующих капских пчел (Ruttner et al., 1976).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В эволюции стратегии гнездовой деятельности важная роль принадлежит возникновению инстинкта сооружения индивидуальных ячеек для развивающигося потомства. Их сооружение следует рассматривать как универсальное приспособление широкого адаптивного значения. Благодаря ему пчелиные получили качествеино новые возможности для прогрессивного освоения ресурсов внешней среды за счет алломорфных преобразований и узких форм специализации в ходе освоения различных экологических сред.

Со строительством ячейки на каждую развивающиюся особь появилась возможность их индивидуальной изоляции. На этой основе получили развитие дифференцированное обеспечение кормом и регуляция диеты в период постэмбрионального развития. Изоляция и индивидуальное снабжение развивающихся особей кормом способствовали устранению между ними внутригнездовой конкуренции. Развитие потомства одной самки в сходных условиях послужило предпосылкой для семейной элиминации. Это и усиление взаимосвязи и взаимозависимости между взрослыми и развивающимися членами семьи привело к доминированию семейного отбора. Он благоприятствовал совершенствованию гнездовых инстинктов строительной деятельности и заботы о потомстве, а также развитию различных форм социальной интеграции.

Встречающееся среди одиночных и социальных видов пчелиных выращивание потомства в одной ячейке можно с уверенностью отнести к реликтовой форме гнездового поведения. Его обладатели вытеснялись видами с индивидуальными формами заботы о

потомстве. К тому же развитие нескольких особей в одной выводковой камере снижает эффективность семейного отбора в результате конкуренции за корм и оптимальное местоположение. Действительно, на шмелях обнаружено (Alford, 1971), что особи, развивающиеся в центре выводковой камеры, обладают преимуществами, позволяющими наращивать большую массу. Связанное с конкуренцией разобщение потомства одной самки, вероятно, выступает в качестве одной из причин, препятствующей углублению интеграции членов шмелиной семьи.

Совершенствование инстинктов строительной деятельности развивалось по пути приобретения возрастающей независимости от случайных факторов внешней среды. Поселение под открытым небом, в грунте и сухих стеблях растений побуждало зарождение инстинктов возведения гидроизоляции ячеек. Она требовалась прежде всего для предохранения корма от переувлажнения и высыхания. Стабилизация гигрорежима способствовала нормализации условий в период эмбрионального и постэмбрионального развития пчел. Перспективными природными материалами для изоляции ячеек оказались смолистые выделения растений. Их использование зарождалось у одиночных пчел и получило широкое распространение у социальных видов. Наибольшую независимоть от среды обеспечивало развитие морфофизиологических приспособлений, позволяющих применять для гидроизоляции и строительства ячеек собственные выделения. Самым подходящим материалом для этого оказался воск. На начальных этапах освоения этого материала пчелы использовали воск эпикутикулы. Совершенствование механизмов использования воска привело к развитию восковыделительных желез.

Процесс упорядочения гнездовой конструкции побуждался необходимостью увеличения размера гнезда, связанного с ростом численного состава семьи. У примитивных социальных видов с относительно небольшой численностью пчел ячейки для развития потомства и расплода не имеют строгой упорядоченности размещения. Для гнездовой конструкции шмелей характерно беспорядочное нагромождение ячеек. Борьба за экономию строительного материала и максимальное использование гнездовой конструкции побуждала тенденцию на сближение ячеек сотов. Изначально эта задача могла решаться образованием гроздеобразных скоплений ячеек, что обнаружено у некоторых галиктов и примитивных по уровню социальной организации безжалых пчел.

Фиксация следующей фазы повышения упорядоченности гнездовой конструкции при одновременных снижениях затрат строительного материала выражается в строительстве односторонних сотов. Они встречаются в гнездовых постройках некоторых видов галиктов и являются самой распространенной формой гнез-

довых построек у безжалых пчел. Небольшие семьи галиктов вполне удовлетворяет один сот. Этого недостаточно семьям безжалых пчел, что побуждало у них развитие инстинкта возведения многоярусной гнездовой конструкции, включающей множество подпорок и перемычек. Они необходимы для удержания сотов, но требуют дополнительных затрат строительного материала и ограничивают полезный объем гнездовой полости. Несмотря на то что в горизонтальных сотах ячейки обращены открытой частью вверх, они не используются для хранения запасов меда. Такое ограничение связано с тем, что мед, обладая большим удельным весом, деформировал бы соты. Поэтому в гнездах безжалых пчел он хранится в специальных ячейках за пределами расплодной зоны.

Переход от горизонтального к вертикальному размещению сотов не связан со значительным преобразованием строительных инстинктов. Это может побуждаться конфигурацией гнездовой полости (ее заужением). Размещение сота в вертикальной плоскости и наличие свободного пространства у его основания (части, противоположной выходу из ячеек) позволяло пристраивать к нему второй ряд ячеек. При этом внешние стороны оснований первого ряда могли использоваться для прикрепления второго ряда. Такая конструкция обладает преимуществом перед односторонней в прочности. Вместе с тем на равное количество ячеек требуется меньшее количество материала. Склонность медоносных пчел возводить ячейки на перфорированной поверхности используется в пчеловодстве при строительстве сотов на искусственной вощине. Это подтверждает возможность реализации пчелами одного из начальных (реликтовых) проявлений инстинкта строительной деятельности.

Дифференциация ячеек на кормовые и расплодные не имеет существенных преимуществ при использовании довольно прочных двухсторонних вертикальных сотов. Напротив, сторогая специализация ячеек в таком случае биологически нецелесообразна, так как ведет к ограничению мобильности в их использовании, особенно в тех условиях, когда имеется возможность и (или) необходимость быстрого пополнения кормовых запасов. Равномерное распределение корма в сотах способствует к тому же экономии энергии и повышает жизнеспособность семьи при низких температурах, затормаживающих двигательную активность пчел. Если бы кормовые ячейки находились далеко от расплода, то пчелы вынуждены были бы или покидать его при похолоданиях, или поддерживать высокий уровень активности. По этим причинам у медоносных и индийских пчел строгая специализация кормовых ячеек утрачена или вообще не имела места.

Инстинкты гнездовой деятельности преобразовывались сопряженно с совершенствованием социальных отношений. Они в зави-

симости от свойств наследственной основы и характера изменений условий внешней среды развивались в разных направлениях, что привело к разнообразию форм социальной организации. Несмотря на многообразие этих форм, все они зарождались на основе инстинкта заботы о потомстве, сохраняющегося у морфологически и физиологически недоразвитых самок. Реализация этого инстинкта превращала их в помощниц самке-основательнице, если она доживала в гнезде до окончания постэмбрионального развития хотя бы части своего потомства, не утрачивая репродоуктивной функции.

Морфофизиологическое недоразвитие самок, приводящее к значительному или полному устранению их от размножения, легко и часто побуждается у пчелиных ограничением трофического обеспечения личинок, что нередко приобретает циклический характер в связи с сезонной изменчивостью продуктивности кормового участка. В результате репродуктивный вклад в популяцию потомства самки-основательницы уменьшается. Но участие недоразвитых самок в улучшении кормления последующей репродукции потомства самки-основательницы обеспечивает ему преимущества в борьбе за существование, поскольку более крупные особи обладают повышенной жизнеспособностью и плодовитостью. Следовательно, отбор благоприятствует сохранению генотипов самок, обладающих повышенной продолжительностью жизни и выращивающих часть потомства при участии дочерей-помощниц. Что касается помощниц, то они являются у всех пчелиных фенотипической модификацией, детерминируемой трофическим фактором.

Развитие доминирования самки-основательницы, играющее важную роль в консолидации членов семьи, сопряжено с уменьшением вклада в популяцию ее потенциальных конкурентов, обращаемых в помощниц. Простейший способ доминирования, основанный на поедании самкой–основательницей яиц недоразвитых самок, способствует к тому же активизации ее репродуктивной функции. Физиологическое доминирование, появившееся в процессе совершенствования внутригнездовых отношений, способствовало развитию трофоллаксиса и тактильных контаков, обеспечивающих распространение феромонов, играющих важное значение в поддержании гомеостаза семьи.

Эволюция социальности, не связанная с развитием средств, ограничивающих репродуктивную функцию взаимодействующих пчел, привела к появлению колониальности. Она так же, как и эусоциальность, зарождалась на базе инстинкта заботы о потомстве, но при сохранении потенциальной равноценности вклада в популяцию всех или большей части взаимодействующих самок. Основное преимущество колониальности перед одиночным образом жизни связано с относительным снижением затрат энер-

гии каждой пчелой на сооружение коммунального гнезда и его защиту. Например, в колониях некоторых галиктов, поселяющихся в грунте, основной вход выкапывается совместными усилиями группы пчел, а камеры для расплода сооружаются индивидуально. В колониях пчел-каменщиц, поселяющихся под открытым небом, каждая самка сооружает плотно прилегающие друг к другу ячейки, снабжает их кормом, откладывает яйца, запечатывает ячейки и после этого участвует вместе с другими колонистами в возведении общей защитной оболочки. Возможны также другие формы кооперации и взаимодействия, но во всех случаях они не направлены на ограничение индивидуальности пчел. Каждая из них способна к независимому самостоятельному существованию. Это приобретает особо важное значение в экстремальных ситуациях, приводящих к резкому ограничению численности популяции. Поэтому колониальность не побуждает развития доминирования и морфофизиологической дифференциации, хотя вполне возможна некоторая иерархия на основе индивидуальных преимуществ и агрессивности, благодаря чему возможно оттеснение слабых самок с лучших мест для гнездования и даже уничтожение их потомства.





ОРГАНИЗАЦИЯ ИНДИВИДУАЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ

ЗРЕНИЕ И ВИЗУАЛЬНАЯ ОРИЕНТАЦИЯ

Медоносная пчела имеет два типа органов зрения: фасеточные (сложные) глаза и дорсальные (простые) глазки, или оцелли. Парные фасеточные глаза расположены по бокам головы. Три дорсальных глазка расположены в форме треугольника на передней части темени у рабочих пчел и маток, а у трутней они смещены на лоб. Эти два типа глаз существенно различаются морфологически и функционально.

ФАСЕТОЧНЫЕ ГЛАЗА

Структурной единицей фасеточного глаза служит омматидий. Каждый из них выходит на поверхность глазной капсулы в виде правильного шестиугольника. От числа омматидиев зависит площадь, занимаемая глазом. В глазу рабочей пчелы их число колеблется от 4 до 5 тыч., у матки – от 3 до 4 тыс. и у трутня – от 7 до 9 тыс. Количество омматидиев у разных популяций пчел уменьшается с продвижением с юга на север, что соответствует увеличению размера тела пчел.

Светопреломляющий аппарат омматидия. Он состоит из двух основных элементов: хрусталика и кристаллического или хрустального конуса. Хрусталик выполняет роль собирающей линзы, имеющей форму выпуклого шестигранника. Под ним находится кристаллический конус. Он образован четырьмя клетками (зимперовыми; кристаллическими), скомпонованными в прозрачное тело грушевидной формы. Основание кристаллического конуса соприкасается с хрусталиком, а вершина подходит к ретинальным клеткам в виде тонких кристаллических нитей (рис. 6).

Ось каждого омматидия является нормалью к поверхности роговицы. Угол наклона осей соседних омматидиев рабочей пчелы равен 1°5′, трутня – 0°50′ и матки 1°16′, а отношение величины углов в вертикальной и горизонтальной плоскости – соответственно 1 : 2, 1 : 1,8; 1 : 2,5 (Portillo, 1963).

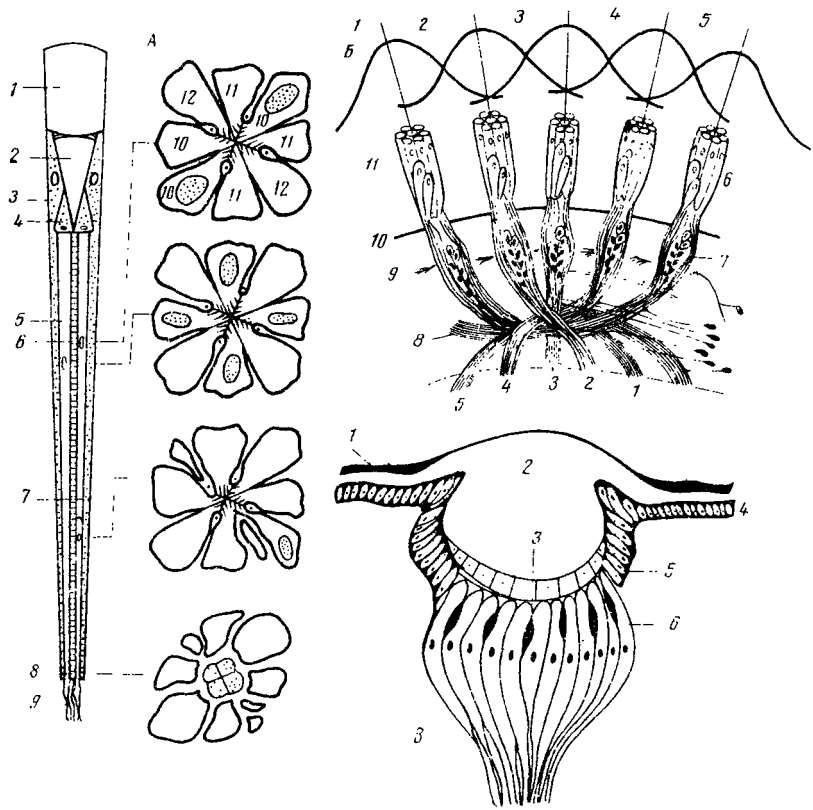


Рис. 6. Строение фасеточного глаза (*А*, *Б*) и дорсального глазка (*В*) пчелы:

А – схема строения омматидия: *1* – роговица; *2* – кристаллический конус; *3*, *4* – первичные (корнеагенные) и вторичные (наружные) пигментные клетки; *5* – фоторецепторы; *6* – рабдом; *7* – базальный (9-й) фоторецептор; *8* – оптическая «пробка»; *9* – аксон; *10–12* – типы фоторецепторов (по Грибакину, 1981); *Б* – проекция сетчатки в ассоциативные центры: *1–5* – поля зрения отдельных омматидиев и их проекции во второй ассоциативный центр; *6* – ретинальные нейроны; *7* – оптический патрон; *8* – хиазма; *9* – первый ассоциативный центр; *10* – базальная мембрана; *11* – слой омматидиев (по Horridge, Meinertzhagen, 1970); *В* – дорсальный глазок: *1* – кутикула; *2* – хрусталик; *3* – рабдом; *4* – эпителиальные (гиподермальные) пигментные клетки; *5* – корнеагенные клетки; *6* – ретинальные клетки (по Snodgrass, 1956, видоизменено)

Поскольку глаз пчелы не способен к аккомодации (радиус кривизны хрусталика не изменяется), то углом между омматидиями определяется разрещающая способность глаза (острота зрения). Она возрастает с приближением объекта к глазу. На

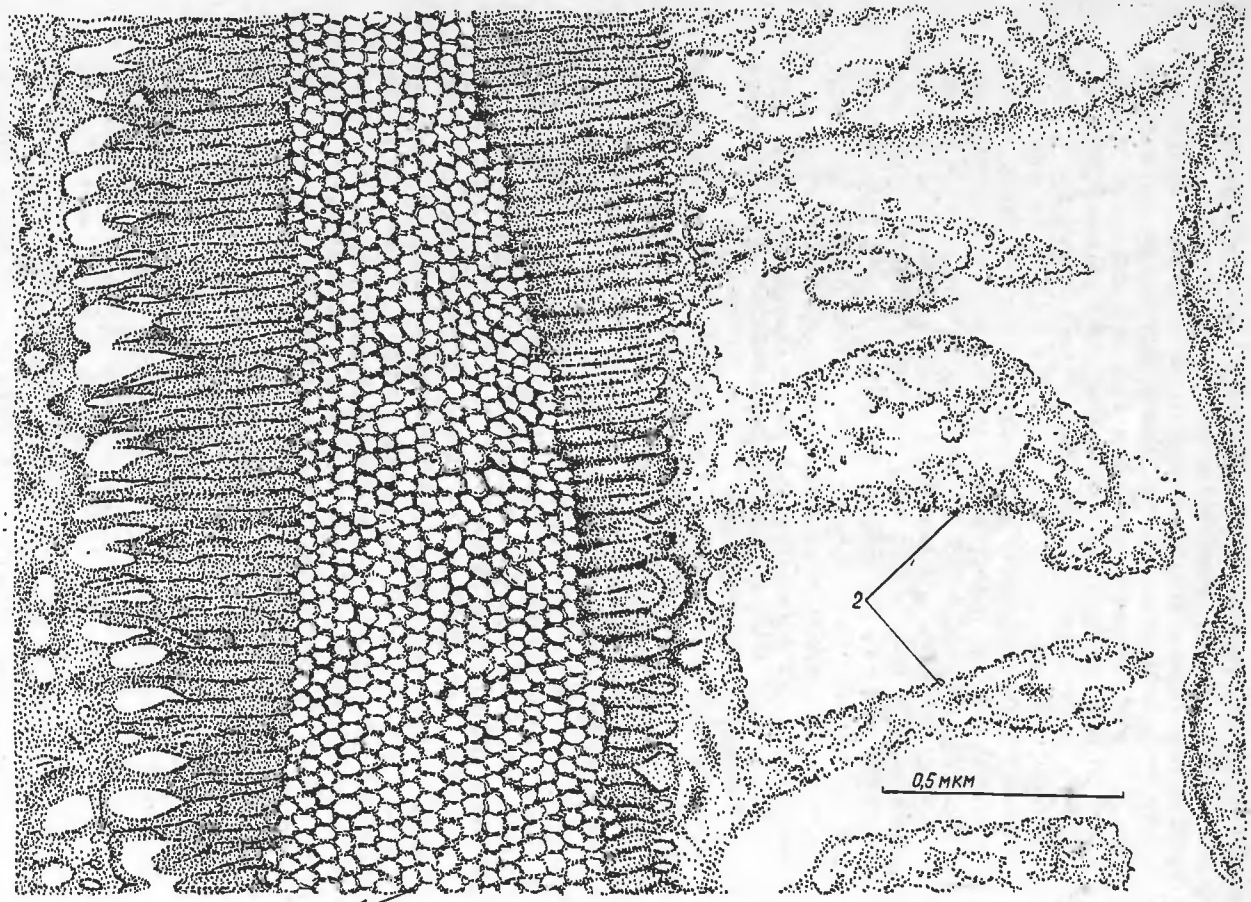
очень близком расстоянии, вероятно, возможно различение очень мелких деталей, соизмеримых с расстоянием между осями соседних омматидиев, составляющем около 16 мкм. Уменьшение его диаметра ограничивается явлением дифракции на входном зрачке. С учетом этого ограничения при максимальном сближении омматидиев фасеточный глаз пчелы представляет собой оптимальную оптическую систему для восприятия лучей с длиной волны более 300 нм.

Бинокулярность зрения достигается тем, что поля зрения фасеточных глаз на определенном расстоянии от них перекрываются. В медиальной зоне горизонтальной плоскости направления осей глаз соседних омматидиев рабочей пчелы сходятся на расстоянии 5,6 мм, матки – 6,2, трутня – 3,75 мм. На расстоянии 490 мкм над антеннами угол бинокулярной зоны рабочей пчелы составляет 29°, матки – 25 и трутня – 29,5°. В вертикальной плоскости оси омматидиев дорсальной части сходятся у рабочей пчелы на расстоянии 3,5 мм, у матки – 0,1 и у трутня – 2,8, а в вентральной – соответственно на расстоянии 4,7; 6,9 и 4,65 мм (Seild, 1980).

Светоизолирующий аппарат. Соседние омматидии изолированы друг от друга чехлом из клеток, содержащих гранулы экранирующего пигмента, принадлежащего к оммохромам и птеринам. Относительно темные оммохромы поглощают длинноволновые лучи (кроме красных), а сравнительно светлые птерины задерживают преимущественно коротковолновую (ультрафиолетовую) часть спектра (Тыщенко, 1977; Hoffmann, Langer, 1961). Поглощение бокового света обеспечивает повышение направленной чувствительности каждого омматидия.

Гранулы экранирующего пигмента, сосредоточенные в дистальной части омматидия, варьируют по величине в широких пределах: максимальный их диаметр равен 1,0 мкм, минимальный – 0,03. Это можно рассматривать как результат непрерывности генеза пигмента. Пигментная зона в проксимальной части омматидия образована расширенными окончаниями четырех интерретикулярных тяжей, заполненных гранулами пигмента. Они образуют на проксимальном торце рабдома «оптическую пробку», препятствующую проникновению непоглощенного света из рабдома-световода к оптическим ганглиям (Грибакин, 1981).

Светочувствительный аппарат. Он представлен девятью ретинальными (зрительными) клетками (Ribi, 1981). Они сгруппированы вокруг рабдома, расположенного вдоль оптической оси омматидия (см. рис. 6). Длина рабдома около 2 мкм. Рабдом сформирован из нескольких рабдомеров, образованных ретинальными клетками. Рабдомеры состоят из большого количества плотно упакованных трубочек – микровилл, являющихся выростами на поверхности ретинальных клеток (Goldsmith, 1962). Диа-



А

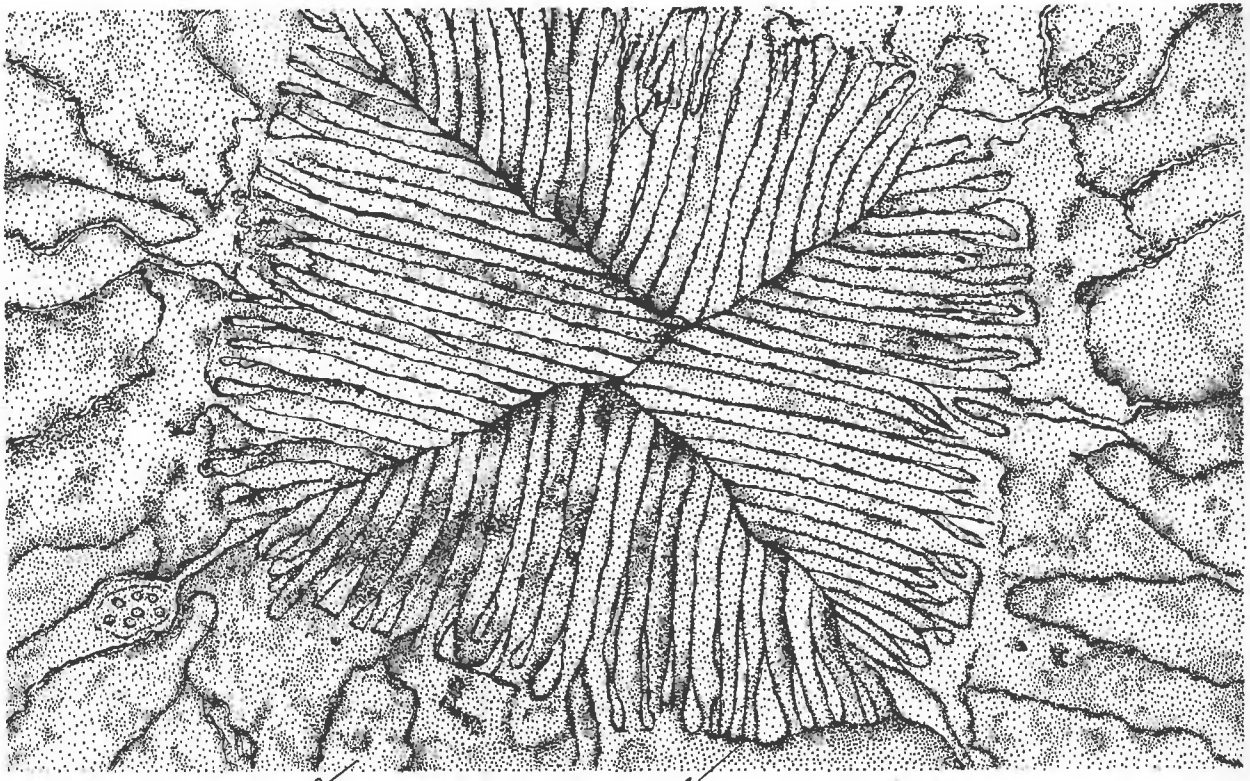


Рис. 7. Продольный (*А*) и поперечный (*Б*) срезы ретинулы омматидия (по Грибакину, 1967, 1981):
1 – рабдом; *2* – эндоплазматическая сеть

метр микровилл составляет в среднем 50 нм. Они располагаются в двух взаимноперепендикулярных направлениях, сохраняющихся у соседних омматидиев (см. рис. 6 и рис. 7). В связи с тем что структуры зрительных клеток, примыкающих к рабдомерам, характеризуются низким показателем преломления, часть лучей на границе этих разделов претерпевает полное внутреннее отражение. Поэтому рабдомеры выполняют роль световодов.

Цитоплазма зрительных клеток пронизана сетью эндоплазматических каналов (ретикулюм). Они особенно многочисленны вдоль перирабдомерного пространства, где образуют гигантскую эндоплазматическую цистерну. Ее называют главной эндоплазматической цистерной фоторецептора (Грибакин, 1967). Тонкий слой цитоплазмы, находящийся между внутренней стороной эндоплазматической цистерны и микровиллами рабдомера, соединяется с периферической цитоплазмой мостиками диаметром 0,1–0,2 мкм. Они следуют через каждые 0,5–0,6 мкм, соединяя по 10 слоев микровилл.

Количество митохондрий в зрительной клетке убывает вдоль оптической оси омматидия с приближением к базальной мембране. Наибольшее их количество сосредоточено в дистальной части фоторецептора. Приближение митохондрий к рабдомеру уменьшает интенсивность светового потока. Такую же функцию выполняют гранулы пигмента, находящиеся в цитоплазме зрительной клетки (Грибакин, 1981).

Микровиллы с двойной мембраной толщиной около 5 нм содержат зрительный пигмент. Его концентрация достигает 10^7 молекул на рабдомер. Пигмент состоит из опсина и красящего вещества ретиналя, представляющего собой альдегид витамина А. Зрительный пигмент имеет максимум поглощения в области 440 нм (Goldsmith, 1958). Под действием света пигмент распадается, гидролизуясь в транс-ретиналь и опсин.

Спайковые потенциалы в нейроне омматидия на стимуляцию светом достигают 70–80 мВ (рис. 8, *А*). Они возникают после того, как деполяризация достигает 15 мВ (Naka, Eguchi, 1962). Электроретинограмма пчелы (рис. 8, *Б*) представляет собой быстрое положительное отклонение потенциала на включение света и медленное отрицательное – при его выключении (Goldsmith, 1960). Предельная частота мельканий света, побуждающих изменение электрической активности, составляет около 300 Гц (Autrum, 1952).

В онтогенезе пчелы клетки оптического зачатка группируются в преомматидийные зачатки в конце третьего – начале четвертого личиночного возраста. В каждом скоплении находится по четыре будущих конических клетки и по девять ретинальных. Они удлиняются в период дифференциации омматидиев. При этом девятая клетка переходит из центрального положения в лате-

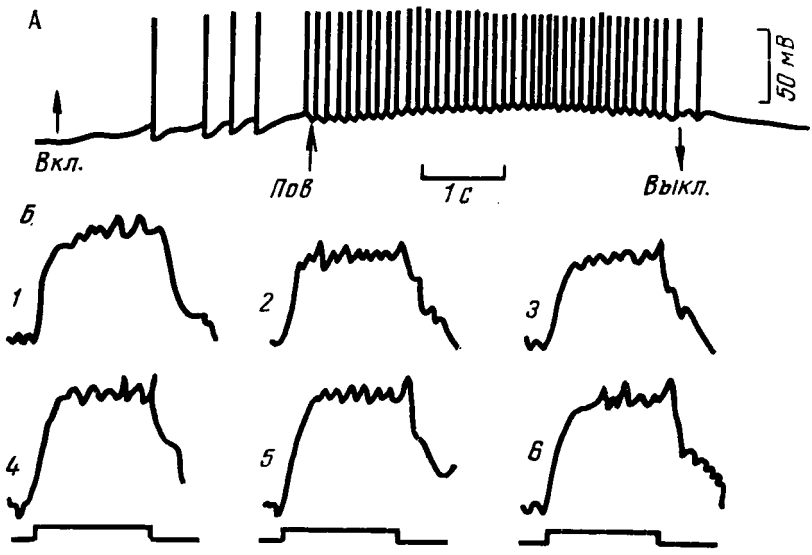


Рис. 8. Электроответы на световую стимуляцию фасеточного глаза пчелы:

А – спайковые потенциалы на включение освещения, повышение освещенности и выключение света (по Naka, Eguchi 1962); *Б* – изменение электроретинограммы темноадантированного глаза на освещение монохроматическим светом с длиной волны 365 нм (*1*), 405 (*2*), 436 (*3*), 492 (*4*), 546 (*5*) и 578 нм (*6*) – продолжительность засветки 0,5 с (по Goldsmith, 1960)

ральное. В это же время формируются рабдомеры (Eisen, Yossef, 1980).

Механизмы цветоразличения. По результатам регистрации электроретинограммы замечено, что ее форма меняется в зависимости от спектрального состава освещения. Минимальная освещенность для равного электроответа достигается при длине волны 535 нм (см. рис. 8, *Б*). В случае адаптации в красном свете появляется второй пик высокой чувствительности в ультрафиолетовой части спектра к его составляющей 345 мн (Goldsmith, 1960).

При отведении потенциалов от отдельных зрительных клеток омматидия, возникающих в ответ на вспышки равноквантовых монохроматических излучений, у рабочей пчелы выявлено четыре типа клеток, которые отличаются по спектральной чувствительности. Об этом свидетельствует наличие максимумов чувствительности: в области 340, 430, 460 и 530 нм. У трутня их обнаружено только 3 на волны длиной 340, 450 и 530 нм. При этом ответ на длинноволновый участок спектра фиксируется только в омматидиях, расположенных в вентральной части глаза

(Autrum, Zwehe, 1964). По-видимому, близкие по спектральной характеристике клетки, обладающие максимальной чувствительностью к излучению с длиной волны 430 и 460 нм, образуют в совокупности один светоприемник. В таком случае систему цветового зрения рабочей пчелы можно считать трихроматической. У трутней же основная часть поля зрения двухроматическая с максимумами в области 340 и 450 нм (Мазохин-Поршняков, 1969). Все 3 типа фоторецепторов рабочей пчелы имеются в вентральной, фронтальной и дорсальной частях сложного глаза (Bernard, Wehner, 1980).

Спектральная чувствительность фасеточного глаза пчелы зависит от характера освещения в период адаптации. В темноадаптированном глазу, стимулируемом световыми вспышками длительностью 40 с, обнаружено реагирование на волны длиной 350, 430 и 530 нм. В глазу, адаптированном к красному свету на вспышки длительностью 10 с, доминирует зеленочувствительный тип фоторецепторов (Bernard, Wehner, 1980).

Трихроматическое зрение обнаружено также у безжалых пчел. Интересно, что у представителей различных таксономических групп мелипон Melipona marginata, M. guadrifasciata и Trigona spinipes цветовые светоприемники обладают максимальной чувствительностью к одним и тем же спектральным составляющим с длиной волны 340, 450 и 540 нм (Hertel, Ventura, 1985). Это практически совпадает с характеристикой спектральной чувствительности глаза медоносной пчелы.

Поляризационная чувствительность. Свет солнца не поляризован, так как он излучается атомами с совершенно произвольной ориентацией. Проходя через атмосферу, он поляризуется в результате рассеивания молекулами воздуха. Вектор поляризации перпендикулярен плоскости, образуемой направлением от глаза к солнцу и участку наблюдаемого голубого неба. Поэтому зона максимальной поляризации находится в плоскости, перпендикулярной направлению на солнце. Однако поляризация никогда не достигает 100% из-за вторичного рассеивания света молекулами воздуха. Это и другие случайные процессы понижают поляризацию не менее чем на 30%.

Способность пчел дифференцировать поляризованный свет от неполяризованного обнаружена при регистрации электроретинограмм (Autrum, Stumpf, 1950). Установлено, что при стимуляции поляризованным светом высота электроретинограммы выше, чем при деполяризованном, в среднем на 30%. Амплитуда электроответа не изменяется, если во время включения света плоскость его поляризации последовательно изменять. Внутриклеточные отведения, выполненные на других видах насекомых, подтверждают результаты регистрации электроретинограммы.

Механизм восприятия поляризованного света можно объяснить отчасти изменением его проникновения в глаз в связи с отражением. Оно минимально при перпендикулярном направлении к источнику света. Лучи, падающие под острым углом или параллельно плоскости глаза, имеют наибольшее отражение. Глаз может дифференцировать также яркостные узоры, связанные с преломлением, отражением и рассеянием света различными поверхностями, что, вероятно, используется в качестве дополнительного признака для распознавания объектов и их взаимного расположения (Мазохин-Поршняков, 1965).

Главную роль в восприятии поляризованного света играют структура и свойство рабдомеров зрительных клеток. Дифференциация направления поляризации связана прежде всего с взаимноперпендикулярным размещением рабдомеров. Это демонстрирует модель поперечного среза рабдома, выполненная в виде треугольников из поляроидной пленки. Если смотреть через эту модель на неполяризованный источник света, например лучи, проходящие через облако, то он имеет во всех секторах одинаковую освещенность. Она меняется в разных секторах при наведении на участок голубого неба (Фриш, 1980; Frisch, 1950). Отсюда различие в освещении соседних рабдомеров может служить сигналом о направлении поляризации.

Среди морфофункциональных свойств глаза, имеющих отношение к восприятию поляризованного света, важное значение принадлежит трубчатой структуре рецепторных мембран. С нею связано возникновение дихроизма (поглощения одного из лучей) за счет формы мембраны, ограничивающей свободу броуновского движения (вращение) молекул родопсина. Благодаря этому дихроизм микровиллы увеличивается в 1,4–1,5 раза по сравнению с минимальным расчетным значением при хаотическом его распределении. Трубчатое строение мембран микровилл и их пространственная упорядоченность способствуют также повышению надежности определения пчелой направления поляризации при изменении освещенности и (или) повороте плоскости поляризации света (Грибакин, 1981). Поляризационная чувствительность связана с чувствительностью к ультрафиолету.

По данным внутриклеточных отведений, наиболее чувствительны к поляризационному свету омматидии, расположенные вблизи дорсального края фасеточного глаза (Labhart, 1980). Здесь микровиллы девятых зрительных клеток, находящихся в дорсальной части глаза у омматидиев 5–45-го рядов (от верха), имеют три направления ориентации: первое под углом 52 ± 7°, второе – 89 ± 7°, третье под углом 127 ± 7°. Такое размещение микровилл у смежных клеток триплета омматидиев обеспечивает детектирование направления вектора поляризации света (Ribi, 1980).

Зрительные центры и переработка зрительной информации. Переработка зрительной информации осуществляется в двух парных оптических долях протоцеребрума. В них находятся по три ассоциативных центра (оптических ганглия). В первом из них (ламине) оканчиваются короткие аксоны шести ретинальных клеток каждого омматидия. Длинные аксоны трех других его ретинальных клеток проходят сквозь ламину и заканчиваются во втором ассоциативном центре (Ribi, 1981). В ламине короткие аксоны проникают в так называемые оптические патроны, где синаптически контактируют с 2–3 нейронами второго порядка и с несколькими центробежными волокнами. Оптические патроны второго оптического центра (наружная медуллярная пластинка; медулла) связаны с ламиной внешней хиазмой. При этом порядок их размещения не соответствует топографическому положению омматидиев (см. рис. 7, *Б*). Третий ассоциативный центр (внутренняя медуллярная пластинка; лобуля) соединяется с медуллей внутренней хиазмой. В лобуле находятся ассоциативные нейроны, аксоны которых идут в мозг.

Первичная обработка зрительной инфомации осуществляется в самом рецепторе и выражается в дифференцированном реагировании ретинальных клеток на параметры светового стимула. Генерируемые ими электрические сигналы распространяются по аксонам электротонически, а по монополярным интернейронам ламины– посредством градуальной гиперполяризации. В клетках медулли и лобули, а также в волокнах центральной части переднего мозга используется импульсный механизм кодирования зрительной информации. Между ганглиозными клетками синаптическая связь осуществляется на холинэргической основе. Рецепторные аксоны с нейронами второго порядка имеют прямые контакты посредством электрических синапсов.

В зрительных долях протоцеребрума обнаружены ассоциативные нейроны (детекторы зрительных раздражений). Они избирательно реагируют на определенные параметры зрительного стимула, запуская (включая) врожденные или приобретенные поведенческие реакции пчелы. Обнаружены детекторы, реагирующие только на постепенное увеличение или уменьшение освещения, на дискретное его включение или выключение, а также на тот и другой стимулы. Все эти три детектора представлены в оптических долях пчелы примерно одинаковым количеством клеток (Францевич, 1968). Имеются детекторы, реагирующие на определенную окраску. Выделены широкополосные нейроны, имеющие в одном и том же энергетическом диапазоне сходные кривые зависимости величины ответа от интенсивности спектральных составляющих света, и узкополосные, обнаруживающие высокую чувствительность в небольшой части спектра.

Полосоинтенсивные нейроны, кодирующие информацию об ин-

тенсивности света, реагируют на небольшие диапазоны его изменения. Но они отвечают на освещение, интенсивность которого находится за верхней или нижней границей этого диапазона. Взаимодействие между нейронами может выражаться в антагонистической реакции на различные цветовые стимулы. Она имеет фазный характер у медуллярных нейронов и тонический у лобулярных. Пространственный антагонизм выражается в том, что свет возбуждает ответ у одной части нейронов и тормозит у другой. Нейроны, чувствительные к движению, занимают небольшие рецепторные поля в медулле и широкие в лобуле. В ней редко встречаются нейроны с направленной чувствительностью (Hertel, 1980).

ДОРСАЛЬНЫЕ ГЛАЗКИ

Светопреломляющий аппарат дорсальных глазок представлен двояковыпуклым утолщением кутикулярного покрова (хрусталиком). Под ним находится слой прозрачных корнеагенных клеток, из которых в онтогенезе пчелы развивается хрусталик. К корнеагенным клеткам примыкает сетчатка, образованная из зрительных клеток, сгруппированных в ретикулы. Они вытянуты вдоль продольной оси глазок. Внутри ретикулы в дистальном ее конце находится рабдом, сложенный из рабдомеров скомпонованных зрительных клеток. Весь светочувствительный аппарат покрыт чехлом пигментных клеток (рис. 6, *В*).

Проксимальные концы ретинальных клеток переходят в короткие аксоны. Они собираются вместе и входят в небольшие оцеллярные ганглии, расположенные вблизи сетчатки каждого глазка. Здесь аксоны ретинальных клеток образуют синаптические контакты с дендритами ассоциативных нейронов. Число постсинаптических волокон намного меньше числа пресинаптических волокон. Это свидетельствует о передаче информации от дорсальных глазок по сравнительно небольшому числу нервных каналов.

Если выделенным из глазка хрусталиком воспользоваться как линзой, то можно получить довольно четкое изображение. Однако в дорсальном глазке фокальная плоскость хрусталика лежит далеко позади слоя ретинальных клеток. Поэтому в рабдомы поступает размытое изображение предметов, находящихся в поле зрения глазок. Это ставит под сомнение возможность их использования для восприятия деталей зрительных объектов.

На освещение и затенение дорсальных глазок они реагируют изменением электроретинограммы. Максимальная частота мельканий, воспринимаемых глазком, составляет 265 Гц. Форма электроретинограммы зависит не только от интенсивности осве-

щения, но и от его спектрального состава. Спектральная чувствительность характеризуется наличием максимумов, приходящихся на длину волны 340 и 490 нм (Goldsmith, Ruck, 1958). Следовательно, глазки обладают механизмом цветоразличения.

ВИЗУАЛЬНАЯ ОРИЕНТАЦИЯ

РОЛЬ ОСВЕЩЕННОСТИ

Влияние освещенности на летную деятельность. Пчелы не вылетают из улья, когда температура опускается до 5° С, хотя они могут подходить к летку и находиться некоторое время у его выхода. Отдельные пчелы начинают вылетать из улья при температуре 6–7° С. При такой температуре изменение освещенности от 2 до 20 тыс. лк не влияет на летную активность. Она возрастает при температуре 8–9° С, достигая максимума при 6–7 тыс. лк.

Важное значение имеет продуктивность кормового участка и величина семьи. При низкой продуктивности кормового участка, когда дневной привес улья составляет 0,1–0,3 кг (температура от 21 до 25° С), пчелиные семьи с 15 тыс. пчел прекращают вылет при освещенности 1800 ± 100 лк, семьи с 25 тыс. пчел – при освещенности 710 ± 60 лк, а с 32 тыс. – при 615 ± 40 лк. Лётная активность этих же семей прекращается при более низкой освещенности, если пчелы имеют возможность пополнять кормовые запасы, посещая источники пищи невдалеке от улья. Например, если на расстоянии 10–15 м от ульев поставить кормушки с 50%-ным раствором сахара, то пчелы с небольшим количеством рабочих особей прекращают лётную деятельность, когда освещенность понижается до 28 ± 3 лк. В таких условиях пчелы из семей с 25 и 32 тыс. особей заканчивают полеты при 3 ± 1,5 лк.

Сведения о минимальной освещенности, ограничивающей целенаправленный вылет из жилища, получены В. Шриккером (Schricker, 1965) на пчелах, приученных посещать кормушки с ароматизированным раствором сахара, расположенные на различном расстоянии от улья. Обнаружено, что кормушки на расстоянии 25 и 50 м от улья пчелы начинают посещать утром при освещенности от 0,1 до 0,2 лк. С увеличением расстояния им требуется бóльшая освещенность: на расстоянии 1000 м – при 3 лк и 3875 м – при 15 лк. Вылетающие из улья пчелы ориентируются по освещенности у леткового отверстия. Требуется, чтобы она была не ниже 0,1 лк. Поэтому, если затемнить улей и леток за счет приставки-лабиринта, полеты пчел начинаются при освещенности 46–130 лк.

Поскольку пчелы ориентируются утром по освещенности летка, его положение и ориентация улья влияют на начало лёта пчел. Он начинается немного раньше, если леток обращен на восток. Смещение летка от нижней к верхней части улья также побуждает более ранний вылет. Это объясняется, во-первых, опережающим повышением освещенности верхней части улья перед восходом солнца и, во-вторых, восприятием светового стимула наиболее активными пчелами, головы которых имеют наибольшую вероятность ориентации в сторону летка.

В периоды с обильным нектаровыделением в теплые лунные ночи пчелы могут иногда долго летать после захода солнца. Освещенность в лунную ночь достигает 0,2 лк, что соответствует уровню минимальной освещенности, побуждающей их лётную деятельность. Находясь на массивах медоносных растений, пчелы еще до рассвета начинают иногда лётную деятельность. Например, по многолетним наблюдениям Аллена (Allen, 1953), на пасеке, размещаемой на гречишном поле, первые пчелы посещали цветки примерно за час до восхода солнца.

Уровень освещенности, при которой пчелы прекращают лётную деятельность к известному источнику пищи, зависит от их опыта. Об этом свидетельствуют наблюдения Шриккера (1965) за пчелами, которые в течение нескольких дней посещали одни и те же кормушки с раствором сахара. Оказалось, что в первые четыре дня пчелы заканчивали полеты к кормушке в 25 м от улья при освещенности около 10 лк (минимум – 8, максимум – 14 лк). На 5-й день полеты прекратились при 7 лк, а в последующие дни – при 2–2,5 лк.

Убедительным подтверждением влияния опыта пчел на уровен минимальной освещенности, побуждающей прекращение полетов, служат результаты наблюдений за летной деятельностью двух групп пчел из одной семьи. Одна из них в течение длительного времени посещала кормушку в 50 м от улья. Другую стали приучать к кормушке на таком же расстоянии, но в противоположном направлении после того, как у первой стабилизировалась реакция на минимальное освещение (пчелы прекращали полеты при 2–5 лк). В первые пять дней пчелы из второй группы заканчивали полеты при более высокой освещенности, чем из первой. Различие составляло около 8 лк (минимум – 4, максимум – 13 лк). После 5-го дня пчелы той и другой групп стали заканчивать полеты практически при одинаковой освещенности.

Следовательно, 5-дневного накопления опыта вполне достаточно, точно, чтобы ориентироваться при минимальной освещенности, побуждающей вылет к источнику пищи на небольшом расстоянии от улья.

Механизм контроля освещенности. Он связан отчасти с функционированием фасеточных глаз. Разные их участки различаются

по фототаксической специализации. Быструю реакцию на источник света запускают омматидии, расположенные в вентральной части глаз. Однако различение ими яркости двух источников света ослабевает с увеличением освещения дорсальных частей фасеточных глаз (Frisch, 1986).

Наиболее важная роль в механизме контроля освещенности и запуске фототаксических реакций пчелы принадлежит дорсальным глазкам. Это связано со специфичностью их морфофункциональных свойств. В частности, глазки обладают высокой светосилой, благодаря чему воспринимают более низкую освещенность, чем фасеточные глаза. Кроме того, ганглиозные интернейроны глазок связаны с оптическими ганглиями фасеточных глаз и избирательно влияют на спонтанную активность нервных клеток мозга: у одних усиливают импульсацию, у других – тормозят. Оцеллярная чашечка служит не только для передачи информации об оптических сигналах, но выполняет также интеграционную функцию (Guy et al., 1979).

Роль оцеллей в оценке освещенности и запуска фототаксических реакций пчелы показана в поведенческих опытах Шриккера (1965). Он в различных сериях опытов изучал реакции на свет у пчел с оцеллями, закрашенными лаком. Эта операция проводилась на пчелах, анестезированных диоксидом углерода (углекислым газом). Чтобы скорректировать возможное влияние наркоза на поведение пчел, его действию подвергались также особи, используемые в контроле (с незакрашенными глазками).

Закрашивание глазок повлияло на начало вылетов утром и прекращение полетов вечером. Для прилета к кормушкам, расположенным в 50 м от улья, пчелам с одним закрашенным глазком требовалась в 2 раза бóльшая освещенность по сравнению с ее средним значением, необходимым особям контрольной группы. У пчел с двумя закрашенными глазками это различие возрастало до 3,3, а с тремя – до 4,5–4,7 раза. Изменение концентрации сахара в приманочном растворе с 0,25 до 2 молей побуждало пчел летать при более низкой освещенности. Но соотношение ее уровней, необходимых для полетов пчел опытной и контрольной групп, практически не менялось.

Что касается времени, необходимого на доставку корма, то оно не имело статистически достоверных различий у пчел опытной и контрольной групп как в течение дня, так и перед окончанием полетов. Пчелы с незакрашенными глазками затрачивали на посещение одной из кормушек в 50 м от улья 3,4 мин, другой – 3,1, а пчелы с тремя закрашенными глазками – соответственно 3,1 и 3,2 мин. Закрашивание глазок не повлияло на частоту полетов пчел (подсчитывали количество прилетов в течение часа) к разноудаленным кормушкам, находящимся в 50,

66 и 100 м от улья. На полеты к кормушкам и обратно те и другие пчелы затрачивали одинаковое время.

Изменение фототаксической реакции в связи с «выключением» глазок проведено в V-образном лабиринте, выполненном в виде двух трубок, освещаемых двумя источниками света разной интенсивности. Пчел помещали на площадку перед местом схождения концов трубок. Дифференциация освещенности оценивалась по выбору той или другой трубки, в которую входила пчела и направлялась к источнику света. Пчелы с незакрашенными глазками надежно отличали освещенность в 0,1–0,2 лк, с одним закрашенным глазком – 0,1 – 0,4, с двумя – 0,1–0,6 и с тремя – 0,1–0,8 лк. С увеличением нижнего значения освещенности до 2,6 лк пчелы с незакрашенными глазками отличали ее от 4 лк, с одним – от 8, с двумя – от 10,5 и с тремя – от 15,6 лк.

Следовательно, с повышением освещенности соотношение ее уровней, необходимых для реализации фототаксической реакции, уменьшается. Различие в выборе направления движения у пчел с закрашенными и незакрашенными глазками полностью исчезает при минимальной освещенности в 50 лк. В таком случае для дифференцированного выбора направления движения необходимо, чтобы она была во второй трубке не ниже 130 лк. Вероятно, это связано с тем, что при относительно высокой освещенности фототаксическая реакция запускается фасеточными глазами.

Освещенность и цветоразличение. В многочисленных экспериментах доказано, что пчелы хорошо отличают различные цветовые ориентиры. Однако в сумерках эта способность не обнаруживается. Иными словами, при низкой освещенности зрение пчелы становится ахроматическим, что характерно также и для зрения человека.

В опытах с использованием Т-образного лабиринта темноадаптированных пчел обучали отличать монохроматические цветовые стимулы с длинной волны 533, 430 и 413 нм от темноты или ахроматического света. В результате обнаружен ахроматический интервал, равный 1,5 логарифмической единицы интенсивности света, в пределах которого ограничивается восприятие света (ахроматический порог) и цвета (хроматический порог).

Спектральные стимулы различаются, если яркость света на 2 логарифмические единицы превосходит хроматический порог (Menzel, 1981). Оптимум цветоразличения находится в диапазоне яркости освещения от 10 до 10^3 кд/м^2. При яркости ниже 10^{-1} кд/м^2 цветоразличение полностью исчезает (Rose, Menzel, 1981). Результаты лабораторных экспериментов о нижнем пороге хроматического зрения совпадают с полевыми наблюдениями за пчелами. Они в сумерках теряют способность цветоразличения

при яркости ниже 10^{-1} кд/м^2: не отличают используемые в качестве ориентиров кружки фиолетового, голубого и зеленого цвета (Menzel, 1980).

Потеря цветового зрения в сумерках обеспечивает повышение чувствительности к монохроматическому освещению, что связано с особенностями морфофункциональной организации ламины. По-видимому, происходит интеграция разных точек, попадающих в поле зрения омматидия за счет объединения входов его цветовых рецепторов. Снижение же цветоразличения при яркости света, превосходящей 10^3 кд/м^2, вклюдчает рецепторные клетки и монополярный интернейрон (Menzel, 1981; Rose, Menzel, 1981).

ОРИЕНТАЦИЯ ПО СОЛНЦУ

Использование пчелами солнца в пространственной ориентации доказано опытами, в которых применялась перевозка ульев в новую местность (Frisch, 1967). В одном из таких опытов пчелы были приучены посещать кормушку с раствором сахара, ароматизированного лавандовым маслом. Она находилась в 180 м в западном направлении от улья. Перед перевозкой улья пометили краской 42 пчелы, летавших к кормушке до 20 ч вечера. Ночью улей перевезли на 23 км в местность с другим ландшафтом. Чтобы исключить возможное влияние пространственной ориентации летка, изменили положение улья: исходно он был обращен летком на восток, на новом месте его повернули на юг.

Выбор направления полета оценивали по количеству пчел, прилетавших как только они начали летать утром к кормушкам с ароматизированным лавандой раствором сахара. Кормушки находились в 180 м от улья в четырех различных направлениях (западном, восточном, южном и северном). Из 20 меченых пчел, прелетевших к кормушкам, 15 было отловлено на западной, одна – на восточной, по две – на северной и южной. Следовательно, большинство пчел ориентировались по солнцу, учитывая его суточное перемещение.

Ориентация пчел по солнцу осложняется, когда оно находится в зените. На пчелиных семьях, живущих вблизи экватора, замечено уменьшение количества пчел, впервые прилетающих к кормушке (мобилизованных сигнальщицами, постоянно посещающими кормушку) в то время, когда отклонение солнца от зенита не превышает 3–4°. При этом их прилет не прекращается полностью. Он лишь снижается до уровня, не превышающего 50% от средней нормы. Летная активность мобилизуемых пчел нормализуется, когда отклонение солнца от зенита достигает 4,5–5° (New, 1961; New et al., 1961).

Способность пчел определять вектор поляризации света используется ими в тех случаях, когда они не могут видеть солнце. Это доказано на пчелиной семье, помещенной в тени высокой горы, где пчелы, вылетая из улья, могли видеть только участок неба. Пчел этой семьи вначале приучили посещать кормушку, находившуюся в южном направлении от улья. Ночью его перевезли на новое место. На следующее утро меченые пчелы полетели к контрольной кормушке, находившейся в южном направлении (Frisch, Lindauer, 1954). Итак, вектор поляризации и его дневное изменение служат для пчел достаточно надежным ориентиром.

На пасеках с высокой плотностью размещения ульев их пространственное расположение по отношению направления на солнце и друг к другу может выступать в качестве фактора, дезориентирующего пчел. Об этом свидетельствуют результаты опытов С Джея (Jay, 1971). Он проследил за характером перераспределения пчел в соседние ульи в зависимости от их взаимоположения и дневного хода солца в умеренной и тропической зонах. Подопытные пчелиные семьи находились в 20 ульях, расставленных в форме квадрата. Каждая его сторона была образована пятью ульями (в углах ульи не ставили). Летки всех ульев были обращены к внешней стороне квадрата. В умеренной зоне, где в июле – августе в полдень солнце находилось в южной части небосвода, наблюдалась четко выраженная тенденция залета чужих пчел в ульи южной стороны восточного и западного рядов. В отличие от этого в тропиках чужие пчелы залетали чаще в ульи, находившиеся на западной стороне северного и южного рядов.

ОРИЕНТАЦИЯ ПО НАЗЕМНЫМ ОБЪЕКТАМ

В естественных условиях пчелы нередко поселяются вблизи лесных опушек, рек, горных хребтов и других четко обозначенных визуальных ориентиров. Возможность их использования пчелами прослежена в опытах К. Фриша и М. Линдауера (1958). Они перевозили улей в места со сходным рельефом и растительностью. Предварительно у пчел вырабатывали условных рефлекс на пищевое подкрепление, в качестве которого использовали раствор сахара, после чего их метили краской. Подкормка находилась в кормушке, расположенной на подставке. Такие же кормушки и подставки использовались в качестве контрольных для оценки выбора пчелами направления полета на новых местах.

В одном из таких опытов улей размещался исходно в 5 м от опушки леса, проходившей с севера на юг. В 180 м к югу от

улья находилась кормушка, которую посещали пчелы в течение одного дня. На следующий день улей перевезли в другое место и поставили также у опушки леса, проходившей с запада на восток. Для оценки выбора мечеными пчелами направления полета на новом месте ставили по три кормушки в 180 м от улья: одну – на запад от него, другую – на восток и третью – на юг. Чтобы исключить возможное влияние летка на выбор направления полета, его на новом месте повернули на восток. Исходно он был направлен на юг. Из 22 пчел, отловленных на трех кормушках во время первого визита, первую из них посетило 16, вторую – пять и третью – всего одна. Если бы эти пчелы пользовались солнечной ориентацией, то по крайней мере большинство из них прилетало бы к восточной кормушке. Судя же по полученному результату, они воспользовались в качестве ориентира границей леса, проходившей на старом и новом местах справа по направлению к кормушке.

В другом варианте опыта, проведенного по аналогии с первым, опушка леса находилась в 60 м от улья и кормушки. Угол между направлением от улья вдоволь земли и к верхушке деревьев составлял 10–11°, на новом – 13–14°. В этом случае после перевозки улья на западную контрольную кормушку прилетело 13 пчел, на восточную – 5 и на южную – 3.

В третьем варианте опыта улей и кормушка находились в 210 м от опушки леса. Угол между направлением от улья на верхнюю кромку леса и основания деревьев составлял 3°, а на новом месте – 4°. В такой ситуации западную кормушку посетило 5 пчел, восточную – 2 и южную – 13 пчел. Следовательно, с удалением улья от леса и уменьшением угла, под которым он выделяется над горизонтом, до 3–4° пчелы начинают ориентироваться в основном по солнцу.

По аналогичной методике выявлена возможность использования пчелами в качестве ориентира береговой линии. Вначале улей был поставлен на берегу озера так,что оно находилось слева от улья и кормушки. На новом месте у другого озера береговая линия отличалась по направлению от первой на 77°. Под таким же углом к ней размещалась одна из трех контрольных кормушек. Две другие кормушки находились вдоль берега с противоположных сторон улья. В этих условиях на контрольную кормушку, слева от направления которой было озеро, прилетело 14 меченых пчел, а на две другие – по одной. Если бы пчелы пользовались для ориентации солнцем, то они прилетели бы к кормушке, находившейся в 180 м от улья под углом 77° к береговой линии, что соответствовало ее положению у первого озера.

Дорога, проходящая прямолинейно по открытой местности, также может служить ориентиром для пчел. На это указывают

результаты опытов, проведенных на пчелах, летавших к кормушке вдоль проселочной дороги. Вначале улей и кормушка находились в 1 м от обочины дороги, проходившей с востока на запад (кормушка была западнее улья). На новом месте у дороги, проходившей с севера на юг, контрольные кормушки были расставлены, как и в других опытах, на расстоянии 180 м от улья в четырех различных направлениях: две – вдоль дороги (в метре от нее) и две – перпендикулярно ей. На эти две кормушки (западную и восточную) прилетело по три пчелы, на южную – 8 и на северную – 11. Небольшое различие в количестве пчел, прилетевших на кормушки, находившиеся вдоль дороги, можно объяснить тем, что они могли летать по разные ее стороны.

Роль локальных ориентиров также выявляли методом перемещения улья в сходные ландшафты. В одном из этих опытов на пути от улья к кормушке, находившейся в юго-восточном направлении, было несколько деревьев. На новом месте подобная группа деревьев была со стороны юго-западной контрольной кормушки. Из 14 отловленных пчел к ней прилетело 3, к северо-западной и северо-восточной – по 2 и юго-восточной – 9. Следовательно, большинство пчел в местности с одним локальным ориентиром пользовалось не им, а солнцем. Это совпадает с результатами наблюдений за выбором направления полета пчел к кормушке, местоположение которой им знакомо. В таком случае, несмотря на наличие единственного хорошо обозначенного ориентира, большинство из них не изменяло траекторию полета, не отклонялось от прямолинейного направления. Около 79% пчел сразу же направлялось в сторону кормушки. Отклонение от этого направления у 21% пчел носило случайный характер.

ОПОЗНАНИЕ ЦЕЛИ

Различение монохроматических фигур. Спонтанный выбор пчелой той или иной фигуры зависит от ее формы. При прочих равных условиях привлекательность к черно-белому изображению возрастает с увеличением его расчлененности (рис. 9, *А*). Это указывает на наличие врожденной программы визуального выбора по степени расчлененности (пестроты) объекта. Пунктирные линии для пчел более привлекательны, чем непрерывные, а скопления точек привлекательнее темного круга. В естественной обстановке пчелы предпочитают цветки с радиальной симметрией цветкам с билатеральной симметрией (Free, 1970).

Способность пчел запоминать фигуры используется ими для опознания цели при повторных прилетах. Это использовано для выявления возможностей различения пчелами зрительных объек-

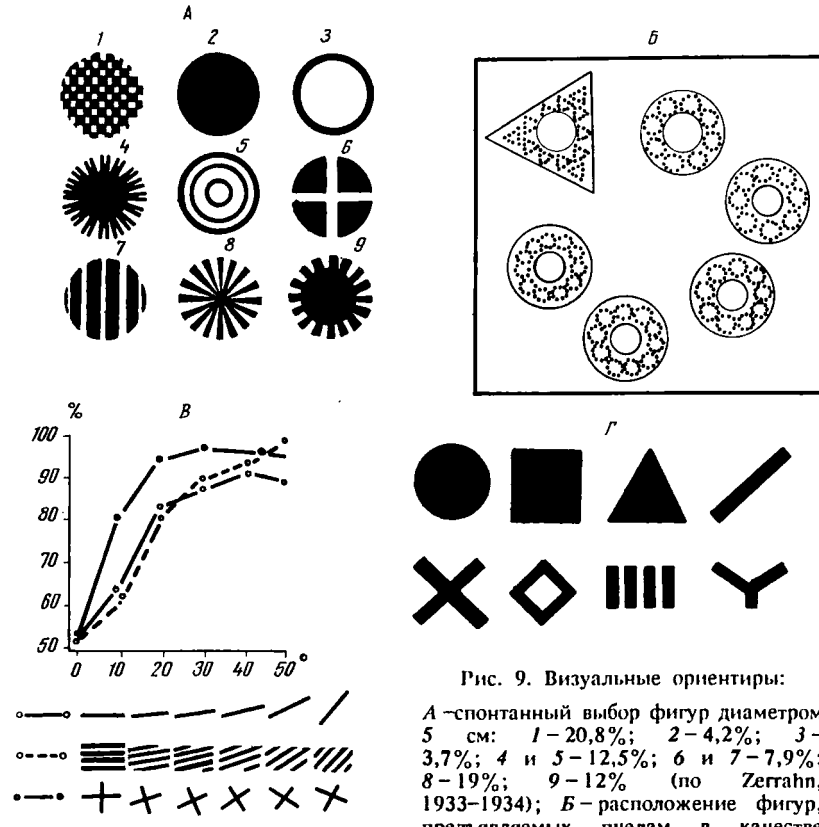


Рис. 9. Визуальные ориентиры:

А – спонтанный выбор фигур диаметром 5 см: *1* – 20,8%; *2* – 4,2%; *3* – 3,7%; *4* и *5* – 12,5%; *6* и *7* – 7,9%; *8* – 19%; *9* – 12% (по Zerrahn, 1933–1934); *Б* – расположение фигур, предъявляемых пчелам в качестве ориентиров (по Маленина, Персиянкову, 1965); *В* – различение угла поворота фигур на вертикальной плоскости (по Wehner, Lindauer, 1966); *Г* – фигуры верхнего ряда пчелы надежно отличают от фигур нижнего ряда (по Hertz, 1929)

тов. Обнаружено, что контур геометрических фигур не всегда позволяет пчелам надежно различать эти фигуры. Например, пчелы не различают черный круг диаметром 5,5 см от примерно таких же по площади квадрата и треугольника (Hertz, 1929). Но пчелы свободно отличают кружки от треугольников большого размера, если они образованы из таких же, но более мелких фигур (рис. 9, *Б*). Это связано с возможностью сопоставления пчелой этих фигур на близком расстоянии при подлете к цели.

Установлено, что пчелы надежно отличают круг от квадрата, если их площадь находится в пределах 0,8–50 см^2. Эти фигуры площадью 78 см^2 и выше, а также площадью 0,2 см^2 и менее

совсем не различаются пчелами. Это объясняется тем, что различение фигур осуществляется не только по частоте мельканий во время облета фигур, но и по возбуждению растра вентральной части фасеточного глаза пространственной картиной изображения (Мазохин-Поршняков и соавт., 1978).

На плоской вертикальной поверхности пчелы отличают фигуры по их наклону к горизонтальной линии. Различаемый угол наклона зависит от взаимного расположения элементов фигуры. Одна полоска или параллельные ряды полос отличаются при их наклоне на 10°. Две полосы, составленные крестообразно, пчела начинает различать при их наклоне всего на 4° (рис. 9, *В*).

Выбор пчелой зрительного ориентира осуществляется в процессе целенаправленного облета. Изменение формы фигуры побуждает пчелу менять траекторию облета. Пчела, подлетающая к новой или известной фигуре, прежде всего обследует ее контур (Anderson, 1979). Сканирующие движения происходят как в горизонтальной, так и в вертикальной плоскости при явном преобладании горизонтальных (Lehrer et al., 1985). Перед тем как направиться к выбранной фигуре, пчела фиксирует зрительный образ, стабилизируя вращательную и прямолинейную компоненты движения (Wehner, Flatt, 1977).

Различение цветных ориентиров. В естественных условиях состав света, отраженного от цветной поверхности, зависит от характера освещения. Например, желтый цветок одуванчика, находясь в тени, отражает в основном зеленые лучи. Поэтому спектральный состав лучей, отражаемых цветком и зелеными листьями, сближается. Способность пчел в таких условиях отличать цветок от листьев прослежена в опытах Г. А. Мазохина-Поршнякова (1961). Он пользовался методом условных рефлексов на пищевое подкрепление, сочетаемое с желтой окраской ориентира, используемого пчелами для обнаружения кормушки с раствором сахара. Местоположение этого ориентира меняли перед возвращением подопытных пчел. Затенение, смещавшее отражение желтой поверхностью на область зеленой части спектра, не побуждало пчел ошибаться при обнаружении желтого ориентира. Это указывает на наличие у пчел механизма контрастности восприятия цвета, позволяющего узнавать предметы по окраске в условиях различного освещения.

Цвет поверхности, отражающей свет, меняется в зависимости от спектра освещения. Чтобы выяснить роль этого явления в цветовой ориентации пчел, их приучали отличать желтые ориентиры от серых. В контроле серые поверхности освещали желтыми лучами. Отражающие свойства желтых и серых поверхностей были одинаковые. Несмотря на это, пчелы отличали желтую поверхность, освещаемую белыми лучами, от серой, освещаемой жел-

тыми лучами. Следовательно, пчелы отличают окраску поверхности от цвета освещения (Мазохин-Поршняков, 1965).

Роль пестрой расцветки ориентира показана в опытах с использованием цветовой мозаики. Оказалось, что пчелы легко отличали сочетание зеленой и синей окрасок от зеленой и оранжевой, синей и желтой, зеленой и желтой. Ими также отличались различные варианты трехцветных сочетаний (синего, оранжевого и зеленого). В случае двухцветных ориентиров 80%-ная вероятность обнаружения достигалась к 15-му подкреплению рефлекса на предъявляемый ориентир, а в случае трехцветного – к 25-му (Мазохин-Поршняков, Граевская, 1966).

Отношение к цветовым стимулам модифицируется под влиянием фоновой окраски. В частности, пчелы, получавшие пищевое подкрепление на сине-зеленой поверхности, расположенной на сером фоне, в контроле на голубом фоне предпочитали более синий ориентир. Голубой или желтый фоновый подсвет снижает чувствительность к синим и зеленым цветам. По-видимому, это связано с утомлением соответствующих цветовых рецепторов (Neumeyer, 1980).

Пчелы легко отличают двухцветную гомогенную смесь от монохроматического освещения. При оптимальном для глаза освещении зеленым, синим и ультрафиолетовым излучением пчелы отличают любую из этих пар от монохроматического за 10 мс, т. е. с частотой мельканий 100 Гц. Оптимальное же соотношение интенсивностей, отражающее цветовую чувствительность фасеточного глаза к зеленому, синему и ультрафиолетовому излучениям, составляет 1:1,3:24 (Srinivasan, Lehrer, 1985).

Повышению надежности различения цветков и их частей способствует чувствительность пчел к ультрафиолетовым лучам и неодинаковое их отражение цветками. Например, цветок мака отражает и красные, и ультрафиолетовые лучи. Периферическая часть венчика цветка гусиной лапки отражает около 20% ультрафиолета, а центральная – только 2% (Мазохин-Поршняков, 1965). Подобно этому неравномерно поглощает и отражает ультрафиолетовые лучи цветок стелющейся лапчатки (Фриш, 1980). В результате этого пчела имеет возможность пользоваться дополнительным ориентиром для обнаружения цветков и местоположения нектарников.

ЗРИТЕЛЬНАЯ ПАМЯТЬ

Запоминание местоположения улья. Внеульевая деятельность пчелы начинается с облета территории вокруг улья. Во время облета пчела запоминает положение улья относительно различных местных ориентиров с учетом направления на солнце. Пер-

вый облет, продолжающийся 3–7 мин, заканчивается возвращением в улей. Но прежде чем возвратиться в него, пчела обычно летает перед летком еще 1–3 мин. После первого облета пчела в состоянии вернуться в свой улей, если ее занести и выпустить на расстоянии 700 м от него (Becker, 1958). Пчелы, занимающиеся лётной деятельностью, находят улей на расстоянии 2,5–3 км (Левенец, 1959). В отличие от этого молодые пчелы, не вылетавшие из улья, не находят его, если их отнести всего на 50 м (Фриш, 1980).

Ориентировочные облеты совершаются обычно во время первых вылетов. В дальнейшем пчелы не тратят на это время, направляясь кратчайшим путем к известной им цели полета. Поэтому если в день с высокой лётной активностью пчелиную семью отставить всего на 1,5–3 м, то в пустой улей, поставленный на ее место, к концу дня соберутся почти все летающие пчелы. Если перемещению семьи предшествует нелетная погода, то в пустом улье соберется тем меньше пчел, чем дольше они не имели возможности покидать улей. Это происходит за счет пчел, впервые покидающих улей и совершающих облет. Их количество увеличивается в летное время пропорционально продолжительности нелетной погоды (Еськов, 1981). Массовый ориентировочный облет пчел наблюдается после перевозки пчелиных семей на новые места. Его побуждает, по-видимому, не только новая обстановка, но и задержка вылета в привычное время, а также перевозбуждение во время перевозки.

Если на пути к улью от последней остановки нет препятствий, то пчелы стремятся возвращаться в него по кратчайшей траектории. При смещении улья всего на 1–2 м подлетающие пчелы подолгу кружатся у пустого места, соответствующего положению летка. Покружившись некоторое время, они находят свою семью или разлетаются в соседние ульи. На следующий день некоторое количество пчел продолжает подлетать к смещенному улью по первоначальной траектории. Ее направление меняется невдалеке от первоначальной стоянки улья. Отсутствие ориентиров побуждает пчел быстрее находить улей, премещаемый не небольшое расстояние (Еськов, 1981). В опытах со смещением улья по реке (улей находился на плоту) обнаружено, что они без задержки влетали в него после перемещения от направления подлета на 10 м. При 20-метровом смещении часть подлетающих пчел кружилась на месте его предшествующей стоянки. Смещение улья на 30 м полностью дезориентировало пчел (Левченко, 1959).

В летнее время пчелы помнят местоположение улья, смещенного на 1–2 м, примерно 12 дней. В течение этого времени они меняют траекторию полета при подлете к улью. Изоляция семьи при температуре 0–4° увеличивает время, необходимое для за-

поминания нового места, до 30 дней (Jay, Harris, 1959). По наблюдениям пчеловодов, смена места стоянок пчелиных семей после зимовки в закрытых помещениях приводит к тому, что часть пчел слетает на старые места. Этого не происходит, если пчел выносить из зимовников в ночное время. Посредством мечения пчел краской перед выставкой пчел из зимовников (Jay, Harris, 1979) обнаружено, что их разлет в чужие ульи, расположенные на расстоянии 1 м друг от друга, в течение первого дня (во время первого облета) достигает 13–65%. В последующие дни он уменьшается, снижаясь к 6-му дню до 2–16%. При этом пчелы мигрируют большей частью в ульи, расположенные в восточных рядах, и слетают в наибольшем количестве из тех ульев, которые выставляют на снег и места, незащищенные от ветра.

Запоминание ориентиров у цели полета. Экономия энергии на внеульевую деятельность достигается благодаря способности пчел запоминать местоположение цели по окружающим ее ориентирам. Это свойство зрительной памяти развивалось в ходе сопряженной эволюции с энтомофильными цветковыми растениями. Обследовав кормовой участок, пчелы в первую очередь начинают посещать растения, обильно выделяющие нектар с высокой концентрацией сахаров. Запоминание медоносов по их характерным отличительным признакам позволяет пчеле не тратить энергию на повторные обследования других растений с меньшей кормовой продуктивностью.

Скорость запоминания местоположения цели зависит от характера ее отличительных признаков. В опытах с различными цветовыми ориентирами (от сине-зеленого до фиолетового), предъявляемыми у кормушки с раствором сахара, обнаружено, что медленнее всего пчелы запоминают сине-зеленую окраску. Они надежно отличают ее от других окрасок ориентира после шестого посещения кормушки. Быстрее всего запоминается ими фиолетовая окраска. Всего одного удачного визита, подкрепляемого получением корма, достаточно, чтобы пчелы не путали ее с другими цветовыми ориентирами. Для ассоциации фиолетового цвета с пищевым подкреплением необходимо видеть его в течение 1 с перед началом кормления или 1 с после его окончания (Menzel et al., 1974).

Изменением освещения кормушки с желтого на фиолетовый при подлете, потреблении корма и отлете пчелы установлено, что ориентир запоминается на всех этих фазах трофического поведения. Однако изменение мотивации пчелы от отлета к подлету влияет на запоминание цвета ориентира. Пчелы, летавшие на кормушку, постоянно освещаемую желтыми лучами, при повторных прилетах выбирали желтый ориентир в 90-100% случаев. Выбор этого ориентира уменьшался до 45-67%, если пчелы подлетали к

кормушке, освещенной желтыми лучами, а потребляли корм при фиолетовом освещении. Доминирование цветового ориентира в период подлета над периодом потребления корма четко прослеживалось только в тех случаях, когда их продолжительность не превышала 3–10 с (Grossmann, 1970). Опыты с использованием вместо различного монохроматического освещения цветных картонок заменяемых, когда пчела начинает потреблять корм, подтверждают то, что в это время для запоминания окраски ориентира достаточно 3 с (Lindauer, 1975).

Запоминание изменения цвета ориентира ухудшается под влиянием наркотизации диоксидом углерода или азотом, а также под действием охлаждения или стимуляции электрическим током. Эти стимулы влияют на зрительную память, если применяются в течение 7 мин после окончания кормления (Menzel et al., 1974; Erber, 1975).

Время формирования условного рефлекса на зрительный стимул возрастает по мере запаздывания предъявления пищевого подкрепления (Grossmann, 1971). Несмотря на способность пчел отличать одноцветные ориентиры от двухцветных, применение того или другого из них не влияет на скорость формирования условного рефлекса. Она не зависит также от освещенности, находящейся в диапазоне, необходимом для нормального цветоразличения (Menzel et al., 1974).

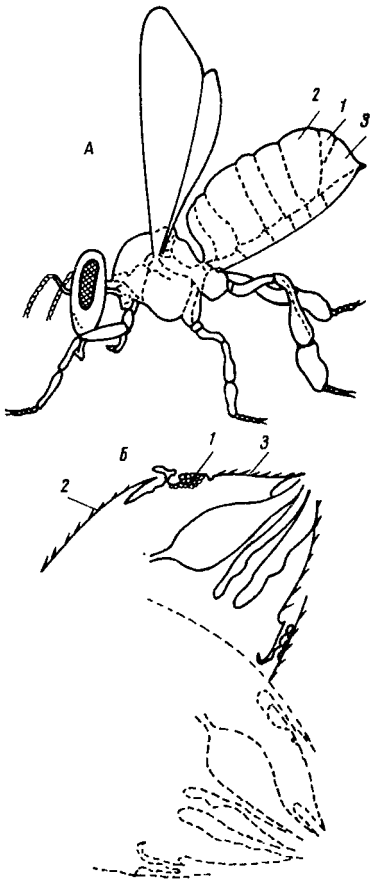
СЕКРЕЦИЯ ФЕРОМОНОВ И ХЕМООРИЕНТАЦИЯ

Организация целенаправленного поведения на основе анализа различных химических стимулов связана с использованием собственных пахучих выделений, запаха врагов, природных и синтетических веществ. Выделения пчел, воздействующие на членов семьи и (или) представителей семей своего вида, называют феромонами или телергонами. Межвидовое химическое взаимодействие осуществляется посредством алломонов. Вещества, обладающие привлекательным действием и вызывающие положительный хемотаксис, относятся к аттактантам, а отрицательный – к репеллентам.

Восприятие химических веществ обеспечивается дистантными (действующими на расстоянии) и контактными (действующими при прикосновении) хеморецепторами. Качество и пригодность к употреблению трофических субстратов контролируются вкусовыми рецепторами. Все типы хеморецепторов насекомых представлены разнообразными сенсиллами, локализующимися на антеннах, ротовых придатках и лапках ног.

Тергальные железы. Они состоят из субэпидермальных клеток, протоки которых проходят через тергит или межсегментальную мембрану. У маток они располагаются у основания 2, 3 и 4-го брюшных тергитов. Секреторная активность желез достигает максимума в возрасте 1–2 нед, т. е. к тому времени, когда матка достигает половой зрелости. Феромоны, выделяемые этими железами, обладают аттрактивностью для трутней (Renner, Baumann, 1964; Butler, 1970).

У рабочих пчел тергальная железа была обнаружена в 1883 г. Н. Насоновым и в честь первооткрывателя именуется насоновой железой. Она размещается между последними (6-м и 7-м) брюшными тергитами. Железа представлена скоплением крупных клеток, размещающихся вдоль внутрисегментальной мембраны, посредством которой 7-й тергит соединяется с 6-м. Секрет накапливается в камере, образуемой складкой межсегментальной мембраны (рис. 10). Она выпячивается наружу, когда пчела поднимает брюшко и раздвигает тергиты.



Пчелы нередко выпячивают насонову железу, находясь у входа в гнездо. Чаще всего это можно наблюдать при заселении нового жилища. В таком случае пчелы, направляясь в леток, поднимают брюшко и машут крыльями. Так же могут вести себя некоторые пчелы, которые, возвратившись к улью, задерживаются у его входа. Это часто происходит при высокой внешней температуре, когда большое количество пчел занимается аэрацией гнезда.

Рис. 10. Пчела с выпяченной насоновой железой (*А*) и сагиттальный разрез дистальной части брюшка (*Б*):

1 – насонова железа; *2* и *3* – 6-й и 7-й брюшные тергиты (пунктиром изображено положение железы в закрытом состоянии)

Пчелы, занимающиеся внеульевой деятельностью, выпячивают железу при повторных посещениях источника пищи с большим содержанием углеводного корма, например кормушек. Многие из этих пчел, наполняя зобики кормом, выпячивают железу. Но это не характерно для пчел, собирающих нектар на цветках. К числу редких исключений относятся случаи, описанные К. Фришем и Г. А. Рёшем (Frisch, Rosch, 1926), наблюдавшими выпячивание железы пчелами A. mellifera, находившимися на цветках. Но такое поведение, по-видимому, обычно у пчел A. indica, часто наблюдавшееся К. Дж. Батлером (1980) на Цейлоне.

Медоносные пчелы, находясь у источника пищи с обильным содержанием углеводного корма, не все и не всегда выпячивают железу. Чаще это происходит после нескольких удачных визитов. По наблюдениям Дж. Б. Фри и И. Х. Вилльямса (Free, Williams, 1972), среди пчел, впервые посещающих кормушку, только 7% выпячивало железу. К 4–5-му визиту их количество возрастало до 15–20% и достигало 23–30% после 18–20 визитов. Важное значение имеет функциональное состояние пчел и качество корма. Чаще других железу выпячивают пчелы-сигнальщицы (особи, которые, возвратившись в улей, мобилизуют других рабочих пчел к участию в трофическом обеспечении семьи). Из числа этих пчел, посещавших кормушку с 50%-ным раствором сахара в 100–140 м от улья, 32% выпячивало железу, а среди пассивных сборщиц (не танцевавших после возвращения в гнездо) – только 7,4%. С понижением концентрации сахара до 20–30% количество сигнальщиц, выпячивающих железу, уменьшилось до 29,4%, а среди пассивных сборщиц – до 3,0%.

Выпячивание железы начинается еще во время полета к неоднократно посещаемой кормушке (Frisch, 1965; Левченко, Шалимов, 1975). Однако проследить за пчелой на всем пути от улья к кормушке и обратно сложно. Имеющиеся на этот счет сведения ограничиваются наблюдениями за поведением пчел, передвигающихся от летка к источнику пищи по закрытому лабиринту (Левченко, Шалимов, 1975). Обнаружено, что 98,4% пчел выпячивают железу при движении к кормушке и только 1,6% – на пути и туда, и обратно. Выпячивание железы связано с преодолеваемым рассстоянием. Среди пчел, посещавших кормушку в 0,1 м от летка, всего 3,3% из их числа выпячивали железу, в 1 м – 22%, в 3 м – 68 и в 5 м – 84%. Вероятность выпячивания железы возрастала с приближением к кормушке. Когда она находилась на расстоянии 10 м от летка, 87% пчел выпячивало железу, приблизившись к кормушке, около 10% – в 6 м от нее и только 3% – в начале пути. В лабиринте длиной 9 м пчелы передвигаются с выпяченной железой на протяжении 6,5 ± 0,66 м.

Сильным стимулом, побуждающим выпячивание железы, служит выделяемый пчелой феромон, адсорбирующийся у кормушки и на

пути следования к ней. Действительно, разворот лабиринта на 180° и изменение таким путем зоны, максимально пропитанной феромоном ближе к летку, побуждает пчел останавливаться на том месте, где ранее находилась кормушка, и выпячивать железу. Они так же себя ведут, если фильтровальную бумагу, покрывавшую дно лабиринта, смещать на 1, 3 или 6 м в сторону летка. Соответственно этому наблюдаются остановки пчел, выпячивающих железу.

Время, необходимое пчеле для заполнения медового зобика, обычно немного меньше продолжительности периода, в течение которого она выпячивает железу. На заполнение зобика 50%-ным раствором сахара пчела затрачивает 71,8 ± 1,9 с, а железа закрывается через 58,3 ± 4,1 с. Время выпячивания железы на кормушке сокращается с уменьшением количества забираемого корма и концентрации сахара в нем. Ароматизация корма или пространства вокруг кормушки слабо влияет на рефлекс выпячивания железы. Это всего на 6,8% уменьшает численность пчел, выпячивающих железу. Однако существенное значение имеет плотность пчел на кормушке. Прекращение выпячивания железы отмечается, если на кормушке площадью 20 $см^2$ собирается 20–25 пчел, а на кормушке площадью 1 $см^2$ – 4–7.

Феромон насоновой железы содержит 1,8 мкг гераниола, 1,4 – нероловой кислоты, 0,8 – фарнезола, 0,2 мкг гераниоловой кислоты, а также цис- и транс-изомеры цитраля (Pickett et al., 1980). Судя по возрастной динамике изменения состава феромона, нормальное функционирование железы приходится на период активной лётной деятельности пчелы. У пчел в возрасте 15 дней железа еще не выделяет гераниол. Выделение начинается с 20-го дня жизни в количестве 1,2 мкг (Boch, Shearer, 1963).

Мандибулярные железы. Представляют собой парные органы, расположенные в голове над основанием мандибул. Секрет каждой железы выделяется через устье протока, заканчивающееся у основания мандибулы. Железы имеются у матки, рабочей пчелы и трутня. У матки железы отличаются наибольшим размером, у трутней – наименьшим.При прочих равных условиях размер клеток железы зависит от возраста и физиологического состояния насекомого. Непосредственно после выхода из маточника высота железы матки составляет около 25 мкм, ширина – 6–7 мкм. К 3-му дню жизни она увеличивается соответственно до 40 и 10 мкм (Nedel, 1960). У рабочих пчел мандибулярные железы развиваются к 10-му дню жизни, но уже к 20-му дню начинается дегенерация секреторных клеток (Costa, 1981).

У маток обнаружена прямая связь между активностью репродуктивной функции и количеством транс-9-оксодецен-2-овой

кислоты в мандибулярных железах. У неоплодотворенных маток в 3-недельном возрасте мандибулярные железы содержат около 47 мкг феромона, к 4-недельному его количество возрастает до 240 мкг, к 3-месячному – до 360 мкг, а у старой матки снижается до 70 мкг (Shearer et al., 1970). Возрастные изменения рабочих пчел коррелируют с развитием мандибулярных желез и содержанием в их головах гексановой, октановой, 10-гидрокси-2-деценовой, 10-гидрокси-декановой и окта-2-еновой кислот. В голове однодневной пчелы их содержится около 14 мкг, у 11-дневных – 85 и 26-дневных – 93 мкг (Boch, Shearer, 1982). Итак, несмотря на морфологическую дегенерацию секреторных клеток к 20-му дню жизни, они тем не менее сохраняют высокую активность.

ХЕМОРЕЦЕПЦИЯ

Антеннальные хеморецепторы

Классификация антеннальных сенсилл. На антеннах взрослых пчел находится большое количество сенсилл, отличающихся по микроструктуре и функциональной организации. По строению кутикулярного аппарата четко выделяется 6 типов сенсилл, внутри которых имеются некоторые индивидуальные и групповые отличия (рис. 11).

Плакоидные сенсиллы. Имеют дискообразную или близкую к ней форму. Диаметр диска около 12 мкм. Его внешняя поверхность со стороны, примыкающей к сочленовной мембране, немного выступает над поверхностью покровов антенны, а центральная – углублена. В результате плакоидные сенсиллы выглядят как блюдцеобразные углубления, густо покрывающие 8 дистальных члеников антенн (рис. 11, 12). На каждом из них у рабочей пчелы локализуется по 250–325 сенсилл. Их численность на одной антенне составляет 2260 ± 50 тыс. (Скиркявичюс, Буда, 1975), а у трутня – около 18,6 тыс. (Esslen, Kaissling, 1976).

Внутренняя поверхность сочленовной мембраны плакоидной сенсиллы содержит 120–150 продолговатых радиально направленных выступов диаметром около 0,2 мкм. В их углублениях локализуются поры, обеспечивающие доступ молекул пахучих веществ под кутикулярный диск. Поры диаметром 0,01–0,03 мкм выходят на его поверхность, образуя изрешеченное кольцо. В нем содержится 300–400 пор. С внутренней стороны это кольцо выстилается слоем покровных клеток. К углублениям кольца подходят окончания 12–18 рецепторных клеток (Slifer, Sekhon, 1961; Schneider, Steinbrecht, 1968; Dietz, Anderson, 1973).

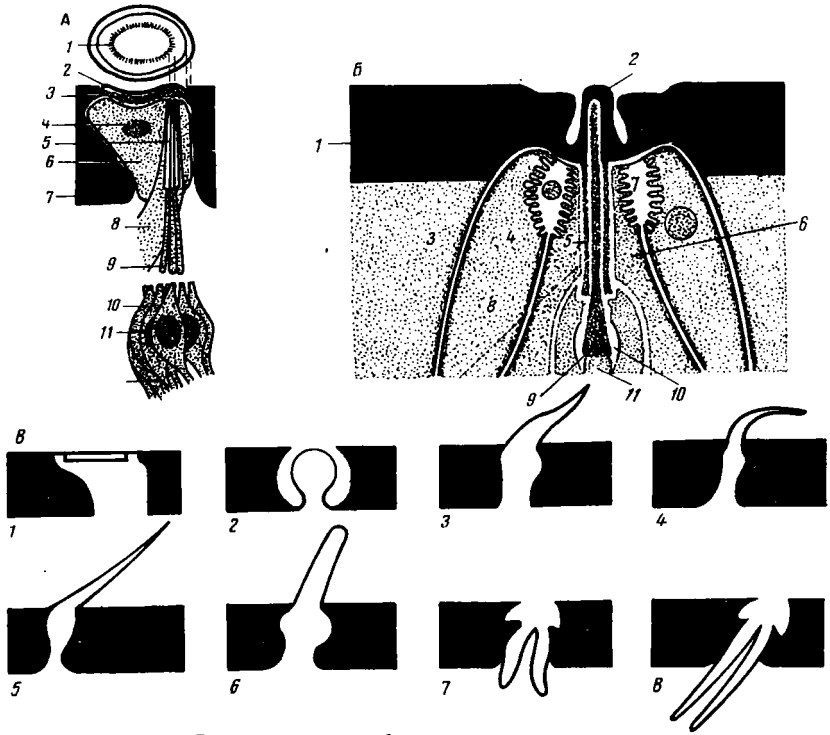


Рис. 11. Схематическое изображение антеннальных сенсилл:

А – плакоидная сенсилла: *1* – поры; *2* – кутикулярная пластинка (поровая пластинка); *3* – окончания рецепторных клеток (по Lacher, 1964); *4* – ядра; *5* – вакуоль; *6* – термогенная клетка; *7* – кутикула антеннального членика; *8* – трихогенная клетка; *9* – дендрит; *10* – тело нейрона; *11* – аксон чувствительной клетки; *Б* – целосферическая сенсилла: *1* – кутикула антеннального членика; *2* – кутикуляный аппарат; *3* – эпидермальная клетка; *4* – липидные отложения; *5* – кутикулярный футляр; *6* – термогенная клетка; *7* – внешняя полость; *8* – трихогенная клетка; *9* – чувствительный волосок; *10* – внутренняя полость; *11* – дендрит: *В* – формы сенсилл: *1* – плакоидная; *2* – целосферическая; *3–5* – трихоидные; *6* – базиконическая; *7* – целоконическая; *8* – ампуловидная

Целосферические сенсиллы. Локализуются среди других типов сенсилл преимущественно в средней части антеннальных члеников. У пчел и трутней обнаружено примерно по 50 таких сенсилл. Каждая из них окаймлена блюдцеобразным углублением. В его центральной части размещается кутикулярный аппарат. Его дистальная часть лишь слегка выступает из полости, образованной впячиванием кутикулы. Диаметр кутикулярного

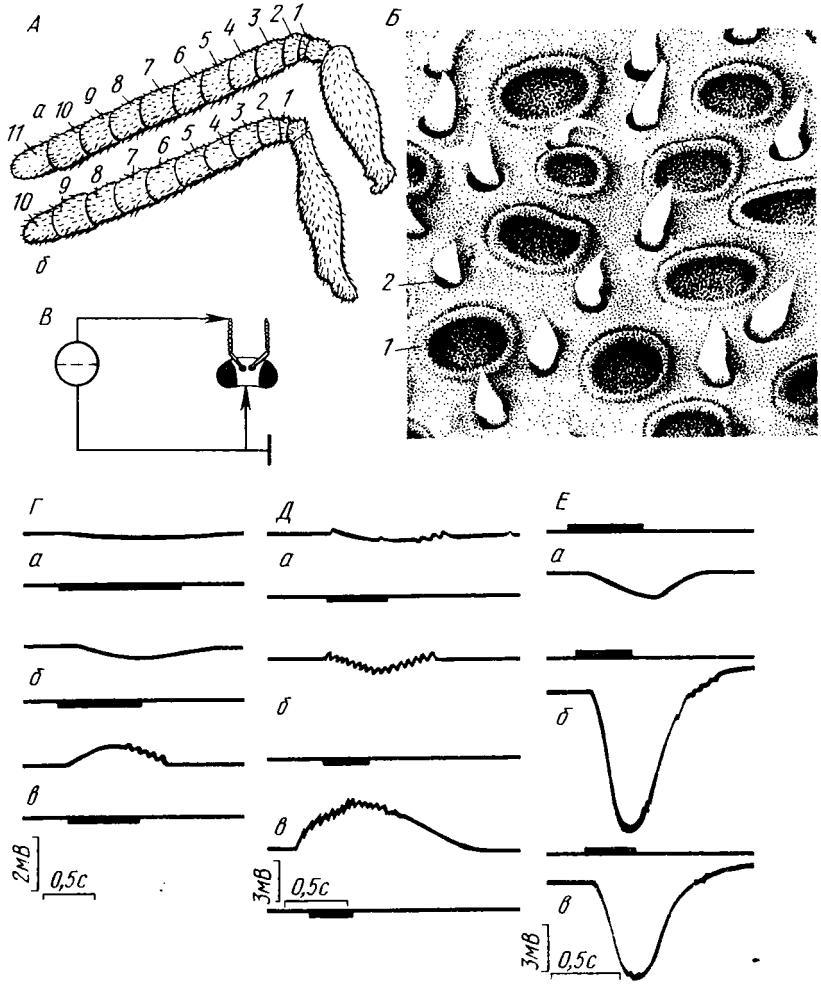


Рис. 12. Антеннальные хеморецепторы и их электроответы на различные пахучие вещества:

А – антенна трутня (*а*) и рабочей пчелы (*б*): 1–11 – антеннальные членики; *Б* – участок антеннального членика под электронным растровым микроскопом: *1* – плакоидная; *2* – трихоидная сенсиллы (по Еськову, 1982); *В* – схема отведения ЭКГ и ее формы (*Г – Е*) в ответ на действие воздуха (*а*) и воздушной смеси с запахом анисового масла (*Гб*), этилового спирта (*Га*), анисового масла (*Дб*), муравьиной кислоты (*Дв*), мятной (*Еб*) и апельсиновой эссенций (*Ев*) (по Нариманяну, 1971)

аппарата составляет около 3 мкм, высота 4 мкм. Зазор между кутикулярным аппаратом и стенкой полости расширяется с 0,2 мкм у входа в нее до 0,5 мкм с приближением к основанию. В кутикулярном аппарате не содержится входных каналов или пор. Под электронным микроскопом центральная часть кутикулярного аппарата отличается наибольшей электронной плотностью (рис. 13).

Чувствительный аппарат содержит 3 или 4 рецепторные клетки. Термогенная клетка ограничивает внешнюю полость рецептора, примыкая внутренней стороной к трихогенной клетке. Ее мембрана образует цилиндрическую полость, через которую проходят отростки трех чувствительных клеток. В капсуле кутикулярного аппарата они образуют микроответвления. Ядра термогенной, трихогенной и чувствительных клеток находятся примерно на одинаковом уровне в проксимальной части рецептора (Yokohari,1983).

Трихоидные сенсиллы. Для них характерно наличие волоска, укрепленного на поверхности кутикулы антенн. На одной антенне рабочей пчелы насчитывается около 8 тыс. трихоидных сенсилл. По строению кутикулярного аппарата выделяются три группы таких сенсилл. В одну из них входят сенсиллы с тонкостенными пористыми волосками длиной около 15 мкм и диаметром у основания 5 мкм. Они довольно равномерно распределены среди плакоидных сенсилл на всех 8 дистальных члениках антенн. Эта группа трихоидных сенсилл иннервируется 5–10 рецепторными клетками (Lacher, 1964).

Трихоидные сенсиллы двух других групп отличаются от первой толстыми стенками волосков, в которых не обнаружено каких-либо пор или каналов. Волоски сходны по заостряющимся кончикам, но отличаются по размеру и углу наклона. Короткие волоски имеют длину около 15 мкм с диаметром у основания 3 мкм, длинные – соответственно 30 и 5 мкм. Первые сильно наклонены или даже прилегают к поверхности антенны, вторые лишь слегка наклонены. Короткие волоски встречаются на 8, длинные – на всех 10 члениках антенны рабочей пчелы (см. рис. 11).

Базиконические сенсиллы. У насекомых это типичные хеморецепторы. У пчелы они обнаружены на 3–10-м антеннальных члениках, локализуясь в их дистальных зонах. На одной антенне рабочей особи насчитывается до 150 базиконических сенсилл. Их кутикулярный аппарат характеризуется наличием тонкостенного волоска длиной примерно 25 и диаметром 5 мкм (см. рис. 11). Волосок пронизан множеством пор. Чувствительный аппарат включает в себя 30–40 рецепторных клеток.

Целоконические сенсиллы. Они группируются в дистальных зонах 8 антеннальных члеников на их вентральной и дорсальной



Рис. 13. Микроструктура целосферической сенсиллы медоносной пчелы:

А – внешний вид (× 12 000); *Б* – сагиттальный срез кутикулярного аппарата; стрелкой показана его электронноплотная часть (× 16 000); *В* – поперечный срез через среднюю часть кутикулярного аппарата – в центре кутикулярного футляра (показано стрелкой) видны три отростка чувствительных клеток (по Yokohari, 1983)

сторонах. Кутикулярный аппарат сенсиллы имеет форму конусообразного волоска длиной 10–20 мкм и шириной у основания до 10 мкм.

Он размещается в грибовидной кутикулярной капсуле, входное отверстие которой совпадает с проекцией на вершину

волоска. Она приходится примерно на центр самой широкой части кутикулярной капсулы (см. рис. 11).

Ампуловидные сенсиллы. Во многом они сходны с целоконическими. Основное морфологическое отличие выражается в том, что ампуло- или конусообразный волосок у ампуловидной сенсиллы углублен в полость антенны намного больше, чем у целоконической. Однако диаметр входного отверстия, ведущего в кутикулярную полость, меньше у ампуловидной сенсиллы (см. рис. 11). На одной антенне рабочей пчелы насчитывается немногим более 200 таких сенсилл. При этом их количество убывает от дистального к проксимальному членикам (Lacher, 1964).

Чувствительность антеннальных рецепторов. Хеморецепторный антеннальный комплекс обеспечивает восприятие химических веществ, распространяющихся по воздуху (дистантная хеморецепция), а также посредством контакта с различными субстратами (контактная хеморецепция). При этом сенсиллы, относящиеся к одному и тому же типу, могут выполнять разные функции. Это связано с отличиями в строении их кутикулярных аппаратов и различной функциональной организацией. Например, контактная трихоидная сенсилла насекомого имеет толстостенный волосок с одной или небольшим количеством пор, локализованных в его дистальной части. К тому же они могут закрываться кутикулярными клапанами. В отличие от этого для дистантных трихоидных сенсилл характерно наличие тонкостенных волосков, пронизанных большим количеством постоянно открытых пор.

В естественных условиях хемотаксические реакции побуждаются действием не одного, а многих химических веществ, воспринимаемых различными рецепторами. Значение поступающей от них информации существенно меняется на разных фазах реализации целенаправленного поведения пчелы в зависимости от характера ее мотивации, физической и биотической ситуации. Поэтому действие одинаковых химических веществ нередко вызывает разные ответные реакции.

Суммарная ольфакторная чувствительность антеннальных рецепторов. На антеннах рабочей пчелы и трутня локализуется около 98% дистантных рецепторов (Essler, Kaissling, 1976).Представление об их суммарной чувствительности к пахучим веществам, распространяющимся воздушным путем, получено методом регистрации электроантеннограмм (ЭАГ). Для этого используются антенны, ампутированные от головы, или вместе с головой. Индифферентный электрод вводится в голову или проксимальный конец антенны, а активный – в ее дистальную часть или между члениками (см. рис. 12). В одном из таких исследований (Нариманян, 1971) антенны обдували потоком воздуха

(1 мл/с), содержавшего определенное количество испытываемого пахучего вещества.

Зарегистрировано изменение полярности и амплитуды ЭАГ в зависимости от химических свойств и концентрации пахучего вещества (см. рис. 12). ЭАГ отрицательной полярности возникают в ответ на действие запаха меда, анисового масла, мятной и апельсиновой эссенций, а положительной – на этиловый спирт, муравьиную кислоту и ванилиевую эссенцию. Среднее значение амплитуды ЭАГ на стимуляцию апельсиновой эссенции составляло 2 мВ (максимум – 4 мВ), мятной – 3 мВ (максимум – 6 мВ).

Концентрация бензола, вызывающая положительное отклонение ЭАГ, превышающее на 0,35 мВ ее изменение под действием чистого воздуха, составляла $5 \cdot 10^{-6}$ молекул/мл. Максимальное изменение амплитуды ЭАГ на 1,1 мВ по сравнению с контролем происходило при концентрации этого стимула $5 \cdot 10^{-5}$ молекул/мл. Подобно этому почти линейное изменение амплитуды ЭАГ происходило с повышением концентрации муравьиной кислоты с $1{,}3 \cdot 10^{-5}$ до $1 \cdot 10^{-4}$ молекул/мл; превышение амплитуды по отношению к контролю составляло соответственно 0,5 и 1,6 мВ. Дальнейшее увеличение концентрации того и другого стимулов приводило к уменьшению различия с контролем и общему понижению амплитуды ЭАГ.

Роль сенсилл, расположенных на разных участках антенн в генерации ЭАГ, прослежена в опытах с последовательной ампутацией или изоляцией антеннальных члеников вазелином (Демирчоглян, Нариманян, 1975). Для хемостимуляции использовали бензол, содержание которого в воздушной смеси составляло $2{,}4 \cdot 10^{-5}$ молекул/мл. Оказалось, что наличие хотя бы одного из 8 дистальных члеников обеспечивало повышение изменения амплитуды ЭАГ по сравнению с контролем на 1,2–1,6 мВ. После же удаления или изоляции всех 8 члеников амплитуды ЭАГ при обдувании чистым воздухом или его смесью с бензолом не имели отличий.

Это согласуется с результатами ранее выполненных полевых исследований, в которых изучали изменение дистантной хемоориентации рабочих пчел в связи с ампутацией члеников антенн (Frisch, 1965). Для этого у пчел вначале вырабатывали условный рефлекс на определенное пахучее вещество, пользуясь которым они обнаруживали ароматизированную кормушку среди аналогичных по внешнему виду. Перед повторными прилетами к кормушкам у пчел последовательно удаляли членики обеих антенн. При использовании в качестве условного раздражителя керосина правильность выбора ароматизированной кормушки пчелами с 2–3 удаленными члениками обеих антенн уменьшается всего на 5–6%, с 4–6 – на 8–11, с 7 – на 24%. Полная потеря способности

дистантной хемоориентации наступала после ампутации 8 члеников (Dostal, 1958).

Порог чувствительности дистантных антеннальных хеморецепторов. Определен посредством уменьшения концентрации пахучих веществ, используемых в качестве условных раздражителей. При этом за пороговую принималась такая концентрация, при которой пчелы в большинстве случаев подлетали к кормушкам, ароматизированным испытываемым пахучим веществом. Установлено, что запах 1 г гераниола и метилгептинола они обнаруживают при их растворении в $1 \cdot 10^9$ г этилгликогеля (Ribbands, 1956). Чувствительность к запаху фенилпропилалкоголя, фенилпропилацетата и ряда жирных кислот резко падает после снижения их концентрации от $1{,}9 \cdot 10^9$ до $4{,}3 \cdot 10^{11}$ моль/см^3 (Schwarz, 1955). С 95,5%-ной надежностью пчелы в состоянии различить 1816 парных сочетаний запахов (Varecchi, 1971).

Ольфакторная чувствительность к разным химическим соединениям может нередко находиться на одинаковом уровне. В то же время пчелы часто по-разному реагируют на изомеры одних и тех же соединений. Некоторая закономерность изменения ольфакторной чувствительности прослеживается в отношении к западу жирных кислот. В гомологическом ряду этиловых эфиров жирных кислот увеличение углеродной цепи коррелирует с понижением чувствительности пчел к этим соединениям (Schwarz, 1955).

Сопоставление чувствительности хеморецепторов пчелы и человека свидетельствует о том, что к ряду химических веществ она полностью совпадает. К некоторым веществам чувствительность пчел намного выше, чем у человека. В их число входят, прежде всего, компоненты феромонов и характерные запахи цветков многих энтомофильных растений. Например, к этилгликолю чувствительность пчел выше, чем у человека, примерно в 40 раз, а к метилгептенону – в 100 раз (Ribbands). Но к эвганолу человек чувствительнее пчелы более чем в 200 раз, к скатолу – примерно в 800 (табл. 2).

Восприятие феромонов матки. Чувствительность плакоидных сенсилл к феромону матки доказана методом регистрации их электроответов (Kaissling, Renner, 1968; Ruttner, Kaissling, 1968). Исследования выполнены на рабочих особях, матках и трутнях медоносных и индийских пчел. В качестве стимула использовали экстракт матки, который в количестве 0,1; 1,0 или 10 мкг наносили на стеклянные пластинки размером 7 × 18 мм. Их помещали в трубку, через которую обдували антенну. Электроответ сенсилл контролировали по изменению амплитуды постоянного тока и частоты пульсаций.

Электроответы сенсилл практически не отличались, если их обдували воздухом, проходившим через пустую трубку или с

2. Пороговые концентрации обонятельных стимулов, воспринимаемых пчелой и человеком (по Schwarz, 1955)

Вещество	Пороговая концентрация, молекул/л	
	для пчелы	для человека
Фенилопропиловый спирт	$3{,}8 \cdot 10^{-12}$	$1{,}1 \cdot 10^{-11}$
Ионон	$2{,}5 \cdot 10^{-11}$	$5{,}0 \cdot 10^{-13}$
Скатол	$2{,}3 \cdot 10^{-8}$	$3{,}0 \cdot 10^{-12}$
Масляная кислота	$1{,}7 \cdot 10^{-9}$	$1{,}1 \cdot 10^{-11}$
Капроновая кислота	$3{,}6 \cdot 10^{-10}$	$3{,}3 \cdot 10^{-10}$
Цитраль	$1{,}0 \cdot 10^{-10}$	$6{,}6 \cdot 10^{-10}$
Эвганол	$3{,}3 \cdot 10^{-11}$	$1{,}4 \cdot 10^{-9}$
Пропионовая кислота	$7{,}0 \cdot 10^{-10}$	$6{,}7 \cdot 10^{-10}$

пластинкой, содержавшей 0,1 мкг экстракта. В том и другом случае отрицательное изменение суммарного потенциала сенсилл трутней составляло 2,0–4,4 мВ. Его амплитуда достигала 10,0–12,8 мВ, когда сенсиллы обдували воздухом, проходившим вдоль второй пластинки с 1 мкг экстракта. При замене ее на третью пластинку, на которой экстракта было в 10 раз больше, чем на второй, амплитуда суммарного потенциала возросла всего на 20%. Следовательно, 1 мкг экстракта вполне достаточно для возбуждения рецептора. Это подтверждает регистрация частоты пульсаций, генерируемых сенсиллами. Она значительно возрастает в случае воздействия потоком воздуха, проходящего вдоль пластины с 1,0 мкг экстракта (рис. 14). Что касается общей чувствительности сенсилл антеннального комплекса к одному из главных компонентов феромона маток – транс-9-оксодецен-2-овой кислоте, то она находится на уровне 10^8 молекул/см^3 (Vereschi, 1971).

Плакоидные сенсиллы маток и рабочих пчел отвечают на стимуляцию феромоном подобно сенсиллам трутней. Не обнаружено также влияние видовой принадлежности феромона на характер электроответа сенсилл: медоносные пчелы одинаково реагировали как на экстракт маток своего вида, так и на экстракт индийских пчел и наоборот.

На отсутствие видовой специфичности феромона указывает отношение свободно летающих трутней к маткам индийских и медоносных пчел. Матки находились в сетчатых клетках на расстоянии 50 м друг от друга. В дни с высокой лётной активностью численность трутней, привлекаемых матками своего и чужого вида, статистически не различалась (Ruttner, Kaissling, 1968).

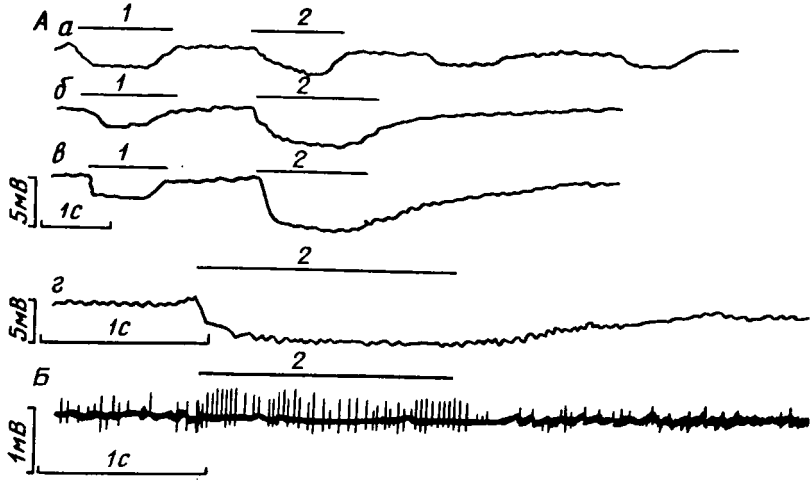


Рис. 14. Электроответы плакоидных сенсилл трутней медоносной (*Аа*, *Аб*) и индийских (*Ав*, *Аг*, *Б*) пчел на стимуляцию чистым воздухом (*1*) или экстрактом маток (*2*), содержащимся в количестве 0,1 (*Аа2*) и 1,0 мкг (*Аб2*, *Ав2*, *Аг2*); *А* – суммарные; *Б* – импульсные электроответы (по Ruttner, Kaissling, 1968, видоизменено)

Рецепторы диоксида углерода (углекислого газа). Роль рецепторов диоксида углерода выполняют сенсиллы ампуловидного и целоконического типов. Они совмещают функцию тепловых рецепторов. Функциональные свойства этих рецепторов определены в электрофизиологических экспериментах В. Лачера (Lacher, 1964). Им обнаружена спонтанная импульсация рецепторных клеток, частота которой составляет около 5 Гц. На повышение концентрации диоксида углерода сенсилла отвечает увеличением частоты пульсаций, которая максимальна в начале стимуляции, а затем при неизменности стимула постепенно урежается.

На 0,5%-ное содержание диоксида углерода в воздушной смеси частота пульсаций в первые 0,2 с активизации рецепторов достигает 35% Гц, на 2%-ное – 45 Гц, на 5%-ное – 55, на 10%-ное – 70 Гц, на 25%-ное – 100, на 50%-ное – 115 и на 100%-ное – 135 Гц. Урежение частоты пульсации происходит тем медленнее, чем выше концентрация диоксида углерода. При 0,5%-ной концентрации через 1 с частота пульсаций понижается до 10–15 Гц, при 2%-ной – до 20, при 5%-ной – до 30, при 25, 50 и 100%-ной – до 45 Гц. Резкое уменьшение частоты пульсаций в период действия смесью, содержащей 0,5 и 2% диоксида углерода, происходит через 4,7–5,3 с, а 5, 10, 25, 50 и 100% – че-

рез 6–8,2 с. На первые два уровня стимуляции за указанное время частота пульсаций понижается до 15–20 Гц, на следующие уровни стимуляции – до 20–30 Гц (рис. 15).

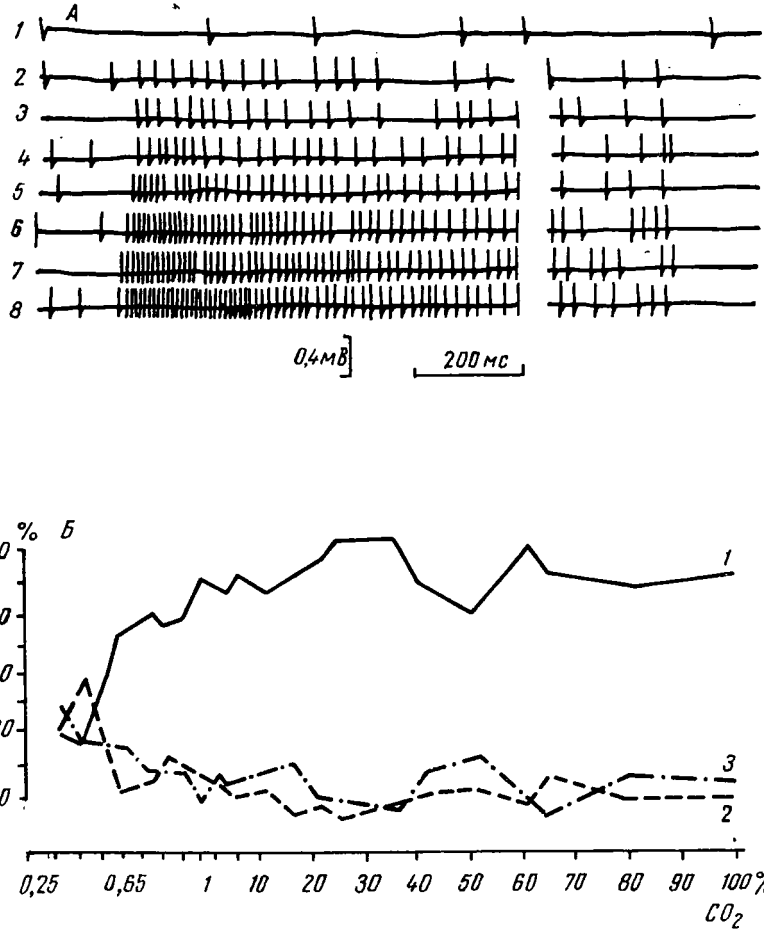


Рис. 15. Чувствительность пчел к диоксиду углерода:

А – электроответы ампуловидных и целоконических сенсилл на действие газовой смеси, содержащей различное количество диоксида углерода: *1* – 0,03%, *2* – 0,5%; *3* – 2%; *4* – 5%; *5* – 10%; *6* – 25%; *7* – 50%; *8* – 100%; продолжительность интервалов на осциллограммах: *2*–2,8 с; *3*–3,4; *4*–5,3; *5*–6,3; *6*–4,0; *7*–4,6; *8*–5,6 с (по Lacher, 1964); *Б* – вероятность выбора пчелами кормушек, обдуваемых чистым воздухом (*2, 3*) или его смесью с различной концентрацией диоксида углерода (*1*) (по Lacher, 1967)

Длительность латентного периода уменьшается с повышением концентрации стимула. Рецептор отвечает резким повышением импульсации примерно через 30 мс на воздушную смесь, содержащую 0,5% диоксида углерода. С увеличением его концентрации до 5% латентный период сокращается до 15 мс, а при 25–50% – до 4–7 мс (см. рис. 15). Соответственно этому центральные отделы нервной системы раньше получают информацию о наличии диоксида углерода с повышением его концентрации в воздухе.

Гигрорецепторы. На антеннах насекомых обнаружены рецепторы, избирательно реагирующие на повышение или понижение влажности воздуха. Роль этих рецепторов выполняют целоконические, ампуловидные и целосферические сенсиллы. Механизм их действия, по-видимому, связан со смещениями, происходящими в кутикулярном аппарате. Они могут происходить под действием изменения температуры и(или) различного насыщения воздуха водяными парами. Локализация этих сенсилл в кутикулярных углублениях экзоскелета антенн биологически целесообразна. Этим обеспечивается защита от возможного механического воздействия при прикосновении антенн к различным субстратам.

Исследованиями (на антеннах саранчи) доказано, что целосферические сенсиллы выполняют функцию гигрорецепторов (Yokohari, 1981). Целосферические сенсиллы пчел имеют сходную структурную организацию (Yokohari, 1983). Это позволяет отнести их к гигрорецепторам. Восприятие изменения влажности воздуха целоконическими и ампуловидными сенсиллами пчел доказана электрофизиологическими исследованиями, выполненными В. Лачером (1964).

Обнаружена генерация этими сенсиллами двух типов спонтанной импульсации, отличающейся по амплитуде: у одних она постоянно находится в пределах 0,3–0,4 мВ, у других – 0,1–0,2 мВ (рис. 16). При относительной влажности 64% частота первых составляет примерно 17 Гц, вторых – 7. На повышение влажности с 64 до 95% в первые 0,2 с частота высокоамплитудных импульсов возрастает до 40, низкоамплитудных – до 35 Гц.

К концу первой секунды после повышения влажности частота той и другой импульсации уменьшается соответственно до 25 и 20 Гц. В ответ на понижение влажности с 64 до 5% частота высокоамплитудных импульсов возрастает до 45 Гц, постепенно урежаясь к концу первой секунды до 30 гц. На протяжении всего этого времени частота низкоамплитудных импульсов урежается от начала изменения стимула, понижаясь с 12 до 6 Гц. В отличие от этого на повышение влажности с 5 до 64% частота высокоамплитудных импульсов понижается примерно с 35 до 17

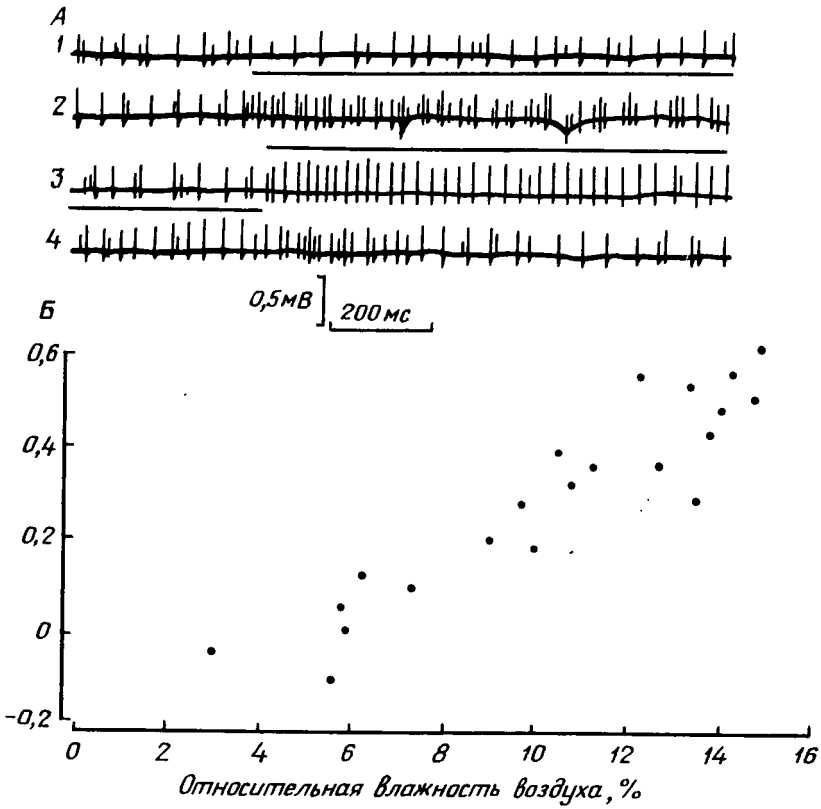


Рис. 16. Чувствительность пчел к изменению относительной влажности воздуха:

А – электроответ антеннальных гигрорецепторов на изменение влажности воздуха с 64 до 95% (*1–2*), с 64 до 5% (*3*) и с 5 до 64% (*4*); температура – 26° С (*1*), 23° (*2, 3*) при 5%-ной влажности и 26° С при 64%-ной влажности (*4*) (по Lacher, 1964); *Б* – надежность правильного обнаружения цели (по вертикали) по разнице относительной влажности воздуха (по Kihle, 1961)

Гц. Низкоамплитудные импульсы, напротив, учащаются в начале изменения стимула, а затем постепенно урежаются.

В первые 0,2 с после повышения влажности частота их следования возрастает с 10 до 45 Гц, понижаясь к концу первой секунды действия 64%-ной влажности до исходного уровня (см. рис. 16).

Вкусовая рецепция

Контроль качества (вкусовых свойств) пищевого субстрата обеспечивается контактными хеморецепторами, расположенными на различных частях ротового аппарата, на дистальных члениках ног и антеннах. Вкусовые рецепторы насекомых относятся, как правило, к типу трихоидных и базиконических сенсилл. Их кутикулярный аппарат снабжен одним или несколькими входными канальцами (поровыми трубочками). К ним подходят разветвления дендритов 4–6 биполярных чувствительных клеток. Рецепторная поверхность образуется за счет плазматической мембраны видоизмененного жгутика (Иванов, 1966; Елизаров, 1978).

Рецепторные клетки избирательно реагируют на растворы различных веществ. Действие адекватного стимула, побуждающее деполяризацию одного из дендритов, сопровождается частичной гиперполяризацией других дендритов, что указывает на наличие тормозного взаимодействия между чувствительными клетками сенсиллы (Morita, Yamashita, 1966). Рецепторный потенциал, достигая основания дендрита, возбуждает потенциалы действия. Они имеют положительную полярность у клеток, реагирующих на растворы сахаров, и отрицательную – на солевые растворы (Deither, Hanson, 1965). Отросток одной из чувствительных клеток, заканчивающийся у основания кутикулярного аппарата, реагирует на его механические деформации (Deither, 1955). Это свидетельствует о совмещении вкусовыми сенсиллами механорецепторной функции.

Положительную пищевую реакцию у пчел стимулируют сахароза, глюкоза, мальтоза, трегалоза, мелицитоза, фруктоза, α-метилглюкозид и инозит. Привлекательность этих веществ неодинакова. Для контактных рецепторов ротового аппарата положительная реакция на глюкозу примерно равна реакции на мальтозу. Глюкоза привлекательнее фруктозы, а фруктоза – галактозы (Frisch, 1965). Сахароза предпочитается больше, чем глюкоза и фруктоза. Смесь равных частей этих двух сахаров также менее привлекательна по сравнению с чистой сахарозой (Bachman, Waller, 1977). Положительная реакция пчел на растворы сахаров выражается в том, что они вытягивают хобот и начинают забирать предлагаемый углеводный корм. Такую реакцию вызывает стимуляция рецепторов, находящихся на антеннах и дистальных члениках ног.

Ротовые (расположенные на лабиальных пальпах) и антеннальные контактные рецепторы существенно отличаются по чувствительности к сахарам. Пороговая концентрация сахарозы, воспринимаемая лабиальными рецепторами, находится в пределах

0,062–0,125 М, а антеннальных – 0,01–0,07 М (Frings, Frings, 1949). Сравнительно низкая чувствительность лабиальных рецепторов к сахарам объясняется тем, что пчелы потребляют в основном высококонцентрированные смеси углеводов. Однако в зависимости от характера мотивации чувствительность к сахарам может значительно меняться. Например, чувствительность к одним и тем же сахарам под влиянием голода может возрастать более чем в 10 раз.

Пчелы хорошо различают соленые, кислые и горькие вещества (Frisch, 1965). Чувствительность вкусовых, как и ольфакторных, рецепторов пчел для одних веществ близка к вкусовой чувствительности человека, для других – сильно отличается от нее. Так, пчела начинает отличать дистиллированную воду от раствора хлористого натрия, когда его концентрация достигает 0,24 М. Человек реагирует на раствор этой соли при концентрации 0,09 М (Frisch, 1934). Пороги чувствительности к соляной кислоте у пчелы и человека находятся на уровне 0,001 М. К хинину вкусовой рецептор человека примерно в 100 раз выше, чем у пчелы. Она реагирует на наличие хинина, содержание которого в растворе составляет $1 \cdot 10^{-5}$ М (Roeder, 1963).

У пчел не обнаружено реакции на лактозу, целлобиозу, мелибиозу, раффинозу, ксилозу, арабинозу и маннозу. Они не реагируют также на многие синтетические вещества, воспринимаемые человеком как углеводы (Frisch, 1965).

Вкусовые рецепторы пчел позволяют им дифференцировать незначительные различия в содержании углеводов в потребляемом корме. Судя по комплексу тест-реакций в период наполнения медовых зобиков пчелами-фуражирами, возможность определения ими содержания сахаров в водных растворах возрастает со снижением их концентрации (Еськов, Кострова, 1991).

В частности, пчелы, адаптировавшиеся к потреблению 50%-ной сахарозы, с высокой надежностью ($P < 0,99$) отличают снижение или повышение ее количества на 8–10%, а адаптировавшиеся к потреблению 10%-ной – всего на 1–2%.

Пчелы обнаруживают в растворах углеводов наличие небольших примесей солей и кислот. В 50%-ном растворе сахарозы они обнаруживают примесь 0,50–0,75% хлорида натрия или 7–8% аскорбиновой кислоты, а в 10%-ном – соответственно 0,2–0,4 и 0,5–0,6%. На чувствительность контактной хеморецепции влияет температура. Например, с ее повышением с $12 \pm 2,5$ до $22 \pm 2,5°$ С чувствительность к примеси в растворе сахарозы хлорида натрия возрастает примерно вдвое (Еськов, Кострова, 1991).

Восприятие и переработка хеморецепторной информации

Большинству хеморецепторных сенсилл свойственна полимодальность, что выражается в реагировании на разнообразные химические и физические стимулы. Например, хеморецептор может реагировать не только на химическое вещество, но и на температуру, механическое воздействие и другие стимулы. Вероятнее всего, это связано с общностью происхождения и сходством структурной организации хемо- и механорецепторных сенсилл. Предполагается, что хеморецепторные сенсиллы развивались в филогенезе из осязательных волосков, непременно включающих в себя три типа клеток: трихогенную, термогенную и биполярный нейрон, связанный аксоном с центральной нервной системой. Многие сенсиллы имеют несколько вспомогательных нервных клеток. Трихогенные клетки образуют вокруг дендритов замкнутое пространство, в котором поддерживается определенная ионная среда (Винников, 1971; Елизаров, 1978).

Молекулы химических веществ, проникающие через канальцы поровой поверхности рецептора, растворяются в жидкости, омывающей пальцевидные отростки периферического сегмента рецепторной клетки, и взаимодействуют с белковыми молекулами ее плазматической мембраны. Это изменяет поток ионов через мембрану, вызывая местный рецепторный потенциал, затухающий по мере распространения по возбудимой структуре. Сопоставление результатов электрофизиологических и биохимических исследований дает основание для предположения, что дифференциация молекул пахучих веществ связана с молекулярной организацией периферического сегмента рецепторной клетки (Riddiford, 1970).

Дифференциации химических стимулов способствует наличие двух типов рецепторов нейронов (Schneider, Steinbrecht, 1968). Одни из них реагируют на ограниченное число химических веществ, чаще на одно или два (специализированные нейроны), другие могут реагировать на 10 (Vereschi, 1971) различных веществ (нейроны генерализованного типа). Предполагается, что селективность к молекулам химических веществ определяется строением поровых трубочек (каналов) и их биохимическими свойствами. Наличие связи химического восприятия с оптической изомеризацией позволило высказать предположение, что форма молекулы определяет дифференциацию химического восприятия (стереохимическая теория хеморецепции). Согласно этой теории, молекула химического вещества воспринимается, если она соответствует форме углубления на поверхности рецепторного нейрона. Выделяется 7 таких форм углублений и соответственно такое же количество первичных запа-

хов. По теории, предложенной Р. Х. Райтом (1966), восприятие запаха связано с колебаниями молекул, отличающимися по спектрам поглощения в инфракрасной области. С этих позиций наибольшей интенсивностью воздействия должны обладать молекулы, частота колебаний которых находится в пределах 400–700 $см^{-1}$. Отсюда каждое пахучее вещество отличается по частоте внутримолекулярных воздействий на рецептор. Однако и эта (вибрационная) теория не позволяет объяснить многих хеморецепторных механизмов.

Независимо от механизма действия молекулы химического вещества установлено, что стимуляция им отростка рецепторной клетки побуждает развитие рецепторного потенциала. Его амплитуда градуально зависит от интенсивности действующего стимула. Рецепторный потенциал электротонически распространяется в смежные области клетки, деполяризуя аксон. Когда его деполяризация достигает критического (порогового) значения, мембрана аксона генерирует потенциал действия. Гиперполяризация вызывает противоположный эффект, выражающийся в торможении (подавлении) фоновой активности клетки. Торможение или активизация клетки представляет собой первичное кодирование информации о величине и характере действующего химического вещества. Суммация ответов большого числа рецепторов, локализующихся на антенне, определяет амплитуду и полярность ЭАГ. Она имеет преимущественно отрицательную полярность на воздействие аттрактантов и положительную – на репелленты.

Аксоны обонятельных нейронов образуют прямые связи с центральной нервной системой. Они не имеют каких-либо переключений (синаптических контактов) на всем пути от рецепторов до дейтоцеребрума (средний отдел надглоточного ганглия, включающего в себя чувствительный и двигательный центры). В нейропиле (внутренняя часть ганглия, в которой проходят, ветвятся и синаптически контактируют все центральные отростки нейронов) происходит первое переключение аксонов антеннальных хеморецепторов. У рабочей пчелы обнаружено около 3,5 тыс. дейтонейронов (первичные клетки дейтоцеребрума), у трутня – 4 тыс. Количество дейтонейронов намного меньше числа рецепторных клеток. Поэтому у рабочей пчелы кодному дейтонейрону подключается в среднем 8,6 аксона, а у трутня – 44, отходящих от чувствительных леток (Essler, Kaissling, 1976).

На сигналы, поступающие по аксонам рецепторных клеток в дейтоцеребрум, он может совсем не реагировать, активизироваться, отвечать как на включение, так и выключение стимула, или тормозиться на его включение, но активизироваться на выключение. Наряду с нейронами, градуально реагирующими на увеличение концентрации запаха, обнаружены нейроны, избира-

тельно реагирующие только на определенные ее уровни, что указывает на наличие детекторов интенсивности стимулов. Наибольшая чувствительность к запаху экстракта маток, транс-9-оксодецен-2-овой и транс-9-оксодецен-2-овой кислот отмечена у дейтонейронов, не обладающих спонтанной активностью или имеющих весьма незначительную (Вейткявичене, 1982).

Хемотаксисы

Выбор направления к цели. Роль антеннальных хеморецепторов и механизм локализации пахучего вещества прослежены М. Линдауэром и Х. Мартином (Lindauer, Martin, 1963; Martin, 1965). В их опытах пчелам представлялась возможность выбирать направление к кормушке, находившейся у одного из рукавов V-образного лабиринта. В качестве ориентира, определявшего выбор направления движения перед разветвлением лабиринта, использовали пахучее вещество, ассоциируемое у пчел с наличием корма. Быстрее всего к кормушке приходили интактные пчелы. Удаление одной из антенн влияло на увеличение продолжительности движения к кормушке. Подобный результат получен в случае закрепления одной из антенн на голове. Время приближения к кормушке еще больше увеличивалось, если одну антенну ампутировали, а другую неподвижно закрепляли на голове. В таком случае пчела двигалась по зигзагообразной траектории. Пчелы с двумя антеннами, крестообразно закрепленными на голове (левая–на правой стороне, правая–на левой), направлялись в неароматизированный рукав лабиринта. Следовательно, подвижное сочленение антенн и характерные для них сканирующие движения (колебания) необходимы для локализации пахучей цели. Этим обеспечивается контроль градиента концентрации пахучего вещества. По ее разности у той и другой антенны определяется выбор направления к цели.

Различие в концентрации пахучего вещества, необходимой для его локализации, определено Х. Мартином (1964). Он надевал на антенны стеклянные трубочки, в дистантные концы которых помещал разные количества одного и того же ароматического вещества. Хемотропотаксическая реакция оценивалась по повороту пчел в ту или другую сторону Оказалось, что для запуска хемотропотаксической реакции необходимо, чтобы концентрация действующего пахучего стимула отличалась не менее, чем в 2,5 раза.

Врожденные реакции. Пахучие вещества выступают в роли пусковых стимулов, побуждающих целенаправленные действия членов семьи. В зависимости от физиологического состояния одни и те же феромоны и пахучие вещества окружающей среды

могут стимулировать у трутней, маток и рабочих пчел различные реакции. Наибольшая стереотипность реагирования связана с действием феромонов своего и других видов.

Трутни. Они используют для поиска маток, вылетающих на спаривание, выделяемые ими феромоны. По ним трутни отличают маток среди летающих самцов своего вида и других насекомых. Зрительная ориентация используется трутнем при сближении с маткой Поэтому, если поместить ее в сетчатую клетку, а на расстоянии нескольких сантиметров от нее укрепить предмет, подобный матке (модель), то трутни будут подлетать к этой модели и предпринимать попытки копулировать с ней (Гэри, 1971)

Роль феромона матки в привлечении трутней доказана наблюдениями за их поведением в местах сбора. Летающих трутней привлекает экстракт из всей матки или только из ее мандибулярных желез. Субстрат, пропитанный любым из этих экстрактов, может привлечь в течение короткого времени десятки и даже сотни трутней. Н. Е. Гэри (Gery, 1963) отмечает случаи, когда в дни с высокой летной активностью у модели матки, пропитанной ее экстрактом, собиралось до 300 трутней.

Обнаружено, что трутней привлекают как молодые матки, впервые вылетающие на спаривание, так и старые, оплодотворенные (Pain,Ruttner, 1963) Это связано со сходством или идентичностью феромона, выделяемого разновозрастными матками. Среди комнонентов феромона,обладающего аттрактивностью для трутней, важное значение принадлежит транс-9-оксодецен-2-овой кислоте Но она действует слабее экстракта. Последний привлекает трутней намного дольше, чем 100 мкг синтетического феромона, хотя такое его количество соответствует содержанию феромона в мандибулярных железах матки. Привлекательность синтетического феромона возрастает, если к нему добавить экстракт тергальных желез матки (Renner, Verling, 1977).

Несмотря на высокую аттрактивность феромонов матки, они действуют на трутней только во время их вылета на спаривание Физиологически готовые к спариванию трутни, находящиеся в улье или возвратившиеся в него после неудачтых полетов на спаривание, совершенно индифферентны к находящейся в гнезде матке. По результатам электрофизиологических исследований, это нельзя объяснить торможением антеннальных рецепторов, воспринимающих феромон, хотя не исключенно торможение в центральных отделах нервной системы. Вероятнее всего, пусковым стимулом, побуждающим готовность к спариванию, служит полет. Благодаря этому уменьшается вероятность близкородственного скрещивания и обеспечивается высокий уровень панмиксии.

Матки. На антеннах маток имеются различные типы сенсилл, которые могут реагировать на пахучие вещества. Как отмечалось выше, плакоидные сенсиллы маток реагируют на феромон мандибулярных желез. Известно также, что матки улетают на спаривание за несколько километров от улья, находят места массового скопления трутней, а затем возвращаются в собственную семью. Это указывает на способность маток ориентироваться в пространстве. Однако механизмы ориентации маток пока не выяснены. На этот счет можно высказать лишь некоторые предположения.

У шмелей обнаружено, что их трутни во время остановок метят пахучими выделениями мандибулярных и лабиальных желез различные предметы, находящиеся на пути следования к местам спаривания. Пахучие метки имеют выраженную видовую специфичность, отличаясь наборами химических веществ. По этим меткам матки обнаруживают местонахождение трутней своего вида (Bergstôm et al., 1981). Трутни медоносной пчелы не делают остановок на пути следования к местам массового скопления или при возвращении в улей. Но они обычно летают туда и обратно в благоприятное для спаривания время. Несмотря на наличие трутней, летающих по избранным ими маршрутам, начинающимся и оканчивающимся на пасеке, матки обычно не спариваются вблизи улья. Для обнаружения мест массового скопления трутней матки, вероятно, пользуются пахучими выделениями улетающих и (или) прилетающих трутней.

После вылета на спаривание матка обычно возвращается в свою семью. На пасеках, используемых для спаривания маток, с целью облегчения обнаружения ими своих семей ульи раскрашивают разной краской или применяют другие визуальные ориентиры. Тем не менее это не гарантирует от перелетов маток в другие семьи, о чем свидетельствуют результаты наших наблюдений, выполненных на трех семьях. Они находились в ульях, расположенных в одном ряду на расстоянии 0,5-0,6 м друг от друга. Средний улей был окрашен в зеленый цвет, два других–в голубой. В среднем улье находилась отроившаяся семья. В ней после роения осталось несколько маточников. В двух других семьях были однолетние матки. Одну из них отобрали за день до вылета на спаривание первой матки из отроившейся семьи. При возвращении она имела возможность ориентироваться по местоположению ульев, их окраске и разности концентрации маточного феромона. Концентрация маточного феромона была наибольшей в улье семьи с маткой и неименьшей–у безматочной. Спарившись, матка залетела в улей безматочной семьи и была принята пчелами. Вторая матка после спаривания возвратилась в свою семью.

Итак, матки во время полета на спаривание пользуются,

по-видимому, пахучими выделениями трутней, летающих от улья к местам их массового скопления. При выборе семьи для поселения матки могут ориентироваться по запаху феромона мандибулярных желез. Судя по всему, он воспринимается ими как репеллент. Этим можно объяснить выбор спарившейся маткой улья с минимальной концентрацией феромона.

Рабочие пчелы. Пахучие вещества, выделяемые насоновой железой, адсорбируются субстратами, на которые садятся пчелы. Роль их запаха как локального ориентира определена в опытах на пчелах одной семьи, часть которых ранее посещала кормушку, а другие впервые подлетали к ней (Еськов, 1981). Вначале у пчел вырабатывали условный рефлекс на местоположение кормушки с 50%-ным раствором сахара. Перед началом контрольного испытания раствор сахара в кормушке заменяли на 10%-ный. Этим достигалась приостановка прилета новых пчел, мобилизуемых посещавшими кормушку. Через 30 мин после этого 50 пчел, прилетавших к кормушке, метили краской, а всех остальных отлавливали после того, как в течение часа на кормушку прилетали только меченые пчелы. В это время кормушку смещали на 30 см в сторону и на таком же расстоянии от прежнего ее местоположения с противоположной стороны выставляли другую, не содержавшую следов запаха пчел. Обе кормушки заполняли 50%-ным раствором сахара. Всех пчел, прилетающих к той и другой кормушке, отлавливали. В результате 5-кратного повторения опыта, проводившегося по такой методике с использованием кормушек, размещаемых в различных направлениях от улья, на первую из них (посещаемую ранее) каждый раз прилетало по 46±1,1 (Cv=5,5%) меченых и 11±0,7 (Cv=14,4) немеченых пчел. На второй кормушке за то же самое время было отловлено 3±0,4 (Cv=33,3%) меченых пчел. Немеченые пчелы совсем не посещали эту кормушку.

Привлекательность для пчел только запаха, выделяемого насоновой железой, доказана опытами И. А. Левченко и И. И. Шалимова (1975). Они проследили привлекательность различных участков желобообразных лабиринтов, по которым пчелы проходили от летка до кормушки, которая находилась в противоположном конце лабиринтов длиной от 9 до 20 м. Их верхняя часть была накрыта сеткой. На ней отлавливали свободно летающих пчел, пытающихся проникнуть в лабиринт. На начальном (от летка) участке лабиринта было отловлено всего 6,2% пчел из числа севших на сетку, в середине–16,7% и в конце–77,1%, что соответствует количеству пчел, выпячивавших железу на разных участках лабиринта по пути к кормушке.

Следовательно, феромон насоновой железы используется пчелами в качестве ориентира как при повторных прилетах, так и во время поиска неизвестного источника пищи. Судя по

всему, феромон обладает врожденной аттрактивностью. Поэтому он способствует экономии энергии и времени пчел на поиск неароматизированных источников пищи.

Приобретенные реакции. Состав и концентрация веществ, действующих на хеморецепторы пчел, подвержены высокой изменчивости. В частности, в широких пределах изменяется запах корма. С ним связан запах пчел и пчелиной семьи. От ее состояния и температуры зависят внутригнездовая концентрация диоксида углерода и насыщение воздуха водяными парами. Поэтому для адекватного реагирования на изменения биологической ситуации целесообразна модификация поведения, детерминируемого химическими стимулами.

Запах корма. Флороспециализация, выражающаяся в использовании одного или немногих видов растений, широко распространена среди одиночноживущих пчелиных. У них при сравнительно небольших потребностях в трофическом обеспечении потомства одной самки синхронизация циклов развития с цветением определенных видов растений вполне оправдана, так как позволяет максимально использовать кормовую базу. К тому же узкая трофическая специализация служит средством снижения межвидовой конкуренции. В отличие от этого семьи эусоциальных видов нуждаются в большом количестве корма. Поэтому медоносные пчелы приспособились использовать широкий спектр медоносных растений, выбирая всякий раз наиболее продуктивные.

Обнаружив растения, обильно выделяющие нектар, пчелы посещают их некоторое время. Временное предпочтение цветков одного вида растения основано на ассоциации его внешних признаков и запаха с наличием нектара и (или) пыльцы. Условный рефлекс затухает тем быстрее, чем чаще пчела не получает пищевое подкрепление или тратит на это много энергии. Это побуждает их обращать внимание на другие цветки. На использовании условных рефлексов на запах основаны приемы активизации опылительной деятельности пчел, что требуется, если энтомофильная культура слабо или совсем не выделяет нектар. Чтобы привлечь к ней пчел на поле, расставляют кормушки с запахом цветков этого растения. В поисках кормушек часть пчел подлетает к цветкам и, пытаясь найти корм, опыляет их. Количество пчел на цветках возрастает после того, как в кормушках заканчивается подкормка. Но вместе с этим затухает условный рефлекс на запах и опылительная активность снижается. Поскольку период цветения растянут, то условный рефлекс на запах опыляемой культуры нуждается в подкреплении путем повторных ароматизированных подкормок.

Запах, ассоциируемый с кормом, определяет выбор цели, расположенной на месте, запоминаемом пчелами по визуальным ориентирам.. Роль запаха, на который выработан условный реф-

лекс, прослежена в 5-кратно повторенном опыте на пчелах, посещавших кормушку с раствором сахара, ароматизированного гераниевым маслом, в 200 м от улья. Перед контрольным испытанием было помечено 75 пчел, остальных отловили. После этого кормушку убрали, а в 0,5 м в разных направлениях от того места, где она находилась, поставили две новые. Одну наполнили раствором сахара, ароматизированного гераниевым, другую – лавандовым маслом. Всех прилетавших пчел отлавливали в течение 30 мин. За это время на кормушке с гераниевым запахом было отловлено 54±1,1 (Cv=4,7%) меченых и 37±1,1 (Cv=6,9%) немеченых пчел, а с анисовым – соответственно 12±0,9 (Cv=16,7%) и 3±0,7 (Cv=52,7%). В другом варианте аналогичного опыта с использованием в качестве условного раздражителя запаха анисового масла в контрольных испытаниях на кормушку с этим запахом прилетело 57±1,7 (Cv=6,7%) меченых и 23±1,1(Cv=11,1%) немеченых пчелы, а с гераниевым – соответственно 14±1,3 (Cv=21,4%) и 1±0,4 (Cv=99%). Следовательно, любой из этих запахов сам по себе не обладает привлекающим воздействием на пчел. Оно приобретается только в результате пищевого подкрепления (Еськов, 1981).

Ольфакторный стимул имеет значение даже в то время, когда пчела уже находится на кормушке и заполняет медовый зобик. Например, если в это время в кормушку, ароматизированную анисовым маслом, на запах которого у пчел выработан условный рефлекс, добавить в таком же соотношении гераниевое масло, то все пчелы немедленно взлетят. Полетав 1–2 мин, они возвратятся на кормушку и при повторном прилете без промедления (как обычно) садятся на нее (Еськов, 1981). Пчелы реагируют на изменение ассоциируемого с кормом запаха цитраля, гераниола, мирцена, линалоола, оцимена и лимонена, растворенных в растительном масле в соотношении $15 : 10^{-4}$ (Waller et al., 1973).

Запах семьи. Пчелы семей, находящихся на небольшой территории, часто приносят в свои ульи нектар и пыльцу цветков различных растений. Наличие и потребление корма, отличающегося по химическому составу и запаху, несомненно, влияет на состав пахучих выделений семьи, детерминируя ее ольфакторную индивидуальность. Имеет ли это значение в хоминге (стремлении возвратиться в свою семью)?

Как уже отмечалось при анализе визуальной ориентации, пчелы, возвращающиеся в улей, подолгу летают у того места, где находился его леток, в случае перемещения улья всего на 20–30 см. Если же на месте улья, смещенного на 0,5–0,7 м, поставить пустой или с сотами и расплодом из другой семьи, то прилетающие пчелы будут собираться в нем. Пчел дезориентирует также даже небольшое смещение летка улья, находяще-

гося на своем месте. Например, если горизонтальный леток длиною 20–25 см перекрыть деревянной задвижкой, оставив проход в 1,5–2 см, то возвращающиеся пчелы после нескольких визитов будут подлетать только к оставленной открытой части. Из числа пчел, возвращающихся с кормом, 94–97% приземляется в таком случае непосредственно у нового ограниченного входа в радиусе 1–3 см от него. Перемещение задвижки или изменение ее положения так, что левая ее часть, ограничивавшая вход, окажется справа, не повлияет на изменение места подлета пчел. Они будут подлетать к прежнему местоположению входа, не обращая внимания на открытую на 1,5–2 см правую часть летка.

Подлетевшие пчелы в течение нескольких минут пытаются проникнуть в улей на месте прежнего входа. Затем они расходятся по передней стенке или прилетной доске и находят новый вход. То же самое происходит, если перекрыть полностью нижний леток, но открыть верхний, и наоборот.

Запах, выделяемый пчелами и имеющий значение локального ориентира у кормушек, не имеет существенного значения при подлете к улью. На это указывает перемещение деревянных летковых вкладышей (задвижек), по которым тысячи раз прошли вылетавшие и прилетавшие пчелы. Перестановка этих вкладышей к вновь открытой части летка не влияет на место подлета пчел к улью. Они по-прежиему подлетают к последнему месту входа даже в том случае, если новый вкладыш, не помеченный их запахом, отличается по форме и окраске от прежнего, через который они проходили в предыдущие вылеты и прилеты.

Таким образом, несмотря на запах семьи, концентрация которого выше всего у летка, возвращающиеся в улей пчелы предпочитают пользоваться визуальной ориентацией. Этим программа реализации хоминга отличается от поиска источников корма при повторных визитах к ним, что является результатом отбора наиболее благоприятиых форм реагирования на относительно постоянные и быстро меняющиеся стимулы. Способность лабильно вырабатывать условный рефлекс на запах источников пищи позволяет быстро менять стратегию трофического обеспечения семьи. Ведь смена цветения и нектаровыделения медоносных растений может происходить в течение одного дня. В то же самое время жилище остается на одном месте, а его запах меняется в зависимости от поступающего корма и состояния семьи. Кроме того, зона распространения и направление потока пахучих веществ постоянно меняются из-за перемены направления ветра. Следовательно, при ориентации по запаху семьи пчелам необходим облет жилища, что сопряжено с дополнительными затратами энергии и времени на доставку корма. Поэтому отбор благоприятствовал ограничению средств поиска жилища

и входа в гнездо по довольно стабильным визуальным ориентирам..

Диоксид углерода. Жизнь в укрытиях с ограниченным газообменом и склонность пчел уплотняться (агрегатироваться) при охлаждении гнезда сопряжена с воздействием на них высоких концентраций диоксида углерода. Он используется пчелиной семьей в качестве одного из пусковых стимулов в системе внутригнездовой регуляции микроклимата (см. «Организация группового поведения»). Вместе с тем В. Лачером (Lacher, 1967) обнаружена способность пчел вырабатывать условные рефлексы на действие диоксида углерода.

В опытах В. Лачера использована установка, обеспечивающая воздействие на пчел, занятых поиском пищевой приманки, определенной газовой смесью. В качестве безусловного раздражителя использовался раствор сахара. Он находился в одной из трех тонких трубок-кормушек, расположенных на одном уровне в вертикльной плоскости. Над открытыми для пчел концами трубок-кормушек размещались выходные отверстия воздуховодов. Они располагались перпендикулярно горизонтальной поверхности на расстоянии 5 см друг от друга. Угол между продольными осями трубок-кормушек и воздуховодов составлял 50 (см. рис. 15). По воздуховодам с постоянной скоростью поступали чистый воздух, газовая смесь с определенной концентрацией диоксида углерода, кислорода или азота. Точность дозировки диоксида углерода при его 1%-ной концентрации составляла 0,008%.

Условный рефлекс на газовую смесь определенной концентрации вырабатывали у одной из кормушек в течение 30–300 мин. Перед контрольным испытанием во все кормушки наливали воду, а газовую смесь подавали через один из двух других воздуховодов. Этим и заменой кормушек предотвращалась возможность визуальной и ольфакторной ориентации по запаху, оставляемому пчелами. Чтобы исключить возможное влияние пахучих примесей в газовой смеси, ее пропускали через активированный уголь.

В контольных испытаниях пчелы не отличали чистый воздух от его различных смесей с азотом или кислородом. Условный рефлекс вырабатывался только на диоксид углерода. Правильность обнаружения цели, маркируемой диоксидом углерода, зависела от его концентрации: при 0,35% газа пчелы в большинстве случаев подлетали к кормушке, у которой получали корм перед контрольным испытанием; при 0,45% вероятность правильного выбора составляла 50%, при 0,65–0,90% – 62–70 и при 1% – достигала 80% (см. рис. 15).

Обнаружена способность пчел отличать газовые смеси по их концентрации. Если в два сопла подавать смесь с одинаковой концентрацией, а в третье с более высокой, то пчелы отличали 1%-ную концентрацию от 3%-ной. В случае большего содержания

диоксида углерода он различался пчелами при большей абсолютной, но меньшей относительной разнице. Например, 7%-ную концентрацию пчелы отличают от 10%-ной, 10%-ную – от 15%-ной и 35%-ную – от 50%-ной. Пчелы привлекались также к газовым смесям, содержащим 80–100% диоксида углерода. В данном случае они быстро наркотизировались и падали с кормушек.

Таким образом, пчелы способны различать газовые смеси по содержанию диоксида углерода и вырабатывать на него положительный условный рефлекс. С градиентом концентрации диоксида углерода у пчел связана координация внутригнездового поведения. Чувствительность пчел к этому стимулу, обнаруженная в поведенческих и электрофизиологических исследованиях, совпадает. Что касается кислорода, имеющего важное биологическое значение, то его изменение пчелы контролируют, вероятнее всего, по насыщению воздуха диоксидом углерода. Инертные газы азот и ксенон не воспринимаются и не используются в координации поведения пчел. Однако в электрофизиологических экспериментах обнаружено, что эти два газа при высокой их концентрации понижают чувствительность антеннальных рецепторов к диоксиду углерода

Относительная влажность. Вытягивание пчелами хоботка на прикосновение лапок к раствору сахара (безусловный рефлекс) использовали для оценки реагирования и формирования условной связи с гигростимуляцией антеннальных рецепторов (Kuwabara, Jakeda, 1956). В процессе формирования условного рефлекса раздражение лапок сочеталось с действием на антеннальные рецепторы повышения относительной влажности воздуха. Для этого к ним приближали сосуд с водой. В контрольных испытаниях не стимулировали. Тем не менее, на увеличение влажности пчела реагировала вытягиванием хоботка. Условный рефлекс не образовывался после удаления члеников антенн.

Способность летающих пчел ориентироваться по градиенту влажности и вырабатывать на нее условный рефлекс показана в опытах Г. Кихле (Kiechle, 1961). Он приучал пчел посещать кормушки с раствором сахара, находившиеся на зарешеченных чашках Петри. В них находились вода или солевые растворы. Чтобы исключить возможность использования пчелами визуальных или химических ориентиров, перед каждым контрольным испытанием заменяли сетки на чашках Петри, а их переставляли.

В контрольных испытаниях на чашку с водой прилетало в среднем 72,2% от общего числа подопытных пчел. К трем другим кормушкам, находившимся на пустых чашках, за то же время прилетало 7,8; 11,2 и 9,0% пчел. Их соотношение на кормушках изменялось, если в одной чашке находилась вода, а в двух других были солевые растворы, уменьшавшие ее испарение. В этом случае на чашку с водой прилетало 52,7% пчел; с рас-

твором, понижающим относительную влажность на 13%, – 25,9% и с раствором, понижающим относительную влажность на 23%, – 16,9%. Уменьшение процента пчел, выбиравших кормушку на чашке с водой, происходило также при повышении относительной влажности окружающего воздуха. Вероятность правильного обнаружения цели по этому ориентиру резко снижалась, когда разница между окружающей влажностью и у кормушки приближалась к 8–10%. Прилет пчел терял целенаправленность, если влажность у кормушки превосходила окружающую не более, чем на 5% (см. рис. 16).

Проследив влияние полной или частичной ампутации антенн, Г. Кихле подтвердил имеющиеся сведения о том, что гигрорецепторы локализуются на 8 дистальных антеннальных члениках. Вместе с тем, он обнаружил, что пчелы, у которых антенна ампутирована полностью, а у другой 4 членика, в состоянии ориентироваться по изменению влажности. Однако по мере удаления члеников антенн или одной из них надежность выбора цели по изменению влажности уменьшается. У пчел с одной ампутированной антенной вероятность реализации условного рефлекса на повышенную влажность уменьшается в среднем на 1,5%. Надежность обнаружения зоны с повышенной влажностью у пчелы с одной антенной после удаления ее 3–5 члеников уменьшается по отношению к таковой у интактной особи в среднем на 8,4%. Удаление 7 члеников на одной оставшейся антенне совсем лишает пчел возможности ориентироваться по изменению влажности.

ГЕНЕРАЦИЯ И ВОСПРИЯТИЕ ЗВУКОВ

ГЕНЕРАЦИЯ ЗВУКОВ

Механизмы генерации звуков насекомых отличаются большим многообразием по строению, местоположению на теле и способу функционирования. Многие насекомые, не имеющие специализированных приспособлений, генерируют звуки посредством воздействия на субстрат. Для этого они скребут или стучат по нему различными частями тела. Спектральная структура и интенсивность таких звуков зависит в основном от акустических свойств субстратов. Этим ограничиваются объем передаваемой информации и надежность связи. Более совершенные звуковые аппараты представляют собой трущиеся или соударяющиеся поверхности частей тела. Некоторые насекомые имеют специализированные мембраны, вибрирующие под действием соединенных с ними мышц. Нестабильность спектра звуков, порождаемых воздействием на субстрат, и чрезвычайно ограниченные возможности изменения спектральной структуры при генерации акусти-

ческих сигналов посредством трущихся, соударяющихся или прогибающихся образований экзоскелета, практически не позволяют пользоваться частотно-амплитудным способом кодирования информации. Для этого приемлема лишь временная структура (количество импульсов, продолжительность и частота их следования).

В отношении механизма генерации звуков пчелами выдвигалось несколько гипотез. На ранних этапах изучения этого вопроса наибольшее внимание уделялось пчелиным маткам, генерирующим довольно интенсивные звуки, которые в пчеловодной литературе называют «пением». Их генерируют матки, свободно перемещающиеся по сотам и задерживающиеся в маточниках. Поскольку движения крыльев в маточниках ограничены, то возникло предположение (Я. Калинский, 1890), что возможна генерация матками звуков путем трения мандибул. Позже выдвигалась гипотеза генерации звуков матками трением крыльев (Armbruster,1922). Это мнение основывалось на том, что матка во время генерации звука совершает небольшие движения клыльями в латеральной плоскости. В связи с тем, что на крыльях пчел нет специализированных образований (зубцов или гребешков), было предположено, что они генерируют звук трением аксиллярных пластинок крыла (Snodgrass, 1925; Imms, 1935). Указанные предположения опровергаются тем, что матки с ампутированными мандибулами (Еськов,1979), крыльями (Woods, 1956; Еськов, 1979) и надкрыльевыми склеритами (Еськов, 1969) в состоянии генерировать звуки.

Долгое время дискутировалась гипотеза генерации звуков с помощью дыхательной системы. Согласно одному из вариантов этой гипотезы, звук образуется в момент прохождения воздуха через стигмы в результате вибрации натянутой по ее краю эластичной мембраны. Различная частота звуков объяснялась неодинаковой величиной стигм (Landois, 1867) и брюшных сегментов (Gooding, 1951), действующих как резонаторы. В другом варианте этой гипотезы предполагалось, что дыхальца, открываясь и закрываясь, прерывают воздушный поток, генерируя звук по принципу воздушной сирены (Woods, 1956, 1963).

Несмотря на логичность обоснования ряда положений гипотезы генерации звука с помощью воздушного потока, наличие аналогии с голосовым аппаратом позвоночных животных и возможности моделирования этого процесса, использование для этого дыхательной системы на самом деле невозможно из-за того, что она не обеспечивает необходимого давления воздуха (Pringle, 1956). О несостоятельности этой гипотезы свидетельствует также и то, что дыхательные движения и периоды генерации звука не совпадают. К тому же блокировка (заклеивание) всех брюшных дыхалец не лишает маток способности ге-

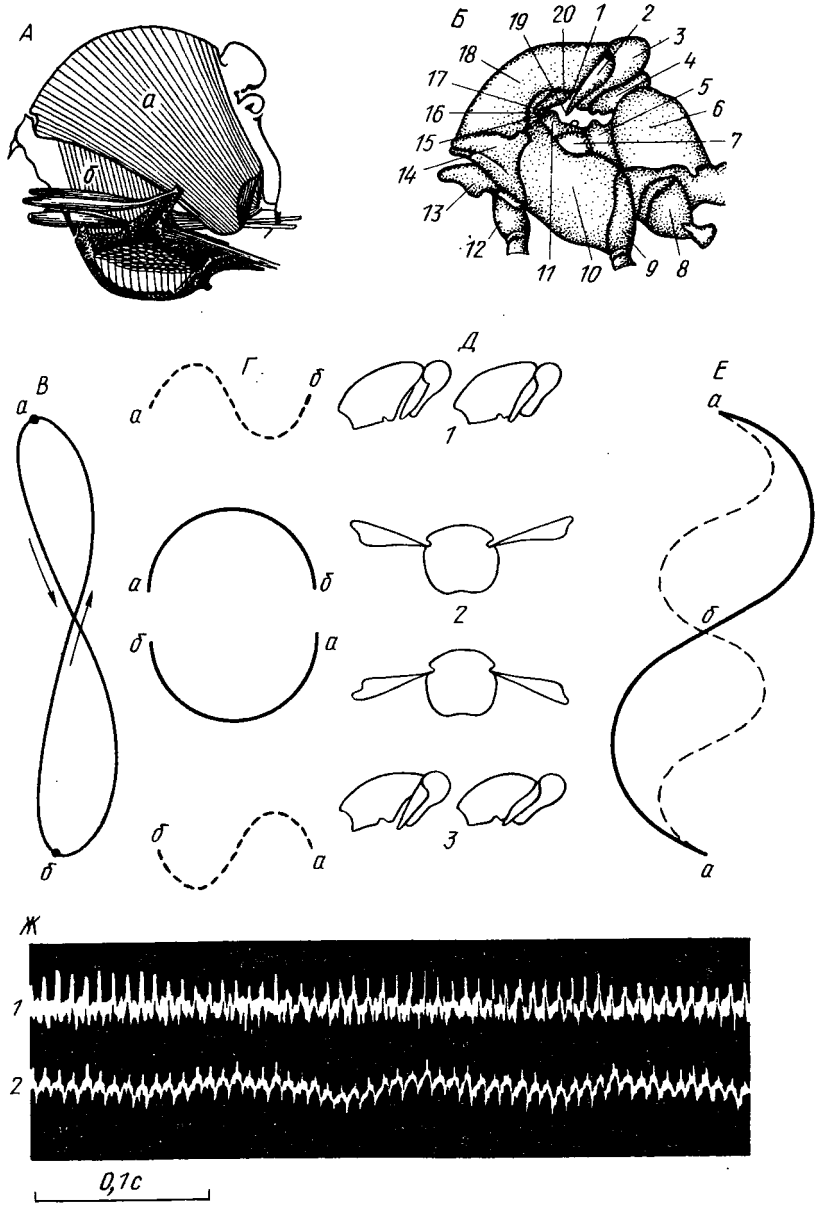
нерировать звук (Simpson, 1964). Возможность генерации звука по принципу модуляции воздушного потока опровергается тем, что замена азота воздуха гелием не отражается на изменении частоты звука, генерируемого маткой (Wenner, 1964).

Генерация звуков пчелами основана на использовании летательного аппарата, среди составных элементов которого наибольшее значение принадлежит полусферической передней спинке (скутуму) и упруго сочлененной со скутеллумом средней груди. Это сочленение деформируется под действием мышц непрямого действия при перемещениях скутума относительно скутеллума в пределах свободного пространства среднетергальной щели (рис. 17).

Спектр звуков. В динамическом диапазоне интенсивностей 40 дБ частота звуков, генерируемых интактными пчелами, укладывается в полосе частот от долей герца до 8–12 кГц. Максимальные по интенсивности спектральные составляющие различных звуков находятся в пределах 70–700 Гц. Энергетический максимум занимает обычно одну узкую полосу. Реже бывает 2 или 3 интенсивных составляющих (Еськов, 1979).

С помощью усилителя с рабочей полосой от 15 до 70 кГц и полосопропускных фильтров на 2–3 кГц в спектре звуков летающих пчел были выделены составляющие в диапазоне 20–22 кГц. На этом основании сделан вывод о том, что пчелы генерируют ультразвуки (Rose et al., 1948). Применив широкополосный усилитель с большим коэффициентом усиления, можно выделить спектральные высокочастотные составляющие за пределами 22 кГц, – гармоники интенсивных низкочастотных составляющих. Ультразвуки могут порождаться вихревыми потоками, образующимися при движении крыльев. Подобное явление характерно для шипящих в речевых звуках человека. Однако ультразвуковые составляющие как для пчел (Еськов, 1979), так и для человека (Мясникова, 1967) не имеют сигнального значения.

Вибрации торакса. Их отводили вибродатчиком, конец иглообразного приемника которого контактировал с различными частями экзоскелета пчелы, генерирующей звуки. Их регистрировали микрофоном синхронно с вибрациями разных частей экзоскелета (Еськов, 1969). Установлено, что при генерации звуков сильнее всего вибрирует торакс. При прочих равных условиях наибольшая амплитуда вибраций зарегистрирована у скутума средней груди, наименьшая – у ее эпистернита (см. рис. 17). Каждому вибрационному периоду соответствует период звукового колебания воздуха, спектры которых также совпадают. Всякое изменение характера звука отражается на изменении спектров колебаний, регистрируемых вибродатчиком и микрофоном. Например, у зафиксированной пчелы с укороченными


А
а
б
Б
19
20
1
2
3
18
4
17
5
16
6
15
7
14
13
12
11
10
9
8
В
а
б
Г
а
б
Д
1
2
3
Е
а
б
а
Ж
1
2
0,1с

крыльями, пытающейся взлететь, энергетический спектральный максимум смещается в высокочастотную область на 50–150 ГЦ.

Вибрации торакса возникают в результате его деформации продольными и поперечными мышцами непрямого действия. Каждый цикл деформации торакса любой парой мышц порождает один вибрационный период. Под действием натяжения продольных мышц экзоскелет деформируется в зоне сочленения скутума и скутеллума средней груди. В это время передний спинной вырост и плечо скутеллума сближаются, что возможно благодаря наличию среднетергальной щели. В фазе расслабления мышц за счет упругого сочленения скутума и скутеллума спинной вырост и плечо скутеллума расходятся в исходное положение. При натяжении поперечных мышц торакс деформируется в результате его сжатия в дорсовентральной плоскости.

Нарушение подвижности сочленения скутума и скутеллума фиксацией его плеча и переднего спинного выроста в любом положении (раздвинутом или сближенном) лишает пчелу возможности генерировать звук (Еськов, 1969). То же самое происходит с матками. Это было обнаружено впервые при попытке заклеить пару мезоторакальных дыхалец, чтобы выяснить их роль в генерации звука (Simson, 1964). Поскольку эти дыхальца находятся под плейральным выростом, перемещающимся при деформациях торакса, то их фиксация нарушает подвижность его сегментов. В результате становится невозможной деформация сочленения скутума со скутеллумом.

Частота сокращения мышц непрямого действия и роль крыльев. Наличие в спектре звуков летающей пчелы двух энергетических максимумов (рис.18) связано с неодинаковой частотой сокращения мышц непрямого действия. Кончик крыла летящей пчелы движется по 8-образной траектории (см. рис. 17). Она образуется в результате 2-кратной деформации торакса продольными мышцами за один цикл сокращения поперечных мышц.

Рис. 17. Вибрация экзоскелета торакса и генерация звука:

А – продольные (*а*) и поперечные (*б*) фибриллярные мышцы непрямого действия; *Б* – внешнее строение торакса: *1* – средиетергальная щель; *2* – плечо скутеллума мезоторакса (по Dade, 1962); *3* – скутеллум мезоторакса; *4* – тергит мезоторакса; *5* – плейрит заднегруди; *6* – тергит первого брюшного сегмента; *7*, *10* – две части эпистернита мезоторакса; *8*, *9*, *12* – фрагменты ног; *11* – субаларный склерит мезоторакса; *13* – эпистериит проторакса; *14* – тергит проторакса; *15* – базальный склерит мезоторакса; *16* – эпимерит мезоторакса; *17* – плейральный крыловой вырост; *18* – скутум мезоторакса; *19* – задний спинной вырост; *20* – передний спинной вырост; *В* – траектория кончика крыла летящей пчелы; *Г*, *Д*, *Е* – фазы деформации (*1–3*) скутума и скутеллума при движении крыльев и звуковые колебания, генерируемые тораксом (*а–б*, *б–а*); *Ж* – синхронная регистрация звуковых колебаний воздуха (*1*) и вибраций (*2*) торакса (по Еськову, 1979)

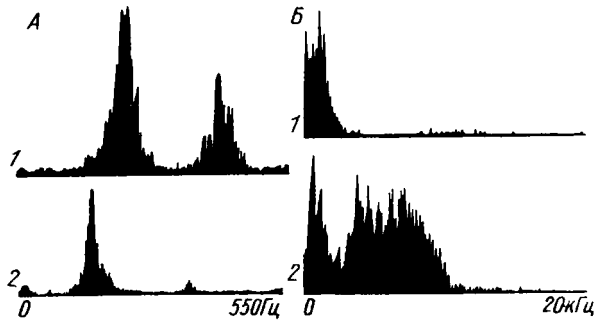


Рис. 18. Спектры звуков пчел:

А – свободная пчела: *1* – в полете; *2* – при аэрации гнезда; *Б* – фиксированная пчела, пытающаяся взлететь: *1* – интактиая; *2* – с ампутированными крыльями

Это согласуется с результатами одновременной регистрации электрической активности сокращающихся мышц и вибраций торакса.

Биопотенциалы отводили вольфрамовыми электродами, которые были введены в ту и другую мышцу через проколы в хитине. Активные электроды подключали ко входу усилителя биопотенциалов через тумблер, что позволяло попеременно контролировать электрическую активность продольных или поперечных мышц. Индифферентный электрод находился в брюшке пчелы. Вибрации непрерывно отводились от скутума средней груди (Еськов, 1969). В результате от поперечных мышц зарегистрирован один импульс на $4{,}5\pm0{,}19$ взмаха крыла, а от продольных – на $7{,}1\pm0{,}48$ (рис. 19). Доверительная вероятность различий (P) выше 0,999. Поскольку частота взмахов крыла находится в прямой связи с количеством импульсов, генерируемых фибриллярными мышцами (Wilson, Wuman, 1963; Bastian, Esch, 1970), то можно заключить, что продольные мышцы сокращаются чаще поперечных.

Совпадение частоты вибраций торакса и взмахов крыла летящей пчелы способствует усилению генерируемых ею звуков. Крыловые пластины выполняют также роль резонаторов, усиливающих передаваемые им вибрации торакса. С этим связано перераспределение интенсивности низкочастотных и высокочастотных составляющих под влиянием частичной или полной ампутации крыловых пластин. Если летательный аппарат функционирует в режиме полета, то происходит относительное усиление высокочастотных составляющих (см. рис. 18). Эта же операция не приводит к существенному перераспределению спектральной

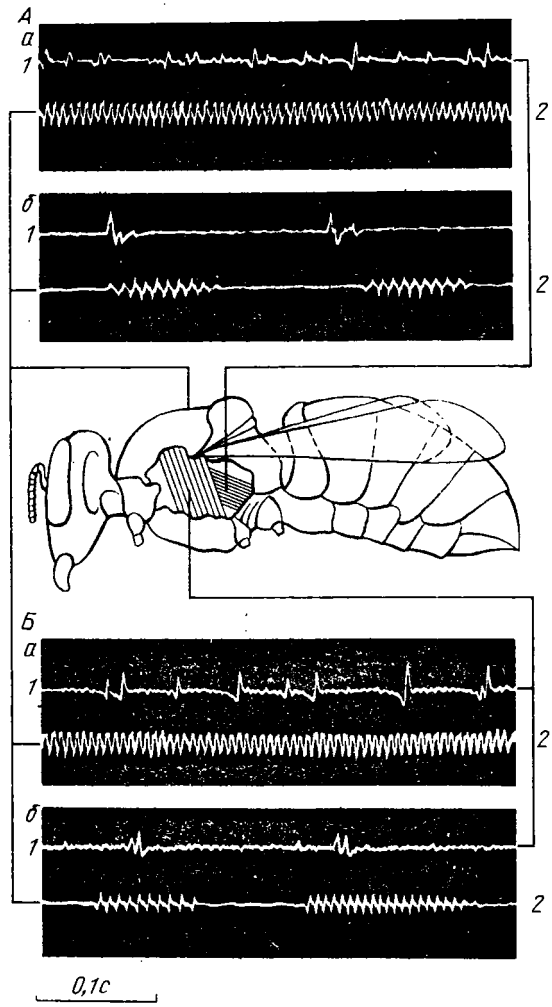


Рис. 19. Связь между вибрациями торакса (*2*) и электрической активностью (*1*) продольных (*А*) и поперечных (*Б*) мышц непрямого действия; пчела машет крыльями, пытаясь взлететь (*Аа*, *Ба*), и генерирует пульсирующие звуки (*Аб*, *Бб*)

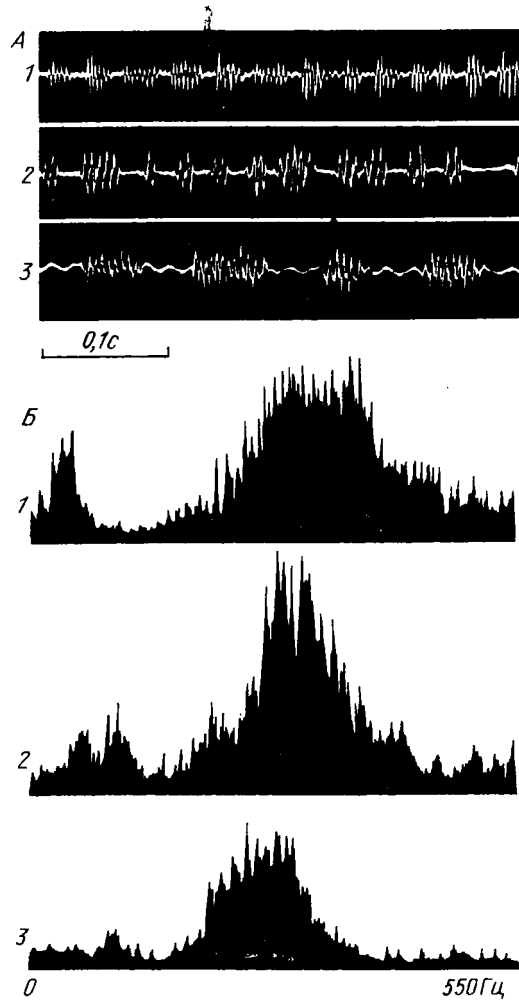


Рис. 20. Осциллограммы (*А*) и спектры (*Б*) пульсирующих звуков, генерируемых пчелами:

А1, *Б1* – пчела-сигнальщица в улье; *А2*, *Б2* – фиксированная интактная пчела; *А3*, *Б3* – фиксированная пчела с ампутированными крыльями (по Еськову, 1979)

энергии в случае генерации пчелой пульсирующий звуков (рис. 20).

Пульсирующие звуки, генерируемые пчелами, совершающими лишь небольшие движения крыльями в латеральной плоскости, порождаются деформацией торакса продольными мышцами. С их сокращением связана генерация интенсивных высокочастотных звуков. Об этом свидетельствует опережение или совпадение начала электрической импульсации в продольных мышцах с начальными фазами вибрации торакса (см. рис 19, *А*). При этом они опережают электрические колебания, возникающие в поперечных мышцах (см. рис. 19, *Б*).

ВОСПРИЯТИЕ ЗВУКОВ

В качестве линий акустического канала связи пчелы используют воздух и различные опорные субстраты. Для восприятия колебаний, распространяющихся по воздуху или через твердый субстрат, используются различные рецепторы. Они отличаются по локализации на теле, строению первичного преобразователя (приемника) звуковых колебаний и функциональной организации сенсорных структур. Роль рецепторов звуковых колебаний воздуха выполняют трихоидные сенсиллы, а рецепторов колебаний субстрата – субгенуальные органы.

ФОНОРЕЦЕПТОРНЫЕ ТРИХОИДНЫЕ СЕНСИЛЛЫ

Локализация и микроструктура. Трихоидные сенсиллы, воспринимающие звуковые колебания воздуха, располагаются латерально на голове пчелы между фасеточными глазами и затылочным швом (рис. 21). Роль первичных преобразователей звуковых колебаний воздуха выполняют волоски, подвижно (упруго) закрепленные в кутикулярных полостях (капсулах). Волоски, как правило, изогнуты. Чаще всего прогиб приходится на среднюю часть волоска. Реже он имеет волнистую форму (несколько изгибов). Плоскость максимального прогиба, проходящая через вершину и основание волоска, образует с направлением затылочного шва угол, равный или близкий 90°. Длина волосков у рабочей пчелы находится в пределах 500–900 мкм, в среднем – 640 ± 41 мкм ($Cv = 27\%$).

Поверхность волоска покрыта шиповидными выростами (остями). Их количество от вершины к основанию волоска постепенно уменьшается, а размер увеличивается. Соответственно этому увеличивается диаметр волоска. Перед входом в кутикулярную капсулу он достигает 9,7 ± 0,54 мкм ($Cv = 19\%$). У самого

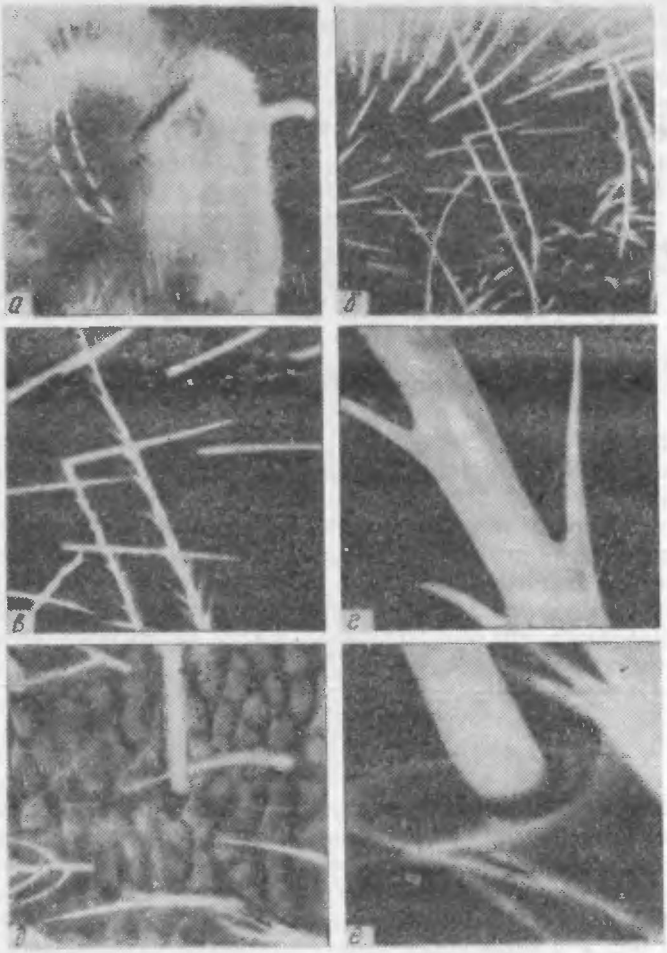


Рис. 21. Местоположение трихоидных сенсилл, воспринимающих звуковые колебания воздуха (*а*, обведено прерывистой линией), и их внешний вид (*б–е*)

входа в нее волосок зауживается, образуя шейку диаметром 5,4 ± 0,25 мкм ($Cv = 14\%$). Основание волоска размещается в капсуле (рис. 22). Она имеет булавовидную форму диаметром 9,2 ± 0,43 мкм ($Cv = 16\%$). Волосок прикрепляется к капсуле посредством сочленовной мембраны. Она начинается у основания волоска в том его месте, где открывается внутриволосковый

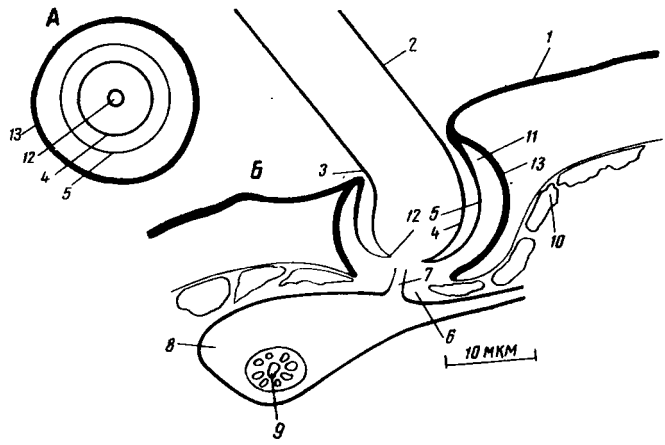


Рис. 22. Микроструктуры фонорецептора:

А – поперечный срез через центральную часть кутикулярной капсулы; *Б* – сагиттальный срез: *1* – кутикула; *2* – проксимальная часть стержня волоска; *3* – шейка; *4* – основание; *5* – сочленовная мембрана; *6* – вход в кутикулярную капсулу; *7* – дендрит нервной клетки; *8* – тело нейрона; *9* – ядро; *10* – сопутствующие клетки; *11* – полость кутикулярной капсулы; *12* – внутриволосковый канал; *13* – стенка капсулы

канал. От него мембрана поднимается ко входу в капсулу, огибая основания волоска. У входа его шейки сочленовная мембрана образует складку. Она частично выступает за пределы входа волоска в кутикулярную капсулу.

Внешней стороной сочленовная мембрана прилегает к стенкам кутикулярной полости, внутренний диаметр которой составляет 24,1 ± 1,07 мкм ($Cv = 15\%$).

В результате выпячивания кутикулы в процессе формирования волоска в дистальной части по периметру капсулы образуется кутикулярный валик. В образуемой им полости находится шейка волоска.

Отверстие валика служит проходом в полость капсулы. Форма внешнего кутикулярного валика неодинакова с разных сторон, обращенных к волоску: валик возвышается больше всего со стороны, противоположной максимальному углублению шейки волоска. Этим ограничивается угол отклонения волоска.

Сенсилла иннервируется одним биполярным нейроном, находящимся под кутикулярной капсулой (см. рис. 22). Длина клетки 23 ± 1,8 мкм ($Cv = 20\%$), ширина 9 ± 0,7 мкм

($Cv = 17\%$). Ее ядро имеет овальную форму: большой диаметр – 5,1 ± 0,23 мкм ($Cv = 10\%$), малый диаметр – 4,4 ± 0,19 мкм ($Cv = 11\%$). Дендрит рецепторной клетки входит в кутикулярную капсулу через отверстие во внутреннем (проксимальном) валике и прикрепляется к волоску, проникая через канал в его основание. Аксон чувствительной клетки, огибая внутренний валик кутикулярной капсулы, направляется вдоль стенки кутикулы (Еськов, 1986; Еськов и соавт., 1986).

Внутреннюю стенку кутикулы покрывают сопутствующие клетки. Они подобно рецепторным клеткам окрашиваются крезилвиолетом в синий цвет. По размеру эти клетки значительно мельче рецепторных (длина 5–10 мкм, ширина 1,5–3). Сопутствующие клетки отделяют рецепторную клетку от эндокутикулярного слоя и окружают дендрит в том месте, где он входит в кутикулярную капсулу. Внутрь капсулы сопутствующие клетки не проникают (см. рис. 22).

Колебания волоска. Он колеблется под действием звуков определенной частоты и интенсивности, отклоняясь от положения равновесия в фазе сжатия воздуха звуковой волной в направлении, противоположном источнику акустических колебаний. В фазе разрежения воздуха волосок отклоняется в противоположную сторону. Силы упругости сочленовной мембраны ограничивают угол отклонения волоска под действием звукового давления. С этим связано перемещение основания волоска в кутикулярной полости, где он соединяется с отростком нервной клетки.

Угол отклонения волоска от положения равновесия возрастает с увеличением интенсивности звука и зависит от его частоты. Высокочастотная граница звуковых колебаний интесивностью до 80 дБ, отклоняющих волосок на один градус, находится между 200–400 Гц. С уменьшением частоты звука при неизменной интенсивности угол отклонения волосков увеличивается, а после перехода через некоторый максимум вновь уменьшается. Низкочастотный резонансный максимум наиболее высокочастотных волосков приходится на 125–180 Гц. В этой области они отклоняются на один градус под действием звуков интенсивностью около 64 дБ. Резонансный максимум самых низкочастотных волосков находится ниже 100 Гц. На частоте 100 Гц такие волоски отклоняются на один градус под действием звуков интенсивностью не более 55 дБ.

У бумажных ос и шмелей обнаружены волоски, сходные с пчелиными по внешнему строению и местоположению на голове. У лесных ос и полевых шмелей волоски отклоняются от положения равновесия на 3–5° под действием звуков интенсивностью 75 дБ в диапазоне частот от 100 до 300 Гц (Еськов, 1975, 1975а, 1979).

Чувствительность рецептора. Ее изучали электрофизиологическим методом на рабочих особях медоносной пчелы. Электроответы рецепторов отводили стеклянными или электролитически заточенными вольфрамовыми электродами. Их вводили под основания волоска у края сочленовой мембраны. Входное сопротивление усилителя биопотенциалов на частотах до 5 кГц было не ниже 3 гОм при уровне шумов, приведенных ко входу, не более 50 мкВ.

В качестве звукового излучателя использовали акустический капсюль, к выходному отверстию которого прикреплялась металлическая трубка с внутренним диаметром 2 мм. Ее выходное отверстие находилось на расстоянии 2–5 мм от головы пчелы (Еськов, 1975).

Низкочастотные звуковые колебания, вызывающие отклонение волоска, порождают незатухающие электрические колебания (микрофонный эффект). Они совпадают с частотной вибрацией волоска. Амплитуда этих колебаний не имеет явно выраженного порога. Она градуально зависит от интенсивности звукового воздействия (рис. 23). На синусоидальные звуки интенсивностью 80 дБ в диапазоне 100–150 Гц амплитуда электрических колебаний рецептора, повторяющих форму звуковой волны, составляет 300–350 мкВ. При такой же интенсивности звукового воздействия, но с повышением его интенсивности до 300–350 Гц амплитуда непрерывных электрических колебаний, отводимых от рецептора, уменьшается в 2,5 раза ($P > 0{,}999$).

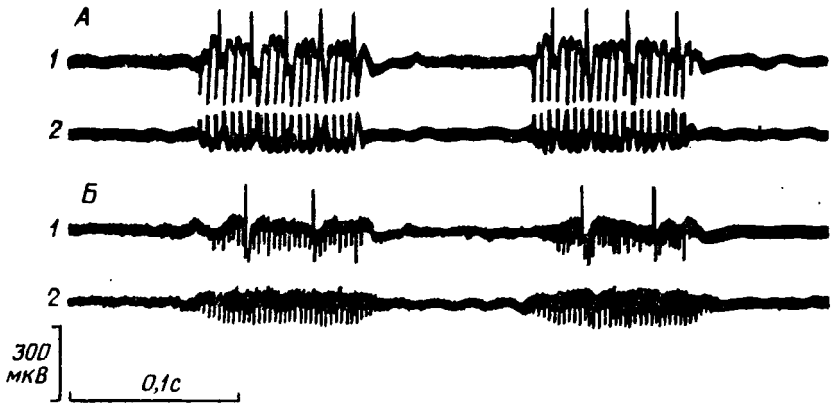


Рис. 23. Электроответы одной и той же трихоидной сенсиллы (*А1*, *Б1*) на звуки (*А2*, *Б2*) интенсивностью 80 дБ, отличающиеся по частоте (по Еськову, 1975)

Происхождеиие микрофонного эффекта и его роль в восприятии звуков не имеют пока убедительного объяснения. Относительно его происхождеиия можно предположить, что он, возможно, связан со смещениями микроструктур рецепторных элементов, побуждаемых колебаниями волоска. Если принять, что сочлеиовная мембрана обладает пьезоэлектрическими свойствами, то ее вибрации могут также вызывать электрические колебаиия, повторяющие форму звуковой волны. Независимо от природы микрофонного эффекта он вполне может иметь отношение к трансформации механических колебаний волоска в нервное возбуждение.

Нейрон отвечает генерацией импульсов на низкочастотные колебания волоска, отклоняющие его от положения равновесия не менее чем иа 1°. Спонтанной импульсации нейрона ие обнаружено. Фиксация волоска в любом положении, отличающемся от исходного (равновесного), не стимулирует нервную клетку генерировать потенциалы действия.

Амплитуда потенциалов действия, генерируемых нейроном на пороговые величины вибраций волоска, равняется 765 ± 31 мкВ ($Cv = 27\%$). Длительиость положительной части потенциала составляет 1,2 ± 0,06 мс ($Cv = 16\%$). Основанием для того, чтобы отнести эти электрические колебания к разряду потенциалов действия, служит то, что их структура не зависит от характера действующего стимула (его амплитуды и частоты). Но от структуры стимула, вызывающего колебания волоска, зависят количество импульсов в ответе нейрона, длительность интервалов между ними, латентный период, предшествующий импульсации, и скорость восстановления чувствительности сенсиллы на предшествующую стимуляцию (рис. 24).

Отличие волосков по резонансным свойствам детермииирует частотную дискриминацию сигналов равной интенсивности и длительности. В частности, трихоидные сенсиллы, волоски которых занимают по своим резонансным свойствам некоторое промежуточное положеиие между высоко- и низкочастотными, реагируют уменьшением количества импульсов в ответе с 7,2 ± 0,41 ($Cv = 14\%$) до 2,2 ± 0,20 ($Cv = 20\%$) на повышение частоты звукового стимула длительиостью 100 см со 150 до 350 Гц (см. рис. 24).

Интенсивность звукового воздействия кодируется всеми трихоидными сенсиллами в количестве и частоте следования импульсаций нейроиа. Эти показатели его активности существенно различаются при действии звуковых полей одииаковой частоты и длительности, ио отличающихся по интенсивности (см. рис. 24). Например, при повышении интеисивности периодически повторяющихся звуковых стимулов (длительность 125 мс, частота 250 Гц) с 78 до 83 дБ количество нервных импульсов в ответе

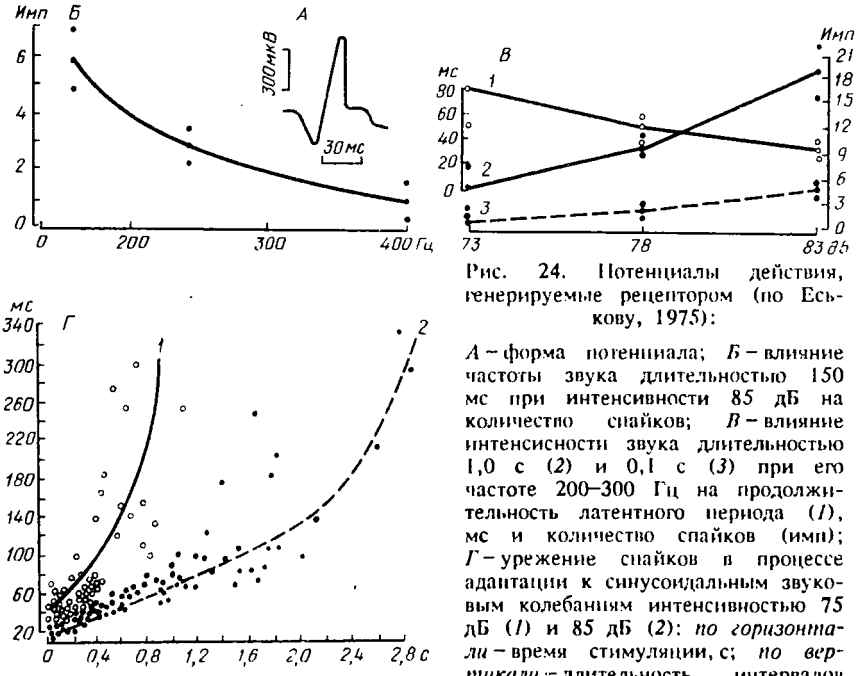


Рис. 24. Потенциалы действия, генерируемые рецептором (по Еськову, 1975):

А – форма потенциала; *Б* – влияние частоты звука длительностью 150 мс при интенсивности 85 дБ на количество спайков; *В* – влияние интенсивности звука длительностью 1,0 с (*2*) и 0,1 с (*3*) при его частоте 200–300 Гц на продолжительность латентного периода (*1*), мс и количество спайков (имп); *Г* – урежение спайков в процессе адаптации к синусоидальным звуковым колебаниям интенсивностью 75 дБ (*1*) и 85 дБ (*2*): *по горизонтали* – время стимуляции, с; *по вертикали* – длительность интервалов между спайками, мс

трихоидной сенсиллы возрастает в 1,5 раза ($P > 0{,}999$). Этому сопутствует уменьшение интервалов между импульсами: при 78 дБ они составляют 49–58 мс, при 83 дБ – 19–23 мс (рис. 25).

Продолжительность адекватных стимулов кодируется в характере урежения импульсаций (см. рис. 24, 25). При этом количество импульсов зависит от длительности стимула. С повышением длительности звукового воздействия частотой 250 Гц интенсивностью 78 дБ с 0,12 до 1,15 с количество импульсов в ответе нейрона возрастает в среднем в 6 раз (с 2 до 11–13). Увеличение же интенсивности звука, существенно влияющее на активность нейрона, незначительно меняет это соотношение. Например, при 83 дБ указанное изменение длительности звука побуждает увеличение количества импульсов в среднем в 7 раз: с 3 до 20–22 (см. рис. 25).

Время адаптации трихоидных сенсилл связано с интенсивностью и временной структурой звукового воздействия. К непрерывным звуковым колебаниям частотой 200–300 Гц при интенсивности 75 дБ рецептор адаптируется за 0,6 – 1,0 с. С уве-

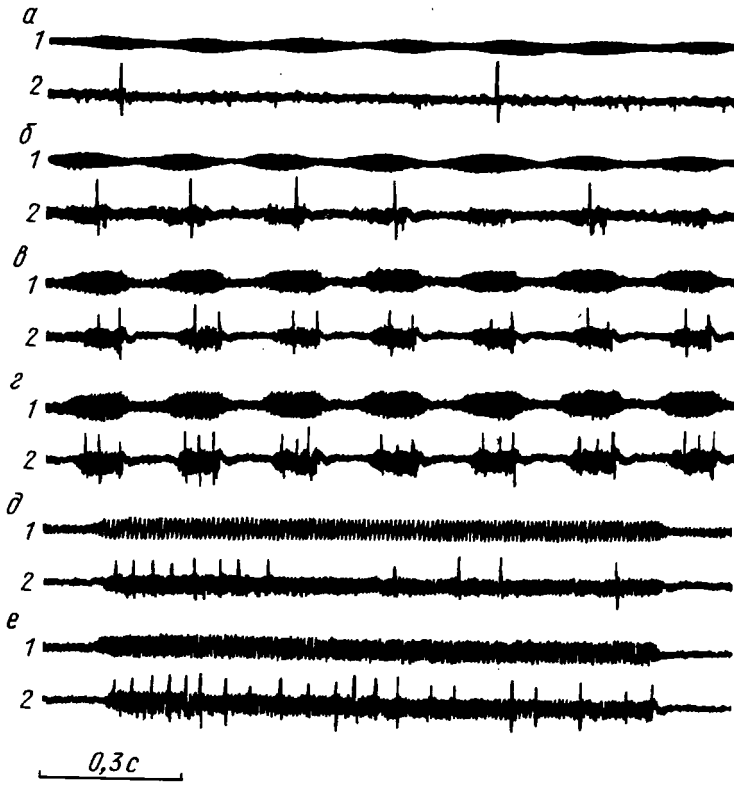


Рис. 25. Электроответы трихоидной сенсиллы (*2*) на звуковые колебания (*1*) различной интенсивности (*а* – 70 дБ; *б* – 73; *в*, *д* – 78; *г*, *е* – 83 дБ) и длительности (по Еськову, 1975)

личением интенсивности звука до 85 дБ время адаптации возрастает в 2–3 раза ($P > 0{,}999$). Зиачительную роль играет также временная структура звукового воздействия. Его подача в импульсном режиме увеличивает время адаптации (см. рис. 24).

Например, на звуковые импульсы, интенсивность которых близка к пороговой, при их длительиости 100 мс и частоте повторения 5 Гц ответ рецептора поддерживается практически в неизменной форме в течение 4–7 с. Это в 6,9 раза ($P > 0{,}999$) превосходит время адаптации к аналогичному по частоте и интенсивности звуковому воздействию, подаваемому в форме непрерывных синусоидальных колебаний.

Скорость восстановления чувствительности и продолжительность латентного периода ответа фонорецепторов находятся в обратной зависимости от интенсивности звука. После адаптации к звукам интенсивностью около 75 дБ и частоте 200–300 Гц рецептор отвечает на повторную стимуляцию не раньше чем через 0,3 с. Для возобновления ответа на сигнал интенсивностью 80 дБ эта пауза должна быть не меньше 0,6 с, т. е. в 2 раза выше ($P < 0{,}999$). Что же касается латентного периода, то его продолжительность уменьшается с 80 ± 9 ($Cv = 35\%$) до 35 ± 2 мс ($Cv = 20\%$) при увеличении интенсивности звукового воздействия частотой 250 Гц с 73 до 83 дБ (см. рис. 24, 25).

Небольшое влияние на количество импульсов в ответе рецептора оказывает температура, изменения которой укладываются в диапазоне колебаний внутриульевой и внешней, в период, когда пчелы ведут активный образ жизни. Так, на повышение температуры с 20–25 до 35–38° С количество импульсов, генерируемых рецептором на звуковой стимул длительностью 240 мс (частота звука – 250 Гц, интенсивность – 76 дБ), возрастает с $3{,}7 \pm 0{,}2$ ($Cv = 27\%$) до $4{,}5 \pm 0{,}3$ ($Cv = 35\%$).

Своеобразен ответ трихоидной сенсиллы на отгибание волоска (рис. 26). Он выражается в генерации разряда импульсов, количество которых и время импульсации зависят от угловой скорости и конечной величины угла отклонения волоска. При отклонении волоска на 15–20° со скоростью примерно 100° в секунду рецептор генерирует $9 \pm 0{,}5$ ($Cv = 19{,}5\%$) импульсов. С увеличением угла отклонения до 30–40° количество импульсов возрастает до $20 \pm 1{,}1$ ($Cv - 25\%$). Длительность пауз между импульсами в ответах на такую стимуляцию составляет $13{,}5 \pm 0{,}4$ мс ($Cv = 43\%$).

Специфическая функциональная особенность трихоидной сенсиллы состоит в том, что она отвечает генерацией импульсов только в период движения волоска: отклонения его от положе-

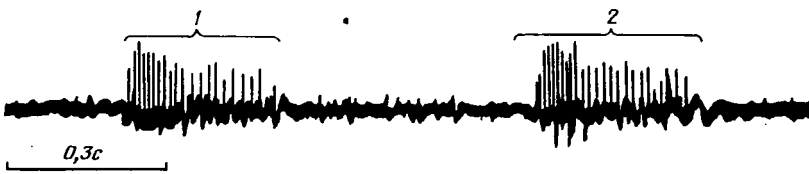


Рис. 26. Разряды спайков на отклонение волоска микропетлей:

1 – отклонение волоска от положения равновесия; *2* – возвращение в исходное положение (по Еськову, 1979)

ния равновесия или возвращения в исходное положение (см. рис. 26). Это существенно отличает ее от ветрочувствительных волосков саранчи, генерирующих импульсы в течение длительного времени после того, как волосок отклонился от положения равновесия (Свидерский, 1973). Важно также то, что трихоидные сенсиллы с волосками, отклоненными от положения равновесия путем прямого контактного воздействия или зафиксированными в положении равновесия, не реагируют на звуковые воздействия.

СУБГЕНУАЛЬНЫЕ ОРГАНЫ

Рецепторами звуковых колебаний опорного субстрата служат субгенуальные (подколенные) органы. Они локализуются на всех трех парах иог и включают 40–42 сколония. Ими называют специфически организованные сенсиллы, дистальный отросток биполярного нейрона каждой из которых заключен в кутикулярную трубку, образующую сколопоидное тельце. Его окружают обкладочная и шапочковая клетки (рис. 27).

Сколопидии прикрепляются в двух точках: вверху – к внутренней стенке голени, внизу – к стенке трахеи. Такая фиксация расширяющегося книзу субгенуального органа придает ему веерообразную форму. Благодаря этому вибрации субстрата, передаваемые голени, побуждают смещения в структурных элементах сколопидиев, что сходно с принципом регистрации вибраций акселерометром.

В результате частотная зависимость чувствительности субгенуальных органов к амплитуде смещения субстрата определяется в основном их массой.

Филогенетически субгеиуальные органы развивались в ходе специализации хордотональных органов, выполнявших исходно проприорецептивную функцию. Они контролируют деформации кутикулы (ее сжатие и растяжение). Орган, выполняющий только такую функцию, расположен в нижней части голени (см. рис. 27).

Не исключено также, что субгенуальный орган совмещает функцию проприрецептора, а другие проприорецепторы реагируют на вибрации опорного субстрата.

По данным электрофизиологических исследований (Autrum, Schneider, 1948), субгенуальные органы пчел наиболее чувствительны к колебаниям в диапазоне 1–3 кГц. Максимум чувствительности приходится на 2,5 кГц. На этой частоте электроответ зарегистрирован при амплитуде колебаний, равной 13 мкм. Он возрастает до 250–2000 мкм с понижением частоты до 400 Гц.

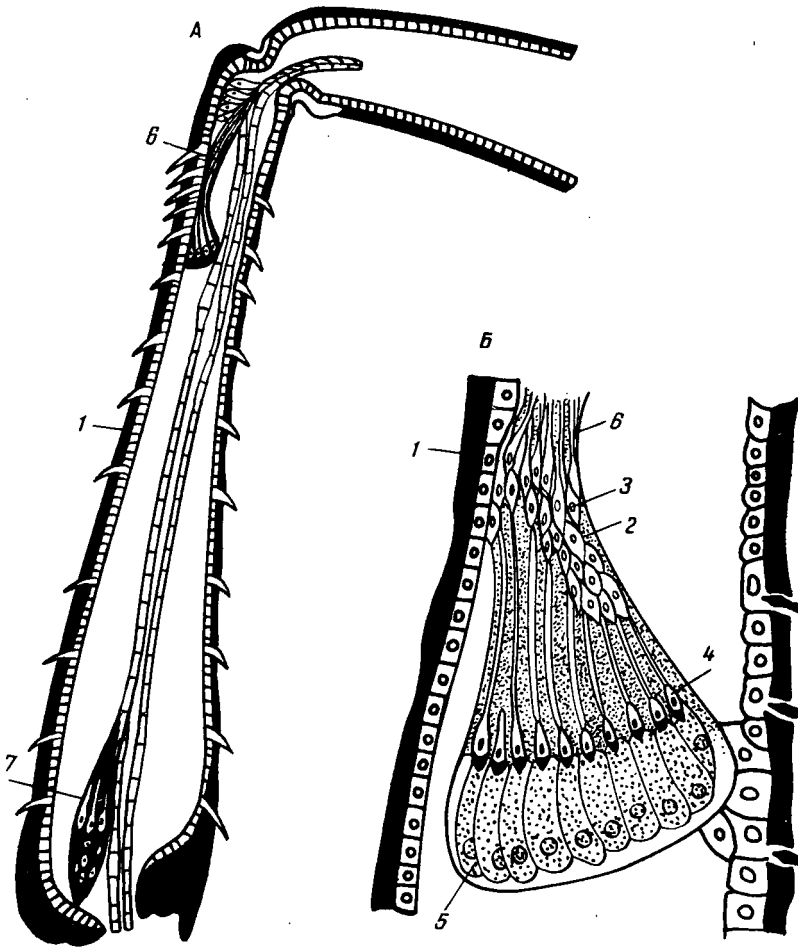


Рис. 27. Местоположение (*А*) и строение (*Б*) субгенуального органа пчелы:

1 – кутикула; *2* – чувствительная клетка; *3* – ядро чувствительной клетки; *4* – сколопоидное тельце; *5* – обкладочная клетка; *6* – аксоны; *7* – хордотональный орган (Mc Indo, 1922)

Это существенно отличается от результатов поведенческих опытов, выполненных Х. Ф. Литтлом (Little, 1962). Он контролировал чувствительность пчел к вибрациям по торможеиию их двигательной активности. Судя по этой реакции, пчелы иаиболее чувствительиы к колебаниям опорного субстрата в диапазоне 500–1000 Гц. Порог чувствительиости в этом диапазоне со-

ставляет примерно 50 мкм. При сопоставлении результатов электрофизиологических и поведенческих экспериментов следует отдать предпочтение последним. Основанием для этого служит не только несовершенство применявшегося электрофизиологического метода, в котором электроответ оценивался на слух. Изменение поведения животного на любой стимул – более важный критерий.

ГЕНЕРАЦИЯ И ВОСПРИЯТИЕ ЭЛЕКТРИЧЕСКИХ ПОЛЕЙ

МЕХАНИЗМ ГЕНЕРАЦИИ ЭЛЕКТРИЧЕСКОГО ПОЛЯ

Генерация пчелами электрических полей (ЭП) связана со свойствами покров тела нести на себе электростатический заряд. Его величину и возникиовение изучали на пчелах, содержавшихся в естественных и лабораторных условиях. Заряд измеряли электрометром с входным сопротивлением около 10^{14} Ом. Полярность и величину заряда определяли по напряжению на накопительном конденсаторе емкостью 10 000 пФ. Он включался между входом и корпусом электрометра. Минимальная величина регистрируемого заряда составляла 0,1 пКл. Для регистрации заряда к пчеле прикасались щупом электрометра, иа конце которого находился фитилек, смоченный физиологическим раствором.

У подлетающих пчел заряд измеряли также с помощью измерительной камеры. Она представляла собой металлический цилиндр, подключенный ко входу электрометра (Еськов, Сапожников, 1976).

У пчел, находящихся в улье, величина заряда может отличаться в десятки раз. В летнее время наименьшая величина заряда зарегистрирована у пассивных пчел, которые мало или совсем не передвигаются по сотам. Эти пчелы при внутригнездовой влажиости от 70 до 80% несут на себе заряд от $-1{,}8 \pm 0{,}5$ ($Cv = 111\%$) до $+2{,}9 \pm 0{,}5$ пКл ($Cv = 85\%$). Заряд иаибольшей величины (до 80 пКл) обнаружен на теле пчел-сигнальщиц. Ои имеет положительную полярность и составляет в среднем $45{,}2 \pm 4{,}3$ пКл ($Cv = 51\%$).

При одинаковом уровне двигательной активиости величина заряда зависит от свойств опорного субстрата и относительной влажности воздуха. Это обнаружено на пчелах, которые вначале проходили по заземленной металлической поверхности или находились на ней, потребляя корм, а затем перемещались по испытываемому субстрату. Оказалось, что величина заряда существенно отличалась у пчел, проходивших всего 5 см по по-

верхностям различных материалов. При 70%-ной влажности заряд пчел, проходивших по луженой жести, составлял 1,6 ± 0,1 пКл ($Cv = 39\%$), по шелковой ткани – 2,9 ± 0,4 ($Cv = 40\%$), по стеклу – 5,6 ± 0,9 ($Cv = 52\%$), по бумаге – 7,8 ± 0,8 ($Cv = 48\%$), по шерстяной ткани – 11,7 ± 1,3 ($Cv = 34\%$) и по воску – 11,4 ± 1,8 пКл ($Cv = 39\%$). С повышением влажности до 90 % величина заряда уменьшалась более чем в 10 раз. Например, после передвижения по воску заряд составлял всего 0,6 ± 0,2 пКл ($Cv = 83\%$). Во всех случаях он имел положительную полярность.

Не обнаружено влияния продолжительности полета на величину или полярность заряда, что прослежено на пчелах, посещавших кормушки с раствором сахара на расстоянии 5 и 200 м от улья. У первых он составлял + 0,98 ± 0,13 пКл ($Cv = 64\%$), у вторых – +0,96 ± 0,13 ($Cv = 68\%$). Следовательно, трение о воздух не оказывает существенного влияния на степень электризации.

Перемещение заряженной пчелы или частей ее тела порождает в окружающем пространстве колебания напряженности электростатического поля. Форма электрических колебаний, регистрируемых зондом, находящимся на расстоянии нескольких миллиметров от пчелы, зависит от его положения по отношению к движущемуся насекомому или частям его тела, меняющим пространственное положение. При однократном изменении расстояния за период возвратно-поступательного движения пчелы, ее крыльев или брюшка относительно антенны зонда ригистрируется один период колебания ЭП (рис. 28, *А*, *а*). Удвоение его частоты происхо-

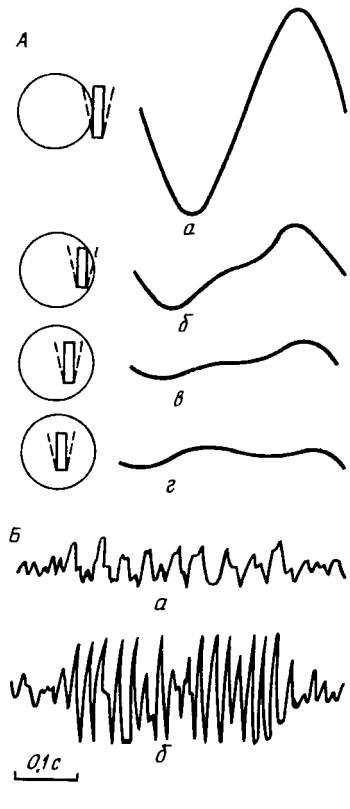


Рис. 28. Структура электрических колебаний, регистрируемых на расстоянии 0,5–1 см от заряженной пчелы или ее модели, в зависимости от положения зонда (по Еськову и Сапожникову, 1976):
А – ЭП, генерируемые колеблющейся моделью пчелы (*а* – *г* – положение зонда относительно модели); *Б* – ЭП, генерируемые пчелой-сигнальщицей; *а* – зонд у латеральной части; *б* – центр зонда над дорсальной частью пчелы

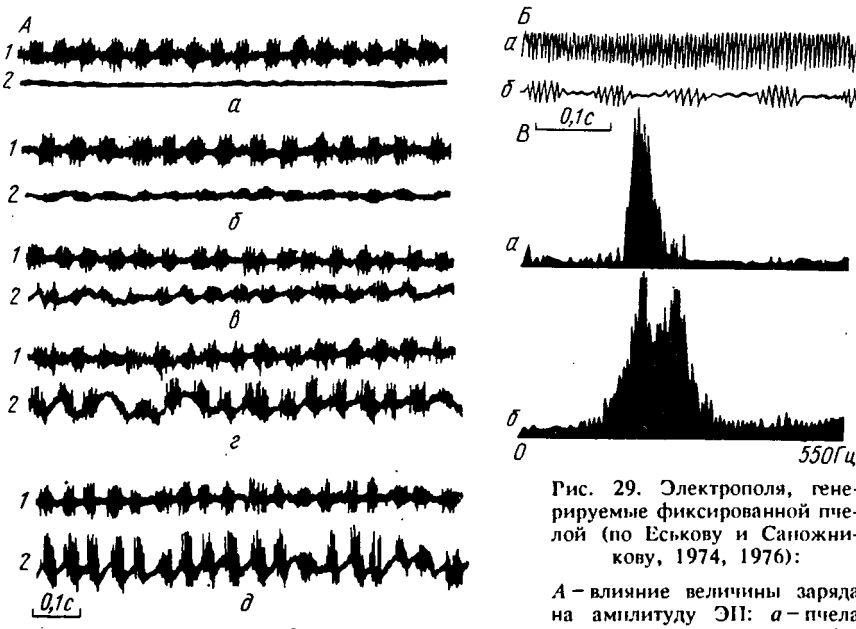


Рис. 29. Электрополя, генерируемые фиксированной пчелой (по Еськову и Сапожникову, 1974, 1976):

А – влияние величины заряда на амплитуду ЭП: *а* – пчела разряжена (заземлена); *б* – пчела заряжена до 15 пКл; *в* – заряжена до 30; *г* – до 60; и *д* – 100 пКл; *1* – звук; *2* – ЭП; *Б* – осциллограммы ЭП, регистрируемые зондом, расположенным над пчелой; *а* – пчела, машущая крыльями (пытается взлететь); *б* – пчела, совершающая крыльями небольшие латеральные движения, сопутствующие звуковым пульсациям; *В* – спектры ЭП (обозначения те же, что и на *Б*)

дит, когда за один период колебательного движения дважды меняется расстояние по отношению к зонду. Это происходит в том случае, если пчела, совершающая возвратно-поступательные движения, находится под центром продольной оси зонда (рис. 28, *А, г*). Форма регистрируемых колебаний отличается от синусоидальной, когда пчела находится между центром и периферической частью антенны зонда (рис. 28, *А, б, в*).

Поскольку генерация звуков сопряжена с движением крыльев, то этому процессу обычно сопутствуют электрические колебания. Их величина зависит от заряда пчелы и амплитуды колебаний крыльев (рис. 29). На расстоянии 1 см от пчелы, машущей крыльями, например аэрирующей гнездо, напряженность ЭП составляет $0{,}52 \pm 0{,}10$ В/см ($Cv = 11\%$), а над пчелой, генерирующей пульсирующие звуки, всего $0{,}19 \pm 0{,}05$ В/см ($Cv = 41\%$). С увеличением заряда на теле пчелы, генерирующей пульсирующие звуки, с 15 до 100 пКл амплитуда ЭП увеличивается в 2,3 раза ($P > 0{,}999$). При этом спектры звуков и ЭП совпадают (см. рис. 20, 29).

Один из механизмов восприятия ЭП основан на притяжении или отталкивании под действием кулоновских сил механорецепторных органов, реагирующих на смещение. Под действием низкочастотных ЭП колеблются волоски трихоидных сенсилл, расположенные на голове и выполняющие роль фонорецепторов, а также антенные. Отклонение волосков в ЭП может, по-видимому, восприниматься как адекватное звуковое воздействие. Колебания антенн, вероятнее всего, воспринимаются джонстоновыми органами.

Колебания волоска трихоидной сенсиллы. Возбуждение колебаний волоска в ЭП зависит от его формы, амплитуды, частоты и продолжительности действия. Немаловажное значение имеет местоположение волоска на голове, а также ее ориентация по отношению к плоскости электродов. При этом траектория колебаний кончика волоска может изменяться от прямолинейной до эллипсоидальной, что зависит от вектора напряженности ЭП, действующего на волосок. В случае эллипсоидальной траектории ее амплитуда в плоскости изгиба в 2–3 раза выше, чем в перпендикулярном ему направлении. Поскольку направления изгибов не имеют строгой упорядоченности, смежные волоски могут колебаться в разных направлениях.

Влияние напряженности поля на амплитуду колебания волоска фонорецептора прослежено при частоте 20 Гц. Угол между продольной осью волоска и вектором напряженности составлял 45°. Установлено, что амплитуда колебания волоска имеет квадратичную зависимость от напряженности, если она находится в пределах 50–500 В/см (рис. 30). Например, при напряженности 50 В/см волосок отклоняется на $0{,}2 \pm 0{,}1°$ ($Cv = 129\%$), при 200 В/см – на $0{,}8 \pm 0{,}1°$ ($Cv = 53\%$) и при 500 В/см – на $4{,}9 \pm 0{,}3°$ ($Cv = 17\%$).

Изменение частоты поля от 1 до 3000 Гц при одинаковой напряженности слабо влияет на амплитуду колебаний волоска. Она уменьшается всего в 1,2–1,5 раза с повышением частоты от 10–80 до 500 Гц.

У некоторых волосков наблюдается слабый резонансный максимум на частотах 10–80 Гц.

На амплитуду колебаний волоска влияет величина угла между вектором напряженности поля и продольной осью волоска, а также расстояние до электрода. При напряженности 500 В/см в ЭП частотой 20 Гц амплитуда отклонений волоска достигает максимума, когда этот угол равен 45°. С уменьшением угла отклонения до 0° амплитуда колебаний волоска снижается на 40%, а при угле отклонения 90° колебания полностью затухают (см. рис. 30). С приближением к одному из электродов головы

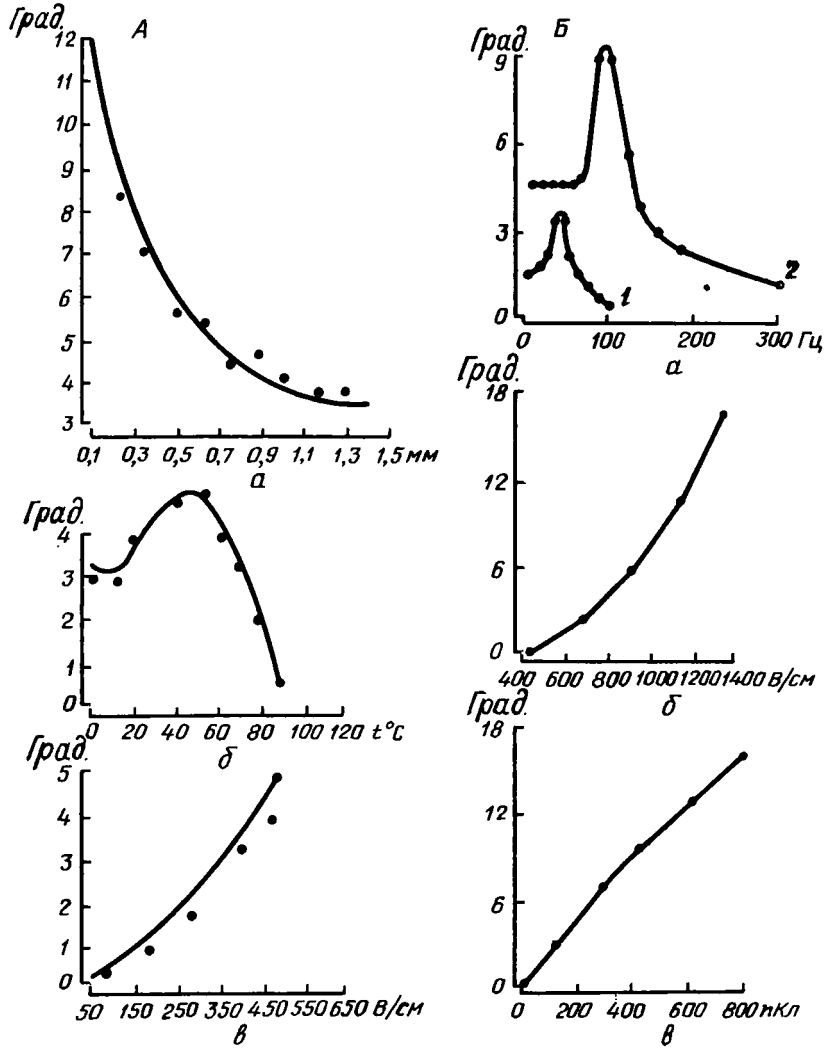


Рис. 30. Амплитуда колебаний волоска трихоидиой сенсиллы и антеины в ЭП:

А – угол отклонения волоска в ЭП частотой 20 Гц, напряжениостью 500–550 В/см в зависимости от расстояиия до электрода (*а*), ориентации по отиошению к вектору поля (*б*) и его напряжеиности (*в*) (по Еськову и Мироиову, 1989); *Б* – угол отклонеиия антенны: *а* – пчела разряжена (*1*) и заряжена (*2*) до 300 пКл; напряженность ЭП 950 В/см; *б* – частота ЭП 50 Гц, пчела разряжеиа; *в* – частота ЭП 100 Гц, напряжениость 950 В/см (по Еськову и Сапожникову, 1976)

с колеблющимися волосками их амплитуда возрастает. Например, с уменьшением расстояния между электродом и кончиком волоска с 1,30 до 0,13 мм амплитуда его колебаний в ЭП частотой 20 Гц при напряженности 550 В/см увеличивается более чем в 3 раза (см. рис. 30).

Важно отметить, что при неизменной напряженности и частоте поля, а также одинаковом положении головы относительно электродов характер колебаний волоска постепенно изменяется. Это четко прослеживается лишь при относительно большой амплитуде колебаний волоска (выше 10°) на частотах не ниже 100 Гц. В частности, при относительной влажности воздуха в пределах 40–60% (температура 20 ± 2° С) в течение 10–15 мин амплитуда колебаний волоска возрастает более чем в 2 раза. Одновременно происходит 2-кратное уменьшение частоты. Десятиминутная ионизация воздуха в зоне локализации волоска униполярным ионизатором, создающим около 10^6 отрицательных ионов /см^3, приводит к увеличению амплитуды его колебаний на 2–6%. Это позволяет заключить, что колеблющийся волосок незначительно электризуется трением о воздух.

Минимальная напряженность ЭП, отклоняющего волосок на 1°, составляет 200–250 В/см. Это происходит в том случае, если индивидуально изолированная пчела находится в однородном поле. Рост неоднородности ЭП с приближением волоска к электроду побуждает такое же его отклонение при меньшей напряженности поля. Согласно методу зеркальных изображений, к такому же результату может привести сближение в ЭП двух пчел. В таком случае для отклонения волоска на 1° достаточно 70–100 В/см (Еськов, Миронов, 1990, 1990а). Поскольку такого отклонения волоска достаточно для возбуждения рецептора (Еськов, 1975), то порог чувствительности одной изолированной пчелы к ЭП составляет 200–250 В/см, а двух со сближенными головами, например во время трофического контакта, – 70–100 В/см.

Колебания антенн. Антенны погибших или анестезированных пчел притягиваются к наэлектризованному диэлектрику, несущему на себе заряд любого знака. Живые пчелы, напротив, отводят антенны от наэлектризованных тел, причем тем сильнее, чем ближе заряженное тело и (или) выше его заряд. В отличие от этого приближаемое к пчелам незаряженное тело они ощупывают (прикасаются) антеннами.

Антенны могут воспринимать также относительно быстрые изменения напряженности ЭП. Частота ЭП, вызывающая максимальное отклоненне антенн незаряженной пчелы, составляет около 50 Гц. У пчелы, заряженной любым знаком, эта частота, побуждающая максимальное отклонение антенн, вдвое выше, чем у незаряженной (см. рис. 29). Отмеченная особенность анало-

гична удвоению частоты колебаний незаряженного проводника по отношению к частоте воздействующего на него ЭП.

Амплитуда колебаний антенн в ЭП одной и той же частоты связана с напряженностью поля. При его частоте 50 Гц и напряженности 700 В/см антенна незаряженной пчелы отклоняется примерно на 3°, при 950 В/см – на 6°, при 1200 В/см – на 12 и при 1350 В/см – на 18°. С увеличением заряда тела пчелы угол отклонения антенны под действием ЭП одной и той же частоты возрастает. В ЭП напряженностью 950 В/см антенны отклоняются примерно на 3, 10, 15, 18° с ростом заряда пчелы соответственно до 150, 400, 600 и 800 пКл (см. рис. 29).

ОРИЕНТАЦИЯ В ГРАВИТАЦИОННОМ И ГЕОМАГНИТНОМ ПОЛЯХ

РЕЦЕПТОРЫ РАВНОВЕСИЯ

Восприятие направления действия гравитационной силы пчелы воспринимают трихоидными сенсиллами, расположенными на переднегруди у основания брюшка и других местах сочленения различных частей тела. Они тем сильнее давят на волоски, чем больше отклонена от положения равновесия опирающаяся на них та или иная часть тела. Среди трихоидных сенсилл, выполняющих у пчел функцию рецепторов равновесия, детальнее всего изучены те из них, которые локализуются в зоне сочленения головы с грудью (Thurm, 1962, 1963). Здесь они располагаются веерообразно на внутренних сторонах отростков (осевых кончиках) переднегруди, которыми она соединяется с головой (рис. 31).

Микроструктура рецепторов равновесия. Длина волосков трихоидных сенсилл находится в пределах от 25 до 150 мкм. Их диаметр у основания составляет 2–5 мкм. Расстояние между волосками колеблется от 6 до 15 мкм. Каждый волосок прикрепляется к каналу в кутикулярной полости посредством сочленовной мембраны толщиной 1–2 мкм. Диаметр канала – от 5 до 7 мкм. При отклонении волоска дистальная часть канала в месте прикрепления волоска деформируется, увеличиваясь в плоскости его наклона до 10 мкм (см. рис. 31).

Сенсилла иннервируется одним биполярным нейроном. Тело нейрона размещается под кутикулярным каналом на расстоянии 30–40 мкм от его проксимальной части. Размер клетки около 15 × 30, ядра – 6 × 11 мкм. Аксон направляется в первый грудной ганглий, а дендрит диаметром около 1 мкм проходит через кутикулярную полость к основанию волоска.

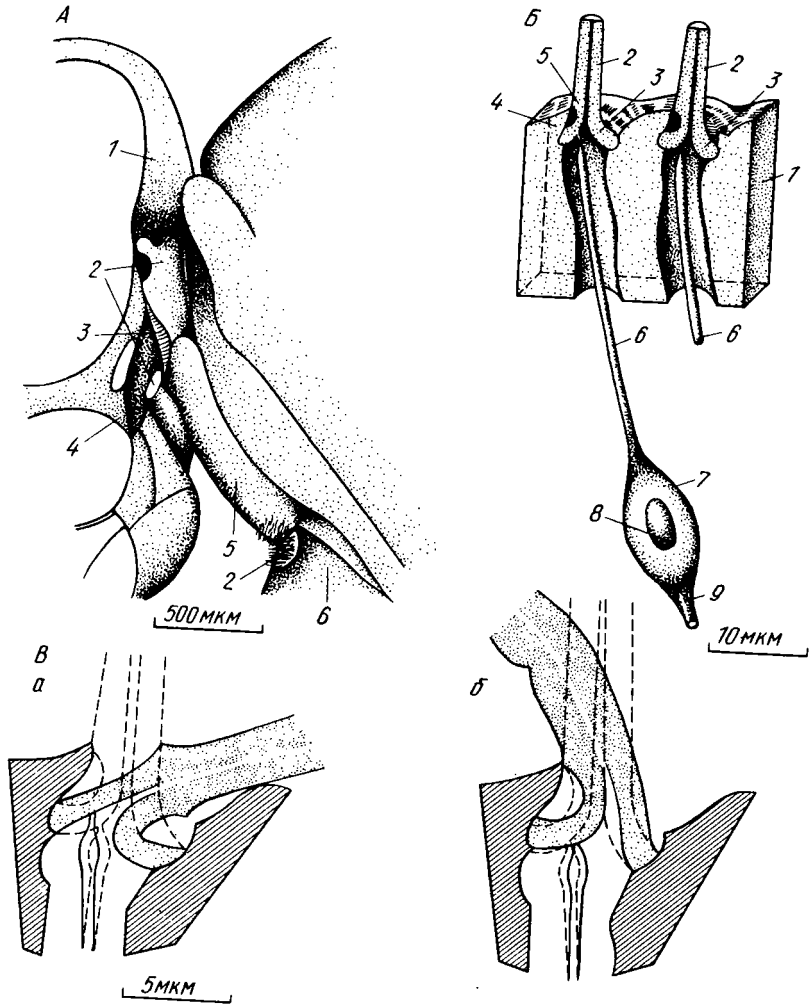


Рис. 31. Местоположение и микроструктура рецепторов равновесия (по Thurm, 1963):

А – локализация шейных рецепторов: *1* – головная капсула; *2* – шея; *3* – поле щетинок; *4* – хитиновая защелка; *5* – плейрит переднегруди (эпистернум); *6* – тазик передней ноги; *Б* – микроструктура сенсиллы (продольный срез вдоль отростка плейрита переднегруди): *1* – кутикула отростка плейрита; *2* – волосок; *3* – сочленовная мембрана; *4* – кутикулярный валик; *5* – выступ волоска; *6* – дендрит; *7* – тело нейроиа; *8* – ядро; *9* – аксон; *В* – изменение положеиия места прикрепления дендрита при отклонении волоска вдоль продольной оси отростка переднегруди (*а*) и в противоположную сторону (*б*)

Отклонение волоска соприкасающейся с ним поверхностью головы или шеи деформирует сочленовную мембрану. Прогибаясь, она давит на окончание дендрита. В результате место прикрепления волоска опускается в глубь кутикулярной полости. Вслед за прекращением действия силы, отклоняющей волосок, он за счет упругости возвращается в исходное положение. Отклонение волоска в противоположную сторону ограничивается выступом у основания волоска. Он упирается в верхний край валика, возвышающегося над входом в кутикулярный канал. В случае прогибания волоска в эту сторону место прикрепления дендрита к сочленовной мембране почти или совсем не опускается (см. рис. 31).

Чувствительность рецепторов. Ее изучали электрофизиологическим методом (Thurm, 1962, 1963). Обнаружены две различные формы электроответов на отклонение волоска: одна из них представляет собой изменение рецепторного потенциала, другая – весьма специфические пульсации. Рецепторный потенциал имеет отрицательную полярность, а пульсации напоминают по форме потенциалы действия. Но в отличие от них структура этих пульсаций меняется в ходе адаптации рецептора и в зависимости от интенсивности стимула (рис. 32).

Амплитуда рецепторного потенциала, градуально зависящая от угла отклонения волоска, может достигать 27 мВ. Потенциал достигает максимального значения примерно через 3 мс после действия стимула. В течение последующих 20–30 мс после отклонения волоска амплитуда рецепторного потенциала уменьшается примерно на 30% (см. рис. 32). В ходе адаптации рецептора она постепенно понижается и возвращается к исходному уровню после прекращения действия силы, отклоняющей волосок от положения равновесия.

Частота следования импульсов, подобно амплитуде рецепторного потенциала, резко возрастает после отклонения волоска, а затем в течение 1–2 мин устанавливается на довольно постоянном уровне, который может сохраняться в течение нескольких часов. Например, с увеличением угла наклона волоска, отогнутого исходно на 30°, частота пульсаций за 10 мс возрастает примерно с 40 до 180 Гц, а через 1–1,5 мин устанавливается в пределах 70–73 Гц. Последующее отклонение волоска вызывает сходные изменения электроответа (см. рис. 32). С частотой пульсаций коррелирует амплитуда и продолжительность импульса. С повышением частоты их следования от 60 до 120 Гц амплитуда импульсов возрастает в среднем с 0,8 до 1,7 мВ, а продолжительность их положительной части – с 0,7 до 1,9 мс.

Амплитуда и частота следования импульсов возрастают с увеличением угла отклонения волоска. При увеличении его на-

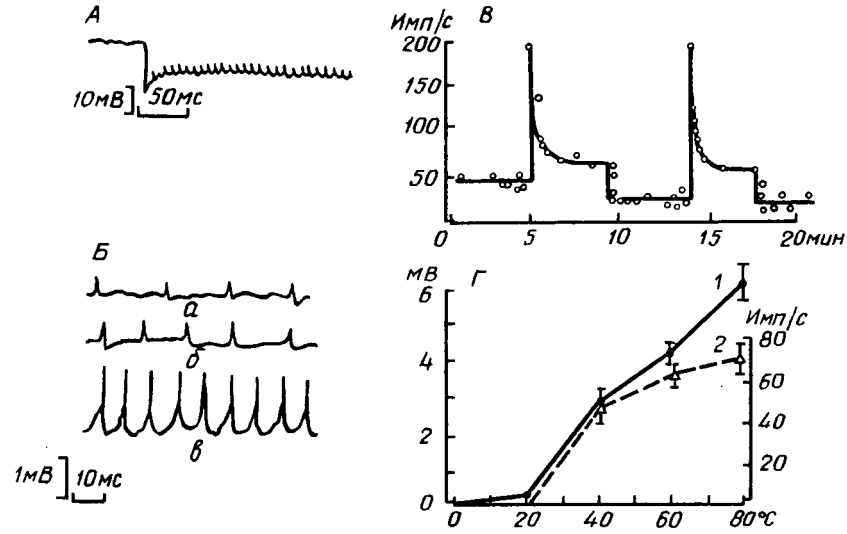


Рис. 32. Электрооответы рецептора равновесия на отклонение волоска (по Thurm, 1963):

А – начальная фаза электроответа; *Б* – фрагменты (*а* – *в*) изменения импульсации после отклонения волоска; *В* – изменение частоты пульсаций на два следующих друг за другом отклонения волоска (исходно волосок отклонен на 30°); *Г* – связь между увеличением угла наклона волоска, амплитудой (*1*) и частотой (*2*) пульсаций

клона с 20 до 80° амплитуда импульсов в стабилизировавшемся режиме пульсаций (через 7 с) возрастает в среднем на 6,2 мВ, а частота – на 75 Гц (см. рис. 32). Она возрастает примерно в 4 раза при увеличении угла отклонения волоска с 20 до 70°. Дальнейшее увеличение угла наклона незначительно влияет на частоту пульсаций.

У рецепторов выраженная дирекциональная чувствительность. Она максимальна, когда волосок отклоняется вдоль продольной оси отростка переднегруди в сторону, противоположную упору, что соответствует максимальному давлению на окончание дендрита. Достоверных различий по чувствительности не обнаружено при изменении этого направления в ту или другую сторону на 15°.

С изменением направления на 90° чувствительность уменьшается примерно на 75%. Рецептор совсем не реагирует на отклонение в сторону упора.

Чувствительность рецепторов зависит от температуры среды. Ее влияние возрастает с увеличением давления на волосок. При

относительно небольшом отклонении, побуждающем в установившемся режиме при 25° С генерацию 20–50 импульсов в секунду, частота их следования при 35° возрастает в среднем в 1,3 раза. С увеличением угла отклонения волоска, побуждающего 70–80 пульсаций в секунду, их частота в таком же диапазоне температур изменяется в 1,9 раза.

ОНТОГЕНЕЗ ПРИ РАЗНЫХ ПОЛОЖЕНИЯХ ТЕЛА ПО ОТНОШЕНИЮ К ВЕКТОРУ ГРАВИТАЦИОННОЙ СИЛЫ

В нормальных условиях продольная ось тела рабочих пчел и трутней к началу стадии предкуколки ориентируется в горизонтальной плоскости или слегка отклоняется от нее вверх. Голова же развивающейся матки, начиная с этой стадии, поворачивается книзу. В маточниках на боковых частях сотов, которые сооружаются после потери матки, развивающиеся куколки могут быть отклонены от вертикального положения до 30–40°. Влияние положения развивающихся рабочих пчел и трутней на ход их морфогенеза прослежено со стадии предкуколки (после запечатывания ячеек), а положения маток – с различных личиночных возрастов. Пчел, трутней и маток после запечатывания ячеек инкубировали в термостате при температуре 34°.

Рабочие пчелы и трутни. Все они, независимо от ориентации сотов, заканчивали развитие выходом из ячеек. Судя по размерам экзоскелета, ориентация развивающихся пчел и трутней по отиошению к вектору гравитационной силы не оказывает существенного влияния на ход их морфогенеза. Размеры 1-го правого крыла и количество зацепок практически совпадали у особей, развивавшихся в различных положениях. У пчел, развивавшихся головой вниз, обнаружено уменьшение длины хоботка в среднем на 1,3 и 3,1% по отношению к контролю, а ширина 3-го тергита увеличивалась на 0,9 и 2,7% (табл. 3). У трутней, развивавшихся головой вверх, длина хоботка уменьшилась на 3,9%, ширина 3-го тергита – на 4,2%.

Рассмотренные признаки, изменившиеся в зависимости от ориентации, характеризуются слабой вариабельностью. Они меняются примерно в таких же пределах в случае развития пчел в экстремальных зонах витального для постэмбрионального периода диапазона температур (Еськов, 1983). В отличие от этого довольно высокой вариабельностью отличается дискоидальное смещение жилок кубитальной ячейки переднего крыла. В контроле отрицательное дискоидальное смещение было у 14,4% особей, положительное – у 28,0 и нулевое – у 57,6%. Развитие в вертикальной плоскости повлияло на увеличение представительства особей с отрицательным смещением в среднем в 1,8 раза. Их

3. Развитие рабочих пчел и трутней со стадии предкуколки при разных направлениях продольной оси тела к вектору гравитационной силы

Анализируемые признаки в двух вариантах опыта	Продольная ось тела ориентирована					
	параллельно горизонтали (контроль)		перпендикулярно горизонтали (головой вверх)		перпендикулярно горизонтали (головой вниз)	
	$M \pm m$	Cv, %	$M \pm m$	Cv, %	$M \pm m$	Cv, %
Рабочие пчелы						
Длиина 1-го правого крыла, мм:						
$n = 66$	9,1±0,16	1,4	9,2±0,14	1,3	9,2±0,19	1,6
$n = 55$	9,2±0,19	1,6	9,2±0,19	1,6	9,3±0,22	1,4
Ширина 1-го правого крыла, мм						
$n = 66$	3,1±0,04	0,7	3,1±0,04	0,7	3,1±0,04	0,6
$n = 55$	3,1±0,05	0,8	3,1±0,04	0,6	3,2±0,06	0,7
Длина 2-го правого крыла, мм						
$n = 66$	6,5±0,03	0,9	6,5±0,03	0,9	6,5±0,03	0,9
$n = 55$	6,6±0,03	0,9	6,5±0,02	0,7	6,7±0,03	0,6
Длина 3-го тергита, мм:						
$n = 66$	2,31±0,026	0,6	2,32±0,028	0,6	2,34±0,032	0,7
$n = 55$	2,36±0,030	0,6	2,32±0,025	0,5	2,38±0,031	0,5
Ширина 3-го тергита, мм:						
$n = 66$	4,70±0,033	1,4	4,76±0,022	0,6	4,83±0,026	1,1
$n = 55$	4,79±0,037	1,4	4,71±0,032	1,2	4,83±0,036	1,2
Длина хоботка, мм						
$n = 66$	6,33±0,075	2,4	6,30±0,076	2,6	6,14±0,086	2,9
$n = 55$	6,20±0,097	2,9	6,22±0,064	1,9	6,12±0,089	2,2
Количество зацепок:						
$n = 66$	22,0±0,30	11,4	22,6±0,24	9,1	22,6±0,19	7,0
$n = 55$	20,1±0,23	8,6	20,1±0,28	9,6	20,1±0,37	11,3
Трутни						
Длиина 1-го правого крыла, мм	11,6±0,72	3,3	11,9±0,72	3,2	11,6±0,63	3,3
Ширииа 1-го правого крыла, мм	3,8±0,09	0,8	3,9±0,10	1,0	3,9±0,10	1,0
Длина 2-го правого крыла, мм	7,9±0,12	2,0	8,0±0,11	2,1	7,9±0,10	1,9
Длина 3-го тергита, мм	3,01±0,074	0,9	3,01±0,057	0,7	2,98±0,058	0,7

Продолжение

Анализируемые признаки в двух вариантах опыта	Продольная ось тела ориентирована					
	параллельно горизонтали (контроль)		перпендикулярно горизонтали (головой вверх)		перпендикулярно горизонтали (головой вниз)	
	$M \pm m$	Cv, %	$M \pm m$	Cv, %	$M \pm m$	Cv, %
Ширина 3-го тергита, мм	6,53±0,078	1,7	6,26±0,060	1,5	6,42±0,67	1,6
Длина хоботка, мм	3,89±0,73	2,6	3,74±0,048	1,9	3,87±0,052	2,1
Число зацепок на 2-м крыле	19,6±0,29	8,1	20,0±0,28	8,9	20,7±0,27	7,9

было среди пчел, развивавшихся вверх головой, 25,4%, вниз головой – 25,5%. При этом количество пчел с положительным дискоидальным смещением крыла уменьшилось соответственно до 28,0 и 22,7%.

Матки. Их выращивали на рамке-штативе в безматочных семьях. К его планкам прикрепляли полоски сотов с личинками 1 – 1,5-дневного возраста. Полоски размещались на верхней, боковой и нижней сторонах планок. Личинки, находившиеся на нижней стороне, были ориентированы так, как обычно семья выращивает маток в период подготовки к роению (контроль). На боковой стороне они были отклонены от этого положения на 90° и на верхней – на 180°.

Из личинок, укрепленных на нижней стороне планки, пчелы выращивали до стадии имаго 72–86% маток. Маточники имели форму, подобную роевым. На боковой стороне планки маточники были изогнуты книзу. Они напоминали по внешнему виду маточники, отстраиваемые на соте при потере семьей матки. В них до стадии имаго развивалось 68–79% личинок. В ячейках, повернутых вверх, пчелы уничтожали 63–88% личинок. Среди оставшихся в 61–74% ячеек развивались рабочие пчелы. Пчелиные ячейки достраивались до обычной величины (рис. 33). Отстраиваемые маточники пчелы отклоняли книзу (рис. 33, 34). Угол их наклона составлял 14–27°.

Влияние изменения ориентации личинок, после того как они некоторое время прожили на диете маток, изучали в других опытах. В них использовали восковые мисочки, в которые переносили 1–1,5-дневных личинок. Они в течение 24–36 ч развивались в нормальном вертикальном положении. Затем одну часть планок оставляли в прежнем положении (контроль), вторую поворачивали на 90°, третью – на 180°. На контрольных планках до стадии имаго развивались все личинки, из которых

пчелы в течение 24–36 ч от начала опыта приступили к выращиванию маток. На планках, повернутых на 90°, число развивавшихся маток уменьшалось к стадии имаго на 12–33%. Форма маточников в ходе их отстройки вытягивалась книзу. Некоторые маточники достраивались почти под прямым углом к начальному направлению. Такие маточники приобретали Г-образную форму (см. рис. 34). В 31–39% маточников, перевернутых кверху (на 180°), пчелы уничтожали личинок. Направление строительства оставляемых маточников, как правило, слабо менялось. Обычно они слегка наклонялись в ту или другую сторону (см. рис. 33). Но эти маточники достраивались меньше, чем контрольные. После запечатывания длина контрольных маточников составляла 26,7 ± 0,29 мм ($Cv = 4,9\%$), а перевернутых на 180° – 16,1 ± 0,51 мм ($Cv = 8,3\%$). Несмотря на запечатывание таких маточников, ни в одном из них матки не развивались до стадии имаго. Все они погибали на стадии предкуколки, хотя в ячейках имелось маточное молочко. До стадии имаго матки развивались только в маточниках, которые были отклонены в ходе достройки книзу, что наблюдалось только в тех случаях, когда ячейки с личинками были повернуты вверх или вбок сразу же после помещения в безматочную семью. Следовательно, матки могут развиваться лишь в том случае, если продольная ось их тела находится под углом к горизонтали, а голова отклонена киизу.

МАГНИТНАЯ ВОСПРИИМЧИВОСТЬ

Еще М. Фарадей (1845 г.) обнаружил, что многие вещества биологического происхождения (кость, высушенная мышечная ткань, кожа и др.) обладают магнитной восприимчивостью. Она выражается в изменении механической силы, действующей на объект, помещениый в неоднородное магнитное поле (МП). Вещества, притягивающиеся к магниту, были названы парамагнитными (от para – вдоль, около), отталкивающиеся – диамагнитными (от dia – поперек). Сила, действующая на тело, помещенное в МП, зависит от общего содержания веществ, обладающих магнитными свойствами. Например, парамагнитными свойствами обладает кислород, калий, алюминий; ферромагнитными – железо, кобальт, марганец, хром; диамагнитными – серебро, свинец, медь и др.

Диамагнитные вещества намагничиваются в направлении, обратном действующему полю, ослабляя его. У парамагнитных веществ положительная магнитная восприимчивость. У первых она немного меньше единицы, у вторых – больше единицы. В отличие от диа- и парамагнитиых веществ ферромагнитные обладают

очень высокой намагничиваемостью. Их магнитная восприимчивость достигает нескольких десятков, а иногда тысяч единиц. Поэтому ферромагнитные вещества могут намагничиваться в одинаковом магнитном поле сильнее, чем диа- и парамагнитные, в сотни тысяч раз. К особенностям ферромагнитных веществ относится также то, что они сохраняют магнитное поле после прекращения намагничивания.

Ферромагнитными свойствами обладает магнетит. Он обнаружен в виде кристаллов в клетках магнитотаксических бактерий

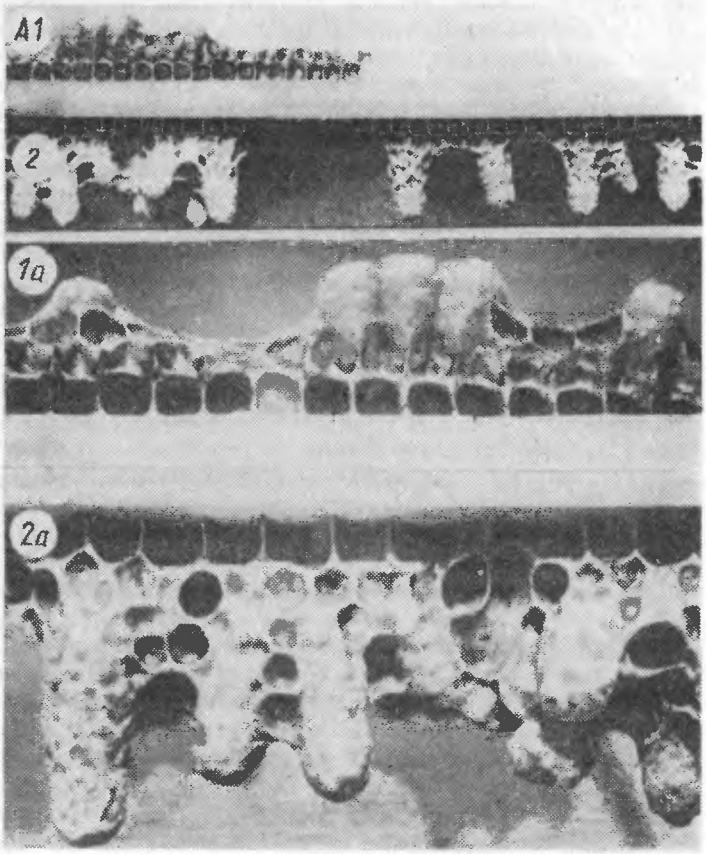
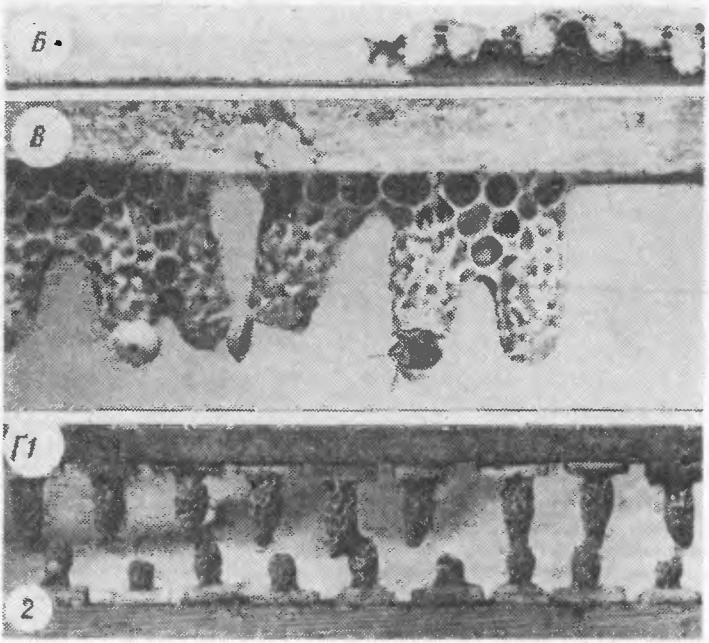


Рис. 33. Отстройка пчелами безматочных семей ячеек с диплоид
вектору гравита

А – ячейки рабочих пчел на верхней поверхности планки (*1*) и соответственно); *Б* – маточники, отстроенные на верхней сторо планки; *Г* – маточники, отстроенные на восковых мисочках: нуты через 36 ч после начала по

(Frankel et al., 1979; Balkwill et al., 1980). Изолированные кристаллы обладают сильным остаточным магнетизмом, который составляет $9 \cdot 10^{-4}$ электромагнитной единицы на 1 г сухого вещества. Для кристаллов характерна доменовая структура (спонтанная намагниченность ограничена небольшими областями, которые ориентированы друг к другу так, что в целом ферромагнетик оказывается немагнитным; эти области называют доменами). Цепочки магнетита образуют в цитоплазме бактерий магнитный диполь с моментом, равным сумме моментов всех кристаллов. Эти образования выполняют функцию биомагнитного компаса, благодаря которому бактерии ориентируются в магнитном поле. Для этого достаточна напряженность 8 А/м (Frankel, Blakemoze, 1980). Предпринимавшиеся попытки размагничивание магнитотаксических бактерий не имели успеха. Это позволяет считать магнитный диполь бактерии одним доменом.



ными личинками в зависимости от ориентации по отношению к ционной силы:

маточники на нижней (*2*) и их увеличенные фрагменты (*1а* и *2а* не планки; *В* – выход маток из маточников на нижней стороне *1* – мисочки оставлены в исходном положении; *2* – были перевер- лучения личинками маточной диеты

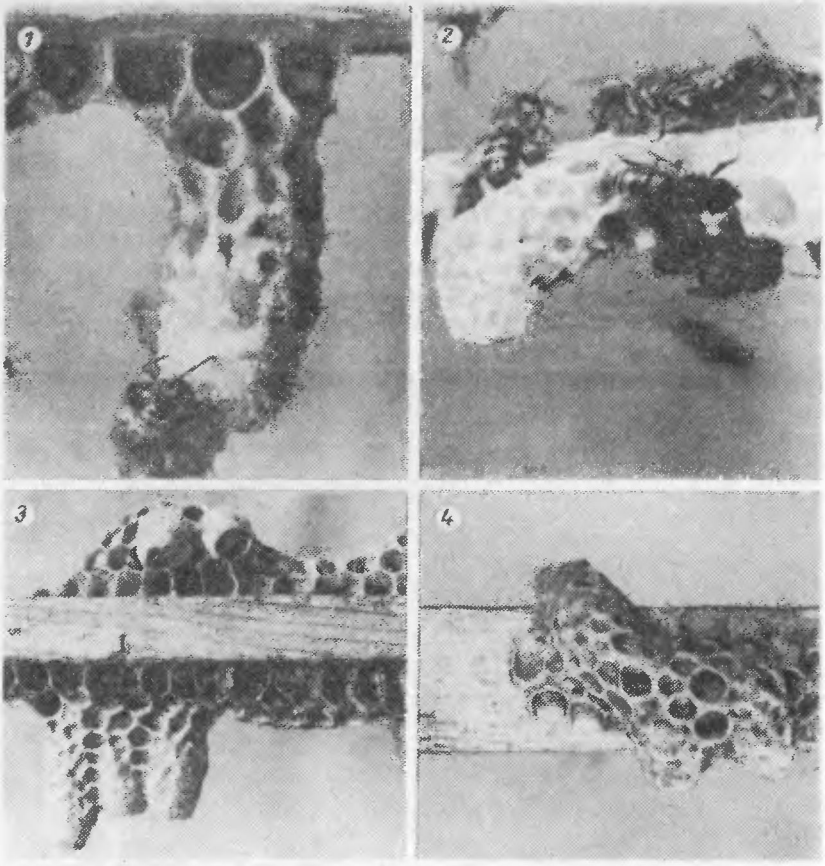


Рис. 34. Измененне формы маточников в связи с их ориентацией по отношенню к вектору гравитационной силы:

1 – ячейка обращена книзу (нормальное положение); *2* – после начала отстройки маточника планка повернута на 90° (в горизонтальное положение); *3* – маточники, отстроенные на верхней и нижней стороне планок на основе ячеек сотов с 1–2-дневными личинками; *4* – маточникн на верхней стороне планки (вид сверху)

Способность птиц ориентироваться в магнитном поле также объясняется наличием у них кристаллов магнетита. Остаточный магнетизм вещества, локализованного в голове и шее голубей, составляет 10^{-7}–10^{-6} электромагнитной единицы. Каждый из кристалликов магнетита обладает свойствами доменов с магнитным моментом $3 \cdot 10^{-14}$ магнитной единицы. В области локализации этого магнитного вещества ткань размером 2 × 1 мм со-

держит от 10^7 до 10^8 доменов магнетита. Этого достаточно для восприятия вариаций напряженности магнитного поля порядка 400 нЭ (Yorke, 1981). Предполагается, что детектор магнитного поля у птиц представляет собой структуру, включающую в себя магнетит, соединенный с нервными волокнами. Установлено, что индуцированный остаточный магнетизм присущ многим перелетным птицам. С этих позиций находит объяснение возможность ориентации птиц по геомагнитному полю.

Поиск магнетита проведен также в теле пчел. Его кристаллы размером 300–350 А обнаружены в тканях передней части брюшка (Gould et al., 1980). У живых пчел величина естественного остаточного магнетизма составляет $1{,}2 \cdot 10^{-6}$ электромагнитной единицы, что эквивалентно полю, создаваемому 1,5 млн доменов магнетита. Магнитные поля ориентированы поперек оси тела.

У взрослых пчел и куколок старших возрастных групп не обнаружено различий по показателям магнетизма, а у яиц, личинок и молодых куколок остаточный магнетизм не регистрируется или он составляет всего $0{,}2–0{,}4 \cdot 10^{-6}$ электромагнитной единицы. С помощью электромагнита переменного тока напряженностью $1{,}68 \cdot 10^5$ А/м удалось демагнитизировать пчел до $0{,}01 \cdot 10^{-6}$ электромагнитной единицы (Gould et al., 1980). На основании этих исследований предполагается, что пчелы способны воспринимать колебания напряженности магнитного поля около $8 \cdot 10^{-3}$ А/м.

Отношение биомассы тела пчел к магнитному полю прослежено С. А. Павловичем (1985). Он использовал в своих опытах аналитические весы, на одну из чашек которых тонкой медной проволокой была прикреплена вакуумированная пробирка с измельченным гомогенатом пчел. Гомогенат располагался в электромагните в средней точке зазора с напряженностью $4 \cdot 10^5$ А/м. Навеска исследуемой биомассы, измельченной в фарфоровой ступке, равнялась 0,5 г. Точность измерения магнитной восприимчивости находилась в пределах $\pm 0{,}006 \cdot 10^{-6}$.

Оказалось, что магнитная восприимчивость общей биомассы пчел была в среднем $-0{,}405 \cdot 10^{-6}$. Попытка С. А. Павловича найти связь между содержанием магнетита и магнитной восприимчивостью не имела успеха. Он не обнаружил различий во взаимодействии с магнитным полем препаратов брюшка, где локализован магнетит, а также других частей тела, в которых не содержится это вещество. Очень низкий уровень диамагнетизма зарегистрирован в черепном отделе голубей и брюшном отделе пчел (от $-0{,}402 \cdot 10^{-6}$ до $-0{,}412 \cdot 10^{-6}$). Однако эти результаты не могут использоваться ни для опровержения, ни для подтверждения сведений о содержании магнетита, так как методика, применявшаяся С. А. Павловичем, не позволяет анали-

зировать содержание веществ, обладающих свойствами доменов. Описанные результаты свидетельствуют лишь о диамагнитных свойствах биоммассы пчел.

ОТНОШЕНИЕ К СУТОЧНЫМ ВАРИАЦИЯМ ГЕОМАГНИТНОГО ПОЛЯ

Пчелы-сигнальщицы, танцуя на вертикальной поверхности неосвещенного солнцем сота, ориентируются по вектору гравитационной силы. В соответствии с изменением положения солнца относительно улья и указываемой цели меняется направление прямолинейного продвижения пчелы, во время которого она машет брюшком и генерирует звук (см. «Организация группового поведения»). Точность указания этого направления меняется в течение дня в зависимости от того, под каким углом к вертикали перемещается сигиализирующая пчела. Отклонение указываемого пчелой направления от реального возрастает с увеличением угла между прямолинейным продвижением пчелы и вертикальной линией. Направление отклонения меняется в зависимости от угла между траекторией движения пчелы и вертикалью (рис. 35). Подобно этому ведут себя сигнальщицы при отклонении сота от вертикального положения. Если же пчела перемещается на горизонтальной поверхности сота, с которого видно солнце или участок неба, то указываемое ею направление не уконяется от направления к цели (Frisch, 1965; Frisch, Lindauer, 1961).

Наряду с отклонениями в указании направления, связанными с изменением положения тела по отношению к вектору гравитационной силы, обнаружены отклонения, синхронизированные с суточной динамикой вариаций МП Земли. При этом угол максимального отклонения в течение дня достигает 30–35° (Frisch, Lindauer, 1961). Связь таких отклонений с вариациями земного магнетизма подтверждена опытами, в которых естественное МП ослабляли или усиливали (Lindauer, Martin, 1968). Для этого наблюдательный улей помещали в катушки Гельмгольца диаметром 2 м.

В результате компенсации МП Земли до 0–5% угол максимального отклонения направления движения пчелы от реального уменьшался в среднем в 3,4 раза (см. рис. 35). Среднее значение уклонения угла в сторону его увеличения уменьшалось в 1,75, в сторону уменьшения – в 1,52 раза. Увеличение напряженности до уровня, превышающего земное МП в 9–13 раз, приводит к противоположным последствиям: угол отклонения и вариабельность его изменения резко возрастают. Максимальные увеличения угла отклоиения по сравнению с нормой возрастают до 2 раз.

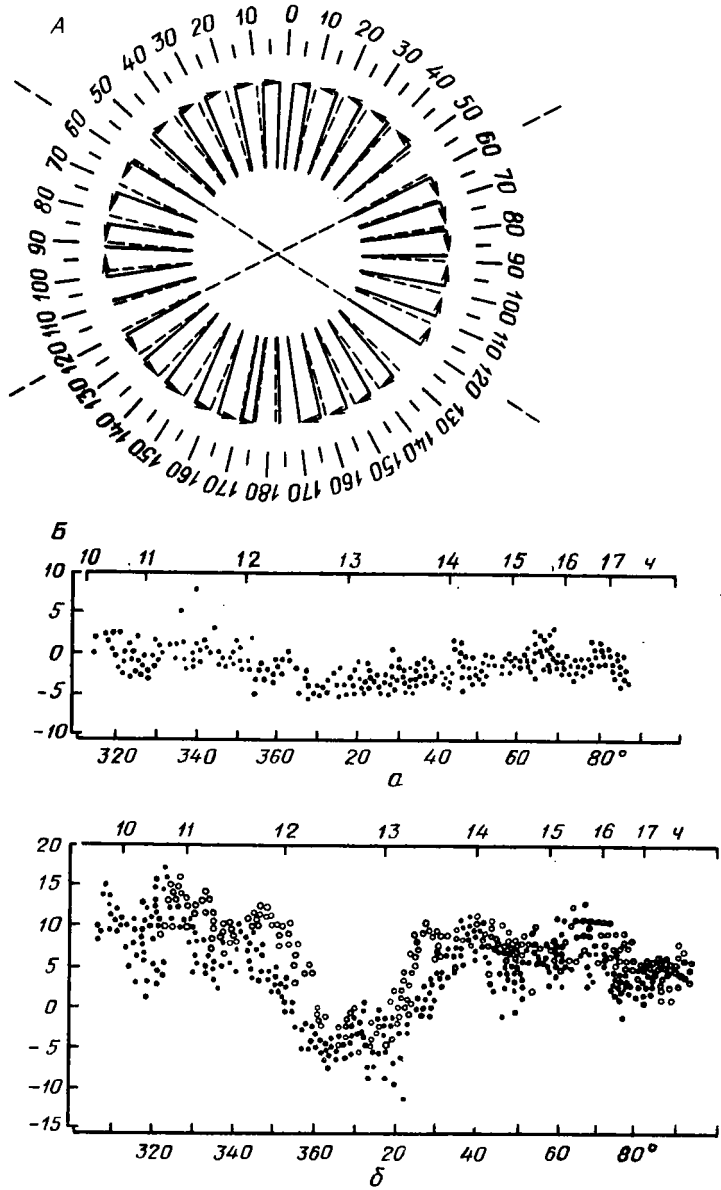


Рис. 35. Суточные отклонения направления движения пчелы-сигнальщицы от реального местоположения указываемой ею цели:

А – сплошные линии – реальное положение цели; прерывистые – направление движения пчелы-сигнальщицы (по Lindauer, Frisch, 1961); *Б* – суточная динамика отклонений направления движения пчелы-сигнальщицы при компенсации магнитного поля Земли до 0–5% (*а*) и в естественных условиях (*б*) (по Lindauer, Martin, 1968)

Обнаружена некоторая задержка в реагировании пчел на компенсацию МП и восстановление его нормального уровня, а также наличие адаптации к полю повышенной напряженности. В случае компенсации земного МП уменьшение угла отклонения направления движения сигнальщицы происходит примерно через 30 мин. После отключения компенсирующего поля нормальное отклонение угла, характерное для определенного времени суток, восстанавливается за 10–15 мин. В МП, напряженность которого в 9–13 раз превосходит земную, заметная нормализация направления движения (угол отклонения приближается к естественной суточной динамике) происходит через 48 ч непрерывного действия этого стимула.

Таким образом, пчелы довольно точно ориентируются по вектору гравитационной силы. Уклонение от него, обнаруженное у пчел-сигнальщиц, связано с реализацией врожденной программы поведения, побуждаемой суточными вариациями геомагнитного поля. Об этом свидетельствуют суточная цикличность динамики отклонений направления движения сигнальщиц по отношению к вектору гравитационной силы и правильный выбор направления полета к цели особями, мобилизуемыми сигнальщицами (Frisch, 1965). Судя по отношению пчел-сигнальщиц к компенсации или усилению МП Земли, отклонение угла их перемещения от реального направления к цели связано в значительной мере с суточными вариациями земного магнетизма. Поскольку диапазоны невозмущенных (спокойных) вариаций вертикальной и горизонтальной составляющих МП Земли не выходят за пределы 13 и 25 нТл, то порог чувствительности к магнитной индукции не должен превышать эти значения.

ОНТОГЕНЕЗ В МАГНИТНОМ ПОЛЕ РАЗЛИЧНОЙ НАПРЯЖЕННОСТИ

Влияние величины магнитного потока на развивающихся пчел изучали со стадии предкуколки до окончания постэмбрионального развития. Для этого небольшие участки сотов с запечатанным расплодом помещали между большими плоскостями постоянных магнитов размером 75 × 55 × 20 мм. Они укреплялись на расстоянии 65 мм друг от друга. Один из крайних магнитов был обращен к среднему одноименным, а другой – разноименным полюсом. Плотность магнитного потока между первым и вторым магнитом (в их центральной части) приближалась к нулю, а меду вторым и третьим составляла около 400 Гс. Контрольная группа развивающихся пчел находилась вне зоны действия магнитов. Все 3 сота размещались в термостате, в котором поддерживалась температура 34 ± 0,2° С.

4. Развитие рабочих пчел в МП различной индукции

Анализируемые признаки	Плотность магнитного потока					
	естественная		скомпенсированная до нуля		около 400 Гс	
	$M \pm m$	Cv, %	$M \pm m$	Cv, %	$M \pm m$	Cv, %
Длина 1-го правого крыла, мм	9,1±0,28	1,7	9,1±0,21	1,2	9,2±0,28	1,8
Ширина 1-го правого крыла, мм	3,03±0,67	0,8	3,04±0,51	0,5	3,11±0,44	0,5
Длина 2-го правого крыла, мм	6,5±0,58	1,2	6,5±0,46	0,9	6,5±0,52	1,1
Длина 3-го тергита, мм	2,26±0,045	0,7	2,28±0,046	0,7	2,29±0,053	0,8
Ширина 3-го тергита, мм	4,57±0,49	1,5	4,62±0,037	1,1	4,64±0,039	1,2
Длина хоботка, мм	6,16±0,115	2,6	6,20±0,081	1,7	6,28±0,065	1,5
Число зацепок на 2-м крыле	20,0±0,30	8,2	20,1±0,34	9,2	20,0±0,32	9,1

В МП с высокой плотностью магнитного потока обнаружено небольшое увеличение крыла, 3-го тергита и хоботка. Длина крыла изменилась в среднем на 1,1%, его ширина – на 2,6, длина 3-го тергита и хоботка – на 2%. МП практически не повлияло на размер второго крыла и количество зацепок на нем (табл. 4). Компенсация и значительное увеличение МП оказало сходное влияние на дискоидальное смещение жилок кубитальной ячейки. Они сместились в отрицательную сторону. В контроле с нулевым дискоидальным смещением крыла было 51% пчел, с отрицательным – 39 и с положительным – 10%. Среди пчел, развивавшихся между одноименными полюсами магнитов, было 71,4% особей с отрицательным и 3,6% с положительным дискоидальным смещением. Его совсем не обнаружено у пчел, развивавшихся между разноименными полюсами магнитов, а количество особей с отрицательным смещением возросло в этом случае до 84,8%. Следовательно, магнитные аномалии повлияли больше всего на изменение дискоидального смещения в сторону положительного смещения и незначительно – на размеры переднего крыла, хоботка и 3-го тергита.

ЛОКОМОЦИЯ

Пчелы, покидая гнездо, затрачивают наибольшую часть времени и энергии на полет. По опорному субстрату они передвигаются лишь к летку, у цели полета и при возвращении в гнез-

до от летка или передней стенки жилища. Пчелы, находящиеся в жилище, много перемещаются по поверхностям гнездовых построек. Внегнездовая активность лимитируется в основном температурой и освещенностью. С физическими факторами среды связано также изменение внутригнездовой активности (см. «Организация группового поведения»).

СУТОЧНЫЕ РИТМЫ АКТИВНОСТИ

При возможности вылета из гнезда формы и уровень активности пчел определяются в основном потребностями семьи и состоянием кормовой базы. Суточная цикличность нектаровыделения определяет активность фуражиров. Частота их вылета достигает максимума в то время, когда пчелы имеют возможность пополнять кормовые запасы с минимальными затратами энергии. Синхронизация массового вылета пчел с периодами максимального нектаровыделения в значительной мере связана с наличием у пчел способности ориентироваться во времени.

Условный рефлекс на время кормления. Пчелы, имея возможность пополнять кормовые запасы у известного им источника в определенные часы, как правило, не посещают его в другое время суток. Точность ориентации во времени определена на индивидуально меченых пчелах. Их вначале приучали посещать кормушку, которую в течение нескольких дней в одно и то же время наполняли раствором сахара. В дни контрольных испытаний в течение всего периода наблюдений кормушка оставалась пустой (Frisch, 1965). В одном из таких опытов 6 пчел получали подкормку с 16 до 18 ч. Во время контрольных испытаний одна пчела дважды посетила пустую кормушку с 7 до 8 ч. С 15 ч 30 мин до 16 ч к кормушке прилетело 2 пчелы. Наибольшая их активность была с 16 до 18 ч. В это время 5 из 6 меченых пчел 38 раз посетили кормушку (каждая из них прилетала минимум 4 раза, максимум – 14 раз). Последние 2 раза одна пчела прилетала в интервале от 18 ч до 18 ч 30 мин. В течение последующих наблюдений, проводившихся до 20 ч, пчелы не прилетали. Сходные результаты получены в опытах, проводившихся по аналогичной методике, но в другое время суток (Beling, 1929; Frisch, 1965).

Если пчелам давать подкормку в одни и те же часы несколько раз в день, то они активнее всего посещают место кормления в периоды, перекрывающие интервалы получения корма. Большое количество пчел прилетает к кормушкам со значительным опережением начала кормления. Например, пчелы, получавшие подкормку 3 раза в день – с 7 ч 30 мин до 9 ч, с 13 до

15 ч и с 17 ч 45 мин до 19 ч 30 мин, в день контрольных испытаний прилетали к кормушке с 5 до 9 ч 30 мин, с 11 до 16 ч и с 16 ч 30 мин до 19 ч 30 мин. Количество пчел, прилетавших с опережением начала кормления, было наибольшим в первые два периода и наименьшим в третий. До начала первого периода кормления прилетело около 67% пчел, во время получения подкормки – 31 и после окончания кормления – 1%. Перед началом второго периода кормления было зарегистрировано около 72% посещений кормушки; в период, на который у них был выработан условный рефлекс, – 24% и в последующий час – 4%. Перед третьим периодом кормления было 29% прилетов, а остальные прилеты отмечены в течение времени, когда пчелы получали подкормку перед контрольным испытанием (Frisch, 1965).

Механизмы, детерминирующие ритм активности. Целенаправленное изменение ритмов активности пчел основано на их способности ориентироваться во времени, что связано со специфическим стереотипным реагированием на циклические изменения факторов внешней среды (экзогенный ритм) и с наличием относительно независимых и довольно стабильных ритмических процессов, происходящих в организме пчелы (эндогенные ритмы).

Стабильность эндогенных суточных ритмов. Поскольку эндогенные ритмы связаны со скоростью метаболизма, то следует ожидать их нарушения под действием веществ, влияющих на обмен веществ. К таким веществам относятся хинин и тироксин. Добавление в раствор сахара хинина приводит к замедлению фототаксической реакции, а тироксина – к ускорению (Werner, 1954). Однако скармливание того или другого вещества не влияет на точность временной ориентации пчел, посещающих в определенные часы кормушки с раствором сахара (Renner, 1957; Schwazkopff, 1958).

У пчел, содержащихся в помещении, где они изолированы от суточных колебаний температуры и освещенности, вырабатывается условный рефлекс на время, как и в естественной обстановке. Это доказано на пчелиной семье, содержавшейся в камере с постоянной температурой и освещенностью. В 10 м от улья находилась кормушка, в которой с 10 до 12 ч имелся раствор сахара. Пчел, прилетавших в это время к кормушке, метили краской. Через 6 дней с начала опыта пчелы вырабатывали условный рефлекс на время кормления, что выражалось в максимальной активности посещения кормушки в период, когда в ней в предыдущие дни находилась подкормка (Renner, 1957).

Роль суточных изменений геофизических факторов как возможных экзогенных ориентиров во времени прослежена в экспериментах с перевозкой пчел на значительное расстояние в широтном направлении. Исследование проведено на двух семьях, содержавшихся в одинаковых камерах (длина 4,5 м, ширина 2,6

м) при постоянной температуре и влажности. Одна из этих камер была в Париже, другая – в Нью-Йорке. Пчелы, жившие в парижской камере, получали корм с 20 ч 15 мин до 22 ч 15 мин, а в нью-йоркской – с 13 ч 30 мин до 15 ч 30 мин. После того как у пчел той и другой семей выработали условный рефлекс на время кормления, их ночью поменяли местами (парижскую перевезли в Нью-Йорк, нью-йоркскую – в Париж). Несмотря на разницу в местном времени, составляющую около 5 ч, перевезенные пчелы прилетели к кормушкам примерно через 24 ч после окончания последних подкормок в Париже и Нью-Йорке (Renner, 1957a). Смещения суточного ритма посещения кормушек не обнаружено также в случае изоляции пчел от вариаций атмосферных электрических процессов. Это установлено на пчелах, которых помещали в соляную шахту на глубину 180 м (Renner, 1957a).

Независимо от условий содержания у пчел не удается выработать условный рефлекс на время кормления с интервалом меньше 24 ч. Например, пчелы, которых в течение нескольких недель начинали подкармливать через каждые 19 ч, так и не вырабатывали условный рефлекс на время кормления, ежедневно смещаемое по отношению к местному времени на 5 ч. При подкормке пчел через 48 ч в контрольных испытаниях они прилетали в течение двух дней через 24 ч (Renner, 1959; Frisch, 1965).

Факторы, смещающие циркадные ритмы. Выявлены некоторые физические факторы среды, влияющие на изменение продолжительности циркадных (околосуточных) ритмов активности. Обнаружено, что постоянные освещение или темнота по-разному влияют на продолжительность циркадного ритма двигательной активности фуражиров. Оказывается, в полной темноте циркадный ритм становится короче 24-часового суточного цикла, а при постоянном освещении превышает его.

Однако пчелы, содержавшиеся в камерах и получавшие корм в одно и то же время, всегда прилетали в большом количестве до начала кормления (Moore, Rankin, 1985).

Освещенность в естественных условиях, меняющаяся в одно и то же время дня в зависимости от погодных условий, влияет на точность ориентации пчел во времени. В частности, в пасмурные дни пчелы прилетают к кормушкам раньше того времени, на которое у них выработан условный рефлекс. Начало прилета в наибольшей мере совпадает с началом кормления в солнечные дни. Вместе с тем разная освещенность в течение суток (максимальная в середине дня, минимальная утром и вечером) не влияет на точность ориентации во времени, если пчелы посещают кормушку при одинаковых погодных условиях (Beier, Lindauer, 1970).

Лабильность циркадного ритма активности у пчел, живущих без какого-либо пространственного ограничения (под открытым небом), можно проанализировать по результатам учета посещения ими кормушки после быстрого перемещения ее на значительное расстояние с востока на запад (Renner, 1959, 1961). Исходно пчелиная семья находилась вблизи Нью-Йорка. Кормушка, на которой группа пчел в течение нескольких дней в одно и то же время получала корм, находилась в северо-западном направлении от улья. Продолжительность кормления ограничивалась 1,5 ч. После того как у пчел выработался условный рефлекс на время, их перевезли в Калифорнию (разница местного времени с Нью-Йорком около 3 ч 15 мин). На новом месте пчелы ориентировались при поиске кормушки положением Солнца. Поэтому они искали ее в юго-западном направлении от улья.

Интервал между началом и окончанием прилетов пчел к кормушке претерпел значительные изменения в течение трех дней наблюдений. Сложившийся эндогенный ритм отставал в новых условиях от суточного вращения Земли относительно Солнца на 3 ч 15 мин. Вероятно, по этой причине в первый день был зафиксирован 151 прилет в течение 2,5 ч до начала кормления на прежнем месте, т. е. циркадный ритм сократился до 21,5 ч. Наибольшее число прилетов (207) было зарегистрировано в последующие 1,5 ч, что соответствовало максимальной активизации в 24-часовом цикле. После этого в течение 1,5 ч был отмечено еще 101 прилет. На второй день первые пчелы стали прилетать к кормушке за 1,5 ч до начала кормления. За это время отмечено 17 посещений кормушки. В последующем 1,5-часовом интервале, соответствующем 24-часовому циклу, было зафиксировано 51 посещение кормушки, а в дальнейшие 3 ч – 160. В течение второго дня максимум активности посещения кормушки сместился по сравнению с первым днем на 1,5 ч в сторону увеличения продолжительности циркадного ритма и соответственно его подстройки к местному времени. На третий день у кормушки было зарегистрировано всего 52 прилета: из них 22 – в течение 1,5 ч, соответствующих 24-часовому циклу, и 30 – за два последующих часа.

Таким образом, у пчел, как и у многих других видов насекомых (Данилевский, 1961; Тыщенко, 1977; Чернышев, 1984), циркадный ритм активности связан с суточными изменениями освещенности. От возможности ее использования зависит механизм ориентации во времени у пчел, быстро переселяемых в другие временные пояса. Пчелы, живущие до и после переселения в изолированных условиях, пользуются эндогенными средствами поддержания суточного ритма активности. В отличие от этого у пчел, имеющих возможность ориентироваться по солнцу, явно прослеживается тенденция изменения циркадного ритма

путем перестройки 24-часового эндогенного цикла и его синхронизации с местной динамикой изменения освещенности. Лабильность эндогенного ритма позволяет адаптироваться к максимальному использованию циклически меняющихся условий среды.

ПОЛЕТ

СКОРОСТЬ ПОЛЕТА

Средняя скорость полета пчел около 24 км/ч, максимальная – 40,8 (Park, 1923). На скорость полета влияет сила и направление ветра. При попутном ветре она увеличивается, при встречном уменьшается. В безветренную погоду средняя скорость полета составляет 29,5 км/ч. Она уменьшается, если пчелы потребляют низкоконцентрированный раствор сахара. Например, пчелы, питающиеся 0,25 М раствором сахара, летают со скоростью 25 км/ч, а питающиеся в тех же условиях 2 М раствором – 30,6 (Frisch, Lindauer, 1955). С увеличением скорости полета уменьшается наклон тела пчелы к горизонтальной плоскости. При скорости 18 км/ч он составляет 10–11°, при 14,4–20–21 и при 10,8 км/ч – не менее 30–31° (Nachtigall et al., 1971).

Восприятие и регуляция скорости полета связаны с колебаниями и отклонением антенн, воспринимаемых джонстоновыми органами (Heran, 1959). Антенны, противодействуя отклоняющей их силе, сближаются с увеличением интенсивности воздушного потока. На фиксированных пчелах обнаружено, что с увеличением скорости встречного воздушного потока с 0 до 10 м/с угол отклонения антенн в горизонтальной плоскости уменьшается в среднем со 100 до 50°. При скорости воздушного потока, побуждающего пчел сближать антенны, уменьшается амплитуда колебаний крыльев. Отношение антенн к координации работы летального аппарата доказано опытами с ампутацией антенн. Обнаружено, что с увеличением скорости воздушного потока с 0 до 6–7 м/с амплитуда колебания крыльев у интактных пчел уменьшается в среднем на 35°, а после ампутации антенн – всего на 10°. Антенны, по-видимому, контролируют также частоту колебания крыльев. На это указывает то, что антеннальные виброрецепторы обладают наибольшей чувствительностью к колебаниям частотой 200–350 Гц, что перекрывает область максимальных частот возвратно-поступательных движений крыльев летящей пчелы.

Следовательно, антенны по силе действующего на них воздушного потока координируют работу летательного аппарата.

Обратная связь с его функционированием осуществляется на основе контроля частоты взмахов крыльями, возбуждающих вибрации антенн. К координации полета имеет также отношение зрение. С его использованием связано уменьшение скорости полета при низкой освещенности.

ДАЛЬНОСТЬ ПОЛЕТА

Разные особи пчелиной семьи (матки, трутни, рабочие) при вылете из гнезда удаляются от него на различные расстояния.

Матки. Во время вылета на спаривание они удаляются от гнезда на значительные расстояния. Максимальная дальность полета маток определена в зонах, свободных от пчел. В таких местах на различном расстоянии друг от друга размещали семьи с матками и трутнями (Peer, 1957). Заметное снижение числа спарившихся маток отмечено, когда расстояние от семей с матками до семей с трутнями достигало 12 км. При расстоянии между семьями в 16 км спаривалось всего 25% маток, вылетевших из улья. Все вылетевшие матки не спаривались, если расстояние увеличивали до 20 км.

В описанных наблюдениях спаривание могло происходить в зоне между стоянкой семей с трутнями и семей с матками. По наблюдениям в местах сбора трутней предполагается, что матки могут спариваться не далее 12 км от места стоянки семьи. Посредством контроля за спариванием с генетически маркированными трутнями установлено, что спаривание маток нередко происходит на расстоянии 5 км от улья (Ruttner, Ruttner, 1972).

Оптимальное расстояние полета маток на спаривание составляет около 2,5 км. На полет к массовому месту сбора трутней, находящемуся на таком расстоянии, матка затрачивает 15–20 мин. За это время она успевает спариться с 6–8 трутнями. Уменьшение расстояния до встречи матки с трутнями отрицательно влияет на спаривание. Если местность на пути полета к зоне массового сбора трутней насыщена ими, то матки тратят больше времени на брачный полет. Его продолжительность возрастает до 20–25 мин. К тому же снижается продуктивность полета, о чем свидетельствует уменьшение наполнения спермой семяприемника с 13,8 до 10,8 мм^3 и количества спермиев с 5,2 до 4,7 млн (Woyke, 1960).

Трутни. На места спаривания с матками они вылетают в середине дня. В таких местах трутни скапливаются в большом количестве на территории диаметром от 50 до 200 м. Эта территория может иметь различную форму в зависимости от ландшафта местности. Высота полета трутней в зоне сбора в основ-

ном составляет 15–30 м. Местом их сбора может быть поляна или лесной массив. Над лесным массивом трутни летают на высоте 5–8 м от вершины деревьев. Скопления трутней образуются до начала лета маток. Важно, что матка привлекает трутней только в зоне масссового их скопления. Здесь они устремляются к небольшим движущимся объектам: к насекомым других видов и даже к предметам, подброшенным в воздух. Несмотря на высокую активность трутней, они, как правило, прекращают преследование матки, удалившейся из этой зоны всего на несколько десятков метров (Ruttner, Ruttner, 1972).

Максимальное расстояние, на которое улетают трутни на спаривание, составляет около 7 км. Во время полета к месту массового сбора трутни могут преодолевать горные преграды высотой до 1 км. Несмотря на врожденную способность находить места, подходящие для спаривание, не все трутни возвращаются в свои семьи. В месте с небольшим числом пчелиных семей 60% трутней возвращаются обычно в свои семьи с мест их скопления, находящихся на рсстоянии 4 км от пасеки (Ruttner, Ruttner, 1972). В местах большой насыщенности пчелами количество возвращающихся трутней увеличивается с уменьшением расстояния до улья. При расстоянии 3 км возвращаются около 7%, при 2,7 км – 10, при 1–1,8 км – 33–62% (Zander, 1923). Продолжительность полета среднерусских трутней составляет 37,7 мин, итальянских – 29,3, серых горных кавказских – 25,5 мин (Назин, 1987).

Рабочие пчелы. Обычно они посещают источники пищи на расстоянии 1–2 км от улья. Однако путем постепенного удаления кормушки у пчел можно выработать условный рефлекс на ее посещение на расстоянии 10–12 км (Knaffe, 1953). Несмотря на то что пчелы предпочитают посещать кормушки с раствором сахара высокой концентрации, это не влияет на дальность их полета. Раствор с 72%-ной концентрацией сахара привлекает пчел к кормушкам, расположенным на расстоянии 2,4 км, так же как и с 17%-ной (Бойтлер, 1958).

ПРОДУКТИВНОСТЬ ПОЛЕТОВ И ЗАТРАТЫ НА НИХ

Доставка воды. Количество пчел, занимающихся доставкой воды, и их активность зависят от сезона года и погодных условий. В полосе с умеренным климатом максимум активности пчел-водоносов приходится на весну – начало лета, а в зонах с жарким климатом – на вторую половину лета, совпадая с периодом, в течение которого устанавливается наиболее жаркая и сухая погода. Кратковременные всплески повышенной активности водоносов наблюдаются после прекращения периодов погоды,

препятствующей вылету пчел из гнезда. Длительные похолодания активизируют деятельность пчел-водоносов, побуждая их вылетать из улья при температуре 6–7° С.

Потребность в воде. Активность пчел-водоносов находится под сильным влиянием трофического фактора. Обычно чем выше концентрация сахара в углеводном корме, тем больше пчелы нуждаются в воде. Поэтому потребление пчелами запасов меда в то время, когда в природе нет цветущих медоносных растений, активизирует водоносов. Пополнение же углеводных запасов низкоконцентрированным нектаром или соком плодов уменьшает потребность семьи в воде, и активность водоносов затормаживается. Это подтверждают наблюдения, выполненные на семьях, содержавшихся в вольере при относительно постоянной температуре и влажности (Praagh, 1975). Во время опытов температура находилась в пределах 18,5–23,5° С, содержание водяных паров в воздухе – 10–15 г/м^3. Семья в разное время получала 45%-ный или 80%-ный раствор сахарозы. Одновременно учитывали потребление воды из поилки. В течение месяца пчелы получали 45%-ный раствор сахарозы. В это время они забирали из поилок по 10–20 см^3 воды. Затем в течение 12 дней в кормушках находился 80%-ный раствор сахара. В результате суточное потребление воды возросло до 50–80 см^3. Последовавшая за этим замена 80%-ного раствора сахарозы на 45%-ный понизила потребление воды до исходного уровня.

Одним из стимулов, побуждающих пчел заниматься доставкой воды, служит ее содержание в корме, который находится в медовых зобиках. На это указывает наличие прямой связи между активностью водоносов и концентрацией раствора сахаров в зобике. Например, потребление пчелами из кормушки 15%-ного раствора сахара снижает его концентрацию в содержимом зобиков в среднем с 36 до 25%. Одновременно с этим число пчел, посещающих поилку, находящуюся у летка, снижается с 50 до 8% (Kiechle, 1961).

На активизацию водоносов влияет температура. Ее роль прослежена в опытах на семьях, содержавшихся в 12-рамочных ульях. Они были оборудованы автоматически коммутируемыми нагревателями, находившимися под гнездом. Активность водоносов контролировали по содержимому медовых зобиков. Для этого учитывали количество прилетающих пчел, у части которых ампутировали медовые зобики, и определяли концентрацию сахаров в них. Опыт проведен при внешней температуре от 12 до 19° С.

Исходно летная активность двух подопытных семей (одну в дальнейшем нагревали, другую использовали в качестве контрольной) не имела статистически достоверных отличий: в первую семью в течение одной минуты прилетало 136 ± 9,3 пчелы ($Cv = 25\%$), во вторую – 144 ± 5,0 ($Cv = 12\%$). При темпера-

туре в подрамочном пространстве 40 ± 0,5° С, поддерживаемой в течение 4–12 ч, летная активность уменьшилась до 101 ± 10,5 пчелы ($Cv = 37\%$), а при 45 ± 0,5° – до 93 ± 5,1 ($Cv = 20\%$. Во второй (контрольной) семье она не менялась.

Нагрев практически не повлиял на массу содержимого зобиков фуражиров. Они приносили до нагрева в первую семью по 26,9 ± 1,81 мг ($Cv = 31\%$) нектара, при 40° С – 25,5 ± 2,11 мг ($Cv = 31\%$) и при 45° – 29,0 ± 2,23 мг ($Cv = 27\%$), а пчелы контрольной семьи – соответственно 29,5 ± 2,12 мг ($Cv = 34\%$), 23,0 ± 2,11 ($Cv = 40\%$) и 26,8 ± 2,32 мг ($Cv = 38\%$). У фуражиров той и другой семей не обнаружено достоверных изменений в концентрации нектара: в первой семье до опыта она составляла 37,6 ± 2,36% ($Cv = 29\%$), при 40° С – 36,0 ± 2,63% ($Cv + 27\%$), при 45° – 34,2 ± 2,91% ($Cv = 30\%$) и во второй – соответственно – 37,5 ± 2,26% ($Cv = 29\%$), 34,0 ± 1,84% ($Cv = 24\%$) и 37,4 ± 2,35% ($Cv = 27\%$).

Нагрев существенно повлиял на соотношение между водоносами и фуражирами. Процент водоносов под влиянием нагрева до 40° С увеличился по отношению к исходному уровню в 3,9 раза, а при 45° – в 4,7 раза. Достоверных изменений этого соотношения в контрольной семье не происходило (табл. 5). Что касается количества воды, доставляемой пчелой-водоносом, то оно на протяжении опыта находилось в одних и тех же пределах (от 19 до 43 мг) как в опытной, так и в контрольной семьях. Среднее значение массы воды до пыта составляло 27 мг, при 40° С – 29 и при 45° –28 мг. Примерно в таких же пределах изменялась масса зобиков водоносов в контрольной семье.

Качество воды. Пчелы предпочитают воду, ароматизированную различными пахучими веществами, в том числе такими, запах которых неприятен для человека. Чистота воды не имеет для водоносов существенного значения. Например, если в трех поилках, расположенных в одном месте, находится дистиллированная вода, 2,5%-ный и 5%-ный растворы мочевины, то пчелы с одинаковой активностью посещают их (Kiechle, 1961). Запах воды используется водоносами в качестве ориентира, а в гнезде он ускоряет обнаружение водоносов. Это способствует экономии энергии на доставку и использование воды пчелиной семьей.

Отношение пчел к растворам хлорида натрия различной концентрации прослежено на поилках, находившихся в 10–17 м от ульев. Исследования проводили в разное время весенне-летнего сезона. Поилки, посещаемые пчелами, представляли собой мерные цилиндры, опрокинутые в находящиеся под ними емкости, накрытые сетчатыми крышками с диаметром отверстий 1,5–2,0 мм. Потребление пчелами дистиллированной воды и солевых

растворов контролировали через каждый час. Чтобы исключить влияние визуальной и химической ориентации, поилки периодически переставляли и заменяли в них растворы. У части пчел, подлетающих к поилкам, ампутировали медовые зобики, определяли их массу и замеряли концентрацию сахаров. Такую же операцию проводили с частью пчел перед отлетом с поилок. У этих пчел регистрировали время, в течение которого они наполняли медовые зобики.

Имея возможность выбора между двумя солевыми растворами, пчелы предпочитают тот или другой из них в зависимости от концентрации соли. При возможности выбора между 0,25%-ным и 0,5%-ным раствором хлорида натрия пчелы потребляют первый примерно вдвое активнее, чем второй. В свою очередь, 0,5%-ный раствор потребляется в 12,5 раз активнее, чем 1%-ный. Вода потребляется в 1,3 раза меньше, чем 0,5%-ный раствор соли. Но при увеличении ее концентрации до 1% пчелы отдают предпочтение воде. В таком случае она потребляется в 3,8 раза активнее, чем раствор соли (табл. 6). Следовательно, солевые растворы концентрацией до 0,5% для пчел предпочтительнее дистиллированной воды. Среди солевых растворов наиболее привлекателен 0,25%-ный. Судя по всему, порог чувствительность к хлориду натрия не превышает этой величины.

5. Изменение соотношения количества пчел-фуражиров и водоносов в связи с нагреванием гнезда (рассчитано по уровню значимости, равному 0,95)

Условия	Семья, подвергавшаяся нагреванию				
	Доля, %		Доверительный интервал, ±	Ошибка репрезентативности	Коэффициент вариации, %
	фуражиров	водоносов			
До нагревания	87,7	12,3	5,9	11,5	66
Нагревание до 40 °С	52,0	48,0	7,3	14,4	99
» до 45 °С	41,9	58,1	8,8	17,3	98

Условия	Контрольная семья				
	Доля, %		Доверительный интервал, ±	Ошибка репрезентативности	Коэффициент вариации, %
	фуражиров	водоносов			
До нагревания	85,8	14,2	5,9	11,8	69
Нагревание до 40 °С	84,0	16,0	7,3	14,4	73
» до 45 °С	84,3	15,7	7,4	14,6	74

Наполнение медовых зобиков водой или 0,25%-ным и 0,5%-ным растворами соли практически не различается. При температуре от 16 до 20° С масса зобиков, заполненных водой, составляла 22 ± 2,4 мг ($Cv = 45\%$), 0,25%-ным раствором соли – 23 ± 2,0 ($Cv = 41\%$) и 0,5%-ным – 21 ± 1,9 ($Cv = 43\%$). Масса зобика уменьшается с повышением концентрации соли до 1 и 3% соответственно до 13 ± 2,1 мг ($Cv = 52\%$) и 10 ± 3,9 мг ($Cv = 71\%$). Скорость наполнения зобика водой при тех же условиях находится на уровне 0,5 ±0,03 мг/с ($Cv = 27\%$), 0,25%-ным раствором соли – 0,6 ± 0,04 ($Cv = 32\%$), 0,5%-ным – 0,6 ± 0,07 ($Cv = 50\%$), 1%-ным – 0,4 ± 0,5 ($Cv = 38\%$) и 3%-ным – 0,4 ± 0,06 мг/с ($Cv = 42\%$).

Влияние внешней температуры на заполнение зобика водой. Пчелы начинают посещать поилки при температуре 6° С. Однако такая низкая температура побуждает их быстро возвращаться в улей. При 6° пчела набирает всего 4,7 ± 0,61 мг воды ($Cv = 32\%$) со скоростью 0,49 ± 0,091 мг/с ($Cv = 46\%$). С повышением температуры до 10° пчелы дольше задерживаются у поилок, заполняя зобик до 19,3 ± 0,74 мг ($Cv = 17\%$) со скоростью 0,51 ± 0,017 мг/с ($Cv = 15\%$). Эти показатели практически не меняются с увеличением температуры до 14° С, существенно активизирующей летную активность пчел. В это время водоносы набирают 21,7 ± 1,65 мг воды ($Cv = 28\%$) со скоростью 0,52 ± 0,051 мг/с ($Cv = 36\%$). Наполнение зобика достигает максимального значения при 19–24° С: при 19–20° его масса составляет 40,3 ± 2,95 мг ($Cv = 22\%$), при 23–24° – 44,3 ± 2,22 мг ($Cv = 15\%$), а скорость наполнения – соответ-

6. Влияние концентрации хлодида натрия в дистиллированной воде на активность пчел-водоносов
(рассчитано по уровню значимости, равному 0,95)

Жидкость, использованиая в опыте	Доля потребления, %	Доверительный интервал, ±	Ошибка репрезентативности	Коэффициент вариации, %
Дистиллированная вода	79,2	3,8	1,6	81
1%-ный раствор соли	20,8			
Дистиллированная вода	43,8	1,4	0,8	99
0,5%-ный раствор соли	56,2			
Растворы соли:				
0,5%-ный	92,6	1,2	0,8	53
1,0%-ный	7,4			
0,25%-ный	66,2	1,9	2,0	95
0,50%-ный	33,8			

ственно 0,86 ± 0,034 мг/с ($Cv = 12\%$) и 1,37 ± 0,088 мг/с ($Cv = 19\%$). Дальнейшее повышение температуры влечет за собой уменьшение массы и скорости наполнения зобика. При 29° количество забираемой воды находится на уровне 34,3 ± 1,54 мг ($Cv = 19\%$), скорость – 1,04 ± 0,29 мг/с ($Cv = 11\%$).

Индивидуальная изменчивость продуктивности водоносов при одинаковой температуре может различаться более чем вдвое. Минимальное и максимальное значения массы при 6° С находятся в пределах от 6 до 10 мг, при 10° – от 14 до 24, при 19–20° – от 30 до 47, при 23–24° – от 22 до 67 и при 29° – от 27 до 47 мг. Относительное изменение скорости наполнения зобика уменьшается с повышением температуры: при 6° она ограничивается колебаниями от 0,2 до 0,7 мг/с, при 10° – от 0,4 до 0,6, при 14° – от 0,5 до 0,9, при 19–20° – от 0,7 до 1,2 и при 29° – от 0,8 до 1,2 мг/с. Исключение составляет лишь высокая вариабельность скорости при 23–24°, изменяющаяся от 0,6 до 1,8 мг/с. Связь между температурой и наполнением зобика выражается степенной функцией (рис. 36).

Выше отмечалось, что содержание соли в воде влияет на отношение к ней водоносов. Сходное влияние на наполнение зобиков дистиллированной водой и растворами солей оказывает и температура. При 10° С пчелы набирают 17 ± 1,9 ($Cv = 41\%$) дистиллированной воды, 17 ± 2,6 ($Cv = 52\%$) 0,25%-ного хлорида натрия, 13 ± 2,1 ($Cv = 54\%$) 0,5%-ного, 10 ± 2,3 мг ($Cv = 56\%$) 1%-ного со скоростью соответственно 0,46 ± 0,073 мг/с ($Cv = 55\%$), 0,51 ± 0,074 ($Cv = 48\%$), 0,52 ± 0,079 ($Cv = 51\%$) и 0,44 ± 0,097 мг/с ($Cv = 47\%$). При температуре

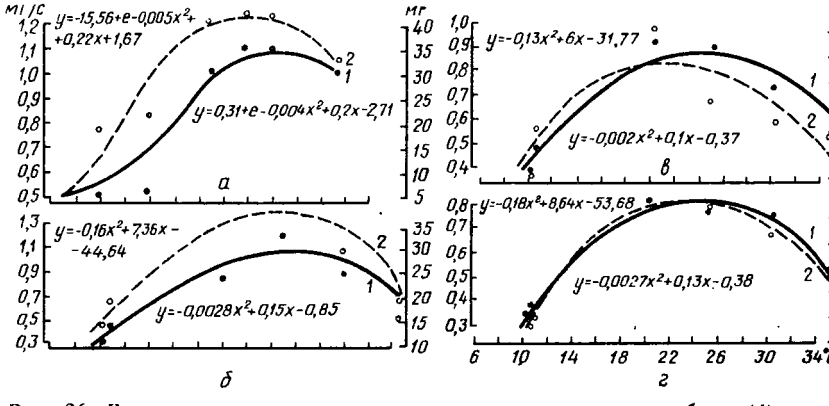


Рис. 36. Зависимость между скоростью наполнения медового зобика (*1*) и его массой (*2*) от температуры воды (*а*), раствора сахарозы 10%-ного (*б*), 30%-ного (*в*) и 60%-ного (*г*)

29° С наполнение зобика водой составляет 28 ± 2,0 мг ($Cv = 31\%$), 0,25%-ным раствором соли – 26 ± 5,3 ($Cv = 42\%$), 0,5%-ным – 20 ± 7,2 ($Cv = 71\%$) и 1%-ным – 19 ± 8,3 мг ($Cv = 96\%$). В таких условиях скорость наполнения растворами солей на 30–70% выше, чем водой: вода набирается со скоростью 1,0 ± 0,062 мг/с ($Cv = 26\%$), 0,25%-ный раствор соли – со скоростью 1,3 ± 0,029 ($Cv = 44\%$), 0,5%-ный – 1,7 ± 0,041 ($Cv = 48\%$) и 1%-ный – 1,3 ± 0,078 мг/с ($Cv = 87\%$).

Подлетая к поилке, пчелы обычно имеют в зобике небольшой запас углеводного корма. Его количество зависит от температуры. Наибольший запас корма имеется у пчел, прилетающих к поилкам при температуре 6–8° С .Он составляет 7,1 ± 1,55 мг ($Cv = 119\%$), достигая у некоторых пчел 40 мг. С повышением темпертуры до 10–13° С масса углеводного запаса уменьшается до 4,8 ± 0,65 мг ($Cv = 33\%$), максимум составляет 11 мг. При 21–22° пчелы имеют 2,1 ± 0,40 мг ($Cv = 63\%$) корма, максимум – 8 мг, а при 25–29° они, как правило, прилетают с пустыми зобиками.

Концентрация раствора сахаров имеет наибольшее значение при низкой температуре, уменьшая с ее повышением: при 6–8° – 40 ± 10,2% ($Cv = 57\%$), при 10–13° – 23 ± 9,3 ($Cv = 97\%$) и при 21–22° – 4,4 ± 1,9% ($Cv = 122\%$). Следовательно, чем ниже температура, тем больше и калорийнее запас углеводного корма. Это, по-видимому, служит одним из стимулов вылета в поисках воды.

Доставка углеводного корма. Для медоносной пчелы характерно накопление больших запасов корма, от которых зависит жизнедеятельность семьи в периоды с неблагоприятными условиями.

Активность запасания корма определяется его качеством и лимитирующими условиями, препятствующими летной деятельности.

Качество корма. Фуражиров, как и водоносов, активизирует ароматизация углеводного корма. Немаловажное значение имеет также концентрация сахаров. С ее повышением привлекательность корма возрастает (см. «Организация группового поведения»).

От концентрации сахара зависит величина ноши. У пчел, посещающих кормушки с 10%-ным раствором сахара, масса медового зобика составляет в среднем 25,6 мг, а с 60%-ным – 35,6. Однако увеличение массы в 1,39 раза ($P > 0,999$) свидетельствует о том, что наполнение зобика тем и другим растворами практически не различается. Отмеченное увеличение нагрузки связано с разницей по удельному весу 10%-ного и 60%-ного растворов сахарозы.

Наличие хлорида натрия в растворе сахара снижает его привлекательность для фуражиров. При возможности выбора они практически с одинаковой активностью посещают кормушки с 50%-ным раствором сахарозы в дистиллированной воде и в 0,1%-ном хлориде натрия. Заметное уменьшение привлекательности 50%-ного раствора сахарозы происходит, если содержание соли в нем достигает 0,25%. Активность потребления такого раствора уменьшается в 1,26 раза. Дальнейшее повышение содержания соли до 0,5 и 1% уменьшает привлекательность в 1,36 и 1,41 раза. Значительное снижение потребления раствора сахарозы побуждает увеличить содержание в нем соли до 5%. В этом случае пчелы забирают раствор без соли в 5,1 раза активнее, чем с солью. При 7%-ной концентрации соли большинство пчел, прикоснувшись хоботком к раствору, сразу же отдергивают его. Небольшая часть пчел берет немного раствора с солью, а затем перелетает на кормушку с раствором без соли или совсем улетает. Потребление раствора сахарозы в 7%-ном хлориде натрия меньше, чем в дистиллированной воде, в 28,4 раза (табл. 7).

При возможности выбора из трех растворов 50%-ной сахарозы, содержавших 0,25, 0,5 и 1,0% хлорида натрия, пчелы предпочитали первый. Он потреблялся активнее раствора с 0,5%-ным содержанием соли в 1,21 раза и с 1,0%-ным содержанием – в 1,47 раза ($P = 0{,}999$). Следовательно, пчелы обнаруживают наличие в растворе сахарозы хлорида натрия при его концентрации, достигающей 0,25%, что совпадает с чувствительностью к содержанию соли в воде. В пределах чувствительности вкусового анализатора фуражиры предпочитают растворы с минимальным содержанием соли.

7. Потребление пчелами из внеульевых кормушек 50%-ного раствора сахарозы с различным содержанием хлорида натрия (рассчитано по уровню значимости, равному 0,95)

Содержание соли		Количество раствора с солью, потребляемого в течение часа, мл		Доля потребления		Доверительный интервал, ±	Ошибка репрезентативности	Коэффициент вариации, %
%	моль/л	$M \pm m$	Cv, %	без соли	с солью			
0,10	0,017	775±14	3	49,8	50,2	2,5	1,3	100
0,25	0,042	728±16	4	44,2	55,8	2,7	1,4	99
0,50	0,850	624±14	4	42,4	57,6	2,9	1,5	99
1,00	0,170	613±12	3	41,5	58,5	2,5	1,3	99
5,00	0,510	88±10	20	83,6	16,4	3,1	1,6	74
7,00	1,190	16±4	42	96,6	3,4	1,6	0,8	36

Влияние внешней температуры на заполнение медового зобика. Масса зобика и скорость его наполнения нелинейно связаны с внешней температурой (см. рис. 36). Пчелы, посещающие кормушки с 10, 30 и 60%-ным растворами сахарозы, набирают наименьшее ее количество при температуре, не превышающей 10° С.

С повышением температуры до 12–14, 19–22 и 24–26° масса медового зобика, заполняемого 10%-ным раствором, возрастает в 1,31, 2,43 и 2,87 раза. Дальнейшее же увеличение температуры влечет за собой уменьшение наполнения зобика. Масса его содержимого при 28–30° уменьшается по сравнению с массой при 24–26° в 1,42 раза, а при 34–35° – в 2,65 (табл. 8). Наибольшее наполнение зобиков 30%-ной и 6%-ной сахарозой набюдается при 19–22°. В таком диапазоне температур масса зобиков с 30%-ным раствором выше, чем при 9–10 и 34–35°, соответственно в 3,39 и 2,10 раза, а с 60%-ным – в 3,17 и 1,66 (табл. 8).

Влияние температуры на скорость наполнения зобиков и их массу в значительной мере совпадает. Небольшие различия в динамике изменения скорости связаны с концентрацией растворов сахаров.

Быстрее всего пчелы наполняют зобики 10%-ным раствором при 24–26° С. При этом скорость наполнения выше, чем при 9–10 и 34–35°, в 3,09 и 1,45 раза. На кормушках с 30%-ным и 60%-ным растворами наибольшая скорость наполнения зобика достигается при температуре 19–22°. В этом диапазоне температур зобик наполняется 30%-ным раствором быстрее, чем при 9–10 и 34–35°, в 3,17 и 1,66 раза, а 60%-ным – в 2,54 и 1,68 (см. табл. 8).

Максимальные значения массы и скорости наполнения медовых зобиков существенно отличаются в зависимости от температуры и значительно меньше – от концентрации сахара в растворе.

При температуре 9–10° пчелы наполняли зобики 10%-ным раствором до 18–19 мг, 60%-ным – до 24. В диапазоне 19–26° масса зобиков с 10%-ным раствором достигала 70 мг, с 60%-ным – 74, а при 34–35° она не превышает 34 и 46 мг. При температуре 9–10° скорость наполнения зобиков растворами 10, 30 и 60%-ной концентраций достигает 0,52–0,53 мг/с при 34–35° – 0,97 мг/с. В пределах 19–26° максимальная скорость наполнения 60%-ным раствором составляет 1,09 мг/с, 30%-ным – 1,57 и 10%-ным – 1,83 мг/с.

Летная активность и затраты на полет. Пчелы, посещающие кормушку с раствором сахара, затрачивают немного времени на наполнение медового зобика. Для того чтобы наполнить его 10%-ным раствором сахарозы при 19–26° С, пчеле требует-

ся всего 28–41 с, 30%-ным – 27–44 и 60%-ным – 38–48 с (см. табл. 8). Благодаря этому пчелы могут сотни раз в течение дня прилетать к кормушке, расположенной в нескольких метрах от улья. Удаление кормушки уменьшает количество прилетов. По наблюдениям Р. Бойтлер (1958), некоторые пчелы в течение 12 ч 40 мин 176 раз посещали кормушку, расположенную в 500 м от улья.

В естественных условиях столь частые вылеты фуражиров невозможны, так как в течение одного визита на плантацию медоносных растений они вынуждены посещать большое количество цветков. Время, затрачиваемое на сбор нектара, зависит от его содержания в цветках. С этим связана также площадь кормового участка, который пчела облетает во время наполнения зобика. На плантации клевера пчела облетает площадь 14,6 ± 0,11 м^2, затрачивая 38,8 ± 3,15 мин ($Cv = 42\%$), на

8. Наполнение медового зобика в зависимости от концентрации сахара в растворе и окружающей температуры

Температура, С	Скорость наполнения зобика, мг/с, раствором сахарозы концентрацией, %					
	10		30		60	
	$M \pm m$	CV, %	$M \pm m$	CV, %	$M \pm m$	CV, %
9–10	0,33±0,47	35	0,40±0,048	37	0,35±0,089	50
12–14	0,44±0,061	44	0,47±0,045	38	0,37±0,031	27
19–22	0,80±0,074	21	0,92±0,061	19	0,89±0,047	16
24–26	1,02±0,073	30	0,91±0,054	32	0,81±0,042	26
28–30	0,90±0,054	32	0,77±0,034	21	0,80±0,033	22
34–35	0,70±0,053	26	0,70±0,063	35	0,53±0,049	34

Продолжение

Температура, С	Масса зобика, мг по окончании его наполнеиия раствором сахарозы концеитрацией, %					
	10		30		60	
	$M \pm m$	CV, %	$M \pm m$	CV, %	$M \pm m$	CV, %
9–10	14,3±1,47	25	14,2±0,89	20	17,0±2,65	31
12–14	18,8±2,38	40	22,1±1,39	31	20,3±2,14	33
19–22	34,8±4,21	27	48,1±4,52	26	53,9±3,45	20
24–26	41,1±3,10	32	30,6±2,85	50	47,7±3,34	35
28–30	28,9±2,29	43	25,9±1,58	28	42,1±1,91	25
34–35	15,5±1,95	49	22,9±2,34	39	32,4±3,31	38

плантации золотой розги – соответственно 14,4 ± 0,03 м^2 ($Cv = 44\%$) и 71,6 ± 3,09 мин ($Cv = 40\%$), гречихи – 31,8 ± 0,15 ($Cv = 52\%$) и 30,0 ± 3,84 ($Cv = 56\%$), лядвенца рогатого – 66,9 ± 5,67 м^2 ($Cv = 50\%$) и 36,0 ± 15,04 мин ($Cv = 72\%$). Максимальная продолжительность посещения цветков лядвенца рогатого во время одного вылета из улья – 66 мин, гречихи – 67, клевера – 73 и золотой розги – 169 мин (Сингх, 1958).

Во время повторных прилетов пчелы далеко не всегда возвращаются на то место, на котором закончили сбор корма в предыдущий визит. Однако некоторые фуражиры могут длительное время посещать одни и те же участки. По наблюдениям за индивидуально меченными пчелами (Сингх, 1958), посещающими плантацию золотой розги, одна пчела в течение 8 дней собирала корм на участке размером 5,2 × 3,0 м. Кормовой участок другой пчелы на клеверной плантации в течение дня не выходил за пределы 6,1 × 7,6 м, а за 13 дней – 12,5 × 9,7 м. Пчелы, посещающие цветки яблони, нередко ограничиваются всего одной веткой, деревом или двумя деревьями. Площадь кормового участка обычно увеличивается с уменьшением количества цветков. Например, на участке с большим количеством цветущих одуванчиков пчела в течение дня ограничивалась площадью 9,1 × 5,2 м, а с уменьшением через 3 дня численности цветущих растений она увеличилась до 18,6 × 7,6 м.

Большими затратами времени на наполнение зобиков и пыльцевых корзиночек ограничивается частота вылетов пчел из улья. На плантации клевера, гречихи, золотой розги и лядвенца рогатого пчелы вылетают от 3 до 10 раз в день (Сингх, 1958). Наибольшее число вылетов сборщиц нектара в течение дня достигает 24. Пчелы-сборщицы пыльцы могут совершать от 6 до 47 вылетов (Ribbands, 1949), затрачивая на формирование пыльцевой ноши от 6–10 (Park, 1922) до 187 мин (Singh, 1950).

Смолистые выделения, перерабатываемые в прополис, пчелы укладывают в пыльцевые корзиночки за 15–60 мин (Гайдак, 1969). На наполнение зобика водой при температуре 19–24° затрачивается 32–47 с. Небольшие затраты времени на посещение водоема позволяют пчелам-водоносам вылетать из улья при низкой температуре. Но холод уменьшает скорость наполнения зобика и количество доставляемой воды за один визит. При температуре 10° пчелы находятся у поилки такое же время, как и при 19–24°, но берут примерно вдвое меньшее количество воды (см. рис. 36). Благодаря небольшим затратам времени на доставку воды водоносы могут намного чаще, чем фуражиры и сборщицы прополиса, вылетать из улья.

За 1 ч полета пчела потребляет около 10 мг глюкозы, что соответствует расходованию 2400 калорий, или 2679 Вт мощности. При скорости полета 6,5 м/с за 15 мин пчела пролетает 5,5 км, расходуя 2,5 мг (Gehiller, 1973; Dade, 1962). Если принять потребление фруктозы за единицу, то на полет равной продолжительности и при одинаковой нагрузке на крыловую мускулатуру пчела потребляет 0,94 мг глюкозы или 0,73 мг сахарозы (Loh, Hegan, 1970). У пчел, занимающихся доставкой нектара, в лимфе содержится 2,2–2,6% сахаров, у собирающих пыльцу – около 4,4%. Полет прекращается из-за неспособности пчелы летать, когда содержание сахаров в лимфе опускается ниже 1%. Интересно, что у трутней содержание сахаров в лимфе обычно ниже, чем у летающих рабочих пчел, в среднем в 1,8 раза. У маток после выхода из ячеек оно составляет около 0,8%, к периоду брачных полетов повышается до 2,1%, а с началом откладки яиц – опускается до 0,3% (Gehiller, 1973; Dade, 1962).

Поскольку полет связан с большими энергетическими затратами, то пчелы стремятся летать на небольшое расстояние. Если пчелиная семья находится на плантации медоносных растений, то бóльшая часть пчел летает на небольшое расстояние, не превышающее 300–600 м. Вынужденное увеличение этого расстояния снижает количество корма, поступающего в улей. Судя по динамике его массы, семьи, находившиеся в яблоневом саду 10 дней, собирали 13,3 ± 2,7 кг корма в день, на расстоянии 600 м от сада – 10,5 ± 2,6 и в 1200 м от него – 2,0 ± 1,4 кг. Подобно этому медосбор с липы снижался соответственно с 55,9 ± 6 кг до 54,0 ± 9,5 и 32,5 ± 4,2 кг. Влияние увеличения расстояния усиливается с понижением продуктивности кормовой базы. Например, в год с обильным выделением нектара вереском удаление от него пчелиных семей на 1200 м уменьшило поступление в улей корма на 32%, а в год со скудным нектаровыделением – на 84% (Риббэндс, 1958). Предпочитаемая пчелами дальность полета зависит от рельефа местности. На пологих склонах ниже 10° она больше, чем на крутых (выше 20°), в 2,4 раза (Dhaliwae, Sharma, 1974).

Энергозатраты на полет зависят от внешней температуры. Она влияет на частоту сокращения мышц летательного аппарата и развиваемую им подъемную силу. С повышением температуры от 24 до 33,5° С частота взмахов крыльями увеличивается в среднем со 136 до 196 Гц, а подъемная сила – с 28,5 до 78,5 дин. Дальнейшее повышение температуры от 33 до 38° увеличивает частоту взмахов крыльев всего на 6 Гц. При этом подъемная сила летательного аппарата практически не меняется (Esch, 1976).

ТЕРМОАДАПТАЦИЯ

ТЕМПЕРАТУРА ТЕЛА ПЧЕЛ

У взрослых членов пчелиной семьи температура тела меняется в широких пределах в зависимости от внешних условий и функционального состояния. В свою очередь, возможность реализации различных поведенческих реакций может лимитироваться температурой тела. Наименьший ее диапазон характерен для развивающихся членов семьи, находящихся на различных стадиях постэмбрионального развития, наибольший – для стадии имаго.

Развивающиеся особи. Температуру тела личинок и куколок регистрировали на сотах, помещаемых без пчел в термостаты. Для измерения температуры использовали микротерморезистор СТ1-19 (диаметр чувствительного элемента около 0,5 мм). Он контактировал с личинкой или куколкой. В случае измерения температуры куколки датчик вводили в ячейку через прокол в крышечке ячейки.

Установлено, что температура тела 5–6-дневной личинки, находящейся на рамке среди 720–840 ячеек разновозрастного расплода, помещенного без взрослых пчел в термостат с температурой 33 ± 0,05°, в течение 1–3 ч (в дальнейшем голодные личинки покидают ячейки; см «Организация группового поведения») поддерживается на уровне 34,6 ± 0,024° ($Cv = 0{,}3\%$). В таких же условиях температура тела 1–3-дневных куколок на 0,2–0,4° ниже, чем у личинок. Быстрое нагревание и охлаждение расплода побуждает медленное понижение или повышение его температуры, которая постепенно устанавливается на уровне, превосходящем внешнюю. Например, если рамку с запечатанным расплодом переставить из термостата с 33,5° в термостат с 38,5°, то температура тела у куколки, находящейся в центре сотов, в течение 50–60 мин устанавливается на уровне 39,1 ± 0,037° ($Cv = 0{,}6\%$). При понижении температуры с 38,5 до 28,5° куколка охлаждается до 29,3 ± 0,033° ($Cv = 0{,}7\%$) за 4,6–5,4 ч.

Разница в 0,7–0,9° С сохраняется в течение последующих 10 ч.

Следовательно, расплод не реагирует активным изменением термогенеза на колебания внешней температуры. Разница между ней и температурой тела куколок порождается метаболическими процессами, незначительно изменяющимися в диапазоне витальных температур.

Взрослые пчелы. С функциональным состоянием пчел связана их локомоторная активность. От ее форм (полет, перемещение в гнезде, сигнализация, защита жилища, наполнение зобика)

зависит нагрузка на мускулатуру различных эффекторов. С этим связан неодинаковый разогрев различных частей тела пчел.

Полет. Пчелы, как и многие другие насекомые, перед полетом повышают температуру своего тела. Грудь пчел Apis mellifera mellifera, вылетающих из улья при 8–14° С, нагревается до 35,9 ± 0,53°, а A. m. adonsoni при 8–17° – до 37,2 ± 1,77° (Heinrich, 1979). Скорость предполетного разогрева достигает 2,1 ± 0,25° в минуту. При этом сильнее всего разогревается грудь, значительно слабее – брюшко. При 18° температура груди повышается за 5 мин с 20 до 33–36°, а брюшка – всего на 2°, достигая 21–22° (Esch, 1960). На повышение температуры с 16 до 26° разогрев головы увеличивается с 24 до 33° (Heinrich, 1979).

У пчел, вылетающих из улья, температура тела отличается от прилетающих. Превышение температуры груди у вылетающих пчел над прилетающими составляет примерно 7° при внешней температуре до 25°. У пчел A. m. mellifera, возвращающихся в улей при 7–14°, температура груди находится в пределах 30,1 ± 0,21°, A. m. adonsoni при 10–17° – 30,3 ± 0,28°. При этом не обнаружено связи между величиной наполнения зобика и температурой тела пчел (Heinrich, 1979).

Минимальная температура груди летящей пчелы составляет 27°. Ее разогрев увеличивается с повышением температуры воздуха. У пчел, летающих при 8–23°, температура груди достигает 31–32°, при 30° – 42, при 35° – 44 и при 40° – 46 (Heinrich, 1979). У пчел, подлетающих к источнику пищи, разогрев груди и брюшка существенно отличается в зависимости от внешней температуры и очень незначительно – от расстояния: при 20° пчелы, прилетевшей к кормушке в 50 м от улья, температура груди составляет 26,6 ± 0,40°, брюшка – 19,5 ± ± 0,28, при 27° – соответственно 37,3 ± 0,47 и 29,0 ± 0,27; в 300 м при 19° – 27,3 ± 0,33 и 20,0 ± 0,15, при 27° – 34,2 ± 0,33 и 27,5 ± 0,33°; в 600 м при 20° – 27,9 ± 0,26 и 19,1 ± 0,19, при 26° – 36,0 ± 0,14 и 30,2 ± 0,12° (Esch, 1960). Индивидуальная изменчивость разогрева груди у пчел, летающих при 19,5°, когда солнце закрыто перистыми облаками, находится в пределах от 31,0 до 39,3° (Стрельников, 1949).

Температура груди у пчел, впервые прилетающих к кормушке, примерно на 1° ниже, чем у многократно посещающих ее. Но 4–5 следующих друг за другом визитов достаточно, чтобы это различие приблизилось к нулю. Во время наполнения медовых зобиков температура тела, как правило, не меняется. Исключения составляют лишь полеты в ненастную, холодную погоду. В таких случаях пчелы, находясь у кормушки, после понижения температуры тела на 2–3° прекращают наполнение медовых зобиков, разогреваются и затем снова берут корм (Esch, 1960).

Защита гнезда. Температура тела пчел, активно защищающих гнездо, может превосходить внешнюю на 20°. При ее колебаниях от 7 до 19° грудной отдел пчелы Apis mellifera mellifera, нападающей на врага или грабителя, разогревается до 37,7 ± 0,26°, а у A. m. adonsoni при 8–20° – до 37,5 ± 0,22°. Температура тела пчел, атакующих своих врагов, коррелирует с внешней. Ее повышение отражается на увеличении температуры груди. Во время атаки при 24° грудь разогревается до 39°, а при 26° – до 40–41°. Увеличение расстояния от улья до объекта атаки и понижение температуры уменьшают разогрев возбужденной пчелы. Грудь пчелы, акатующей на расстоянии 1–5 м от улья, при 9° разогревается до 35,4°, а при 12°, но в 5–10 м от улья – до 33,1° (Heinrich, 1979).

Обогрев и охлаждение гнезда. В центральной и других зонах гнезда, занятых расплодом, пчелы стремятся поддерживать довольно стабильную температуру. Стабильность терморегуляции уменьшается к периферии гнезда (см. «Организация группового поведения»). В соответствии с этим различается обычно активность термогенеза пчел. У части из них, находящейся в пассивном состоянии на периферии гнезда, температура в летнее время может почти не отличаться от окружающей внутригнездовой температуры воздуха.

Пчелы, обогревающие гнездо в активный период жизни семьи, нередко внешне не отличаются от пассивных пчел, находящихся на периферии. Тем не менее температура их тела постоянно изменяется. Повышения температуры носят обычно скачкообразный характер. В периоды термогенеза температура грудного отдела может повышаться со скоростью 1,9 ± 0,13° в минуту. Например, у пчелы, обогревавшей гнездо в течение 1,5 ч, температура грудного отдела изменялась от 34 до 38°. Различие между его температурой и окружающим воздухом находилось в пределах 1,5–6° С. Весь период термогенеза представлял собой серию кратковременных, не упорядоченных по амплитуде и длительности периодов повышения и понижения температуры. За каждым из периодов ее подъема на 2–3° следовало медленное понижение. Оно происходило примерно до 35°. Благодаря этому температура окружающего воздуха не выходила за пределы 30–34° (Esch, 1960).

Повышение температуры за пределы оптимальной побуждает пчел охлаждать гнездо. Одна из форм быстрого реагирования на перегрев гнезда выражается в том, что пчелы машут крыльями, создавая поток воздуха. Эти пчелы находятся в различных частях гнезда и у летка. Грудь пчел-вентилировщиц при 30° разогревается до 44° (Schulz – Langner, 1958).

Сигнальщицы и мобилизируемые ими пчелы. Температуру тела пчел, сигнализирующих о месте обнаруженного корма танцем,

определяли с помощью медно-константановой термопары (диаметр проволок от 0,01 до 0,05 мм). Ее вводили в грудной отдел пчелы через прокол в хитине. Для измерения температуры брюшка спай термопары помещали между его 3-м 4-м сегментами. Пчел ловили и удерживали во время измерения температуры деревянным пинцетом (Esch, 1960).

Температура груди сигнальщицы находилась в пределах 29–38°. Брюшко разогревалось на 6–10° меньше, чем грудь. Температура тела сигнальщицы повышалась с увеличением количества циклов танца. При внешней температуре 18° температура груди сигнальщицы, оповещающей об источнике пищи, расположенном в 300 м от улья, после второго цикла танца достигала 24,5°, брюшка – 22,0°, после третьего – соответственно 25,5 и 22,0°, после четвертого – 25,5 и 20,5°, после пятого – 28,5 и 20,0° и после шестого – 29,0 и 22,0°. С увеличением расстояния до указываемой цели разогрев сигнальщиц уменьшался, а рост температуры оказывал противоположное влияние. У пчел, сигнализирующих об источнике пищи, находящемся в 50 м от улья, при 18° грудь разогревалась до 35 ± 0,94°, брюшко – до 25,9 ± 0,61°, при 27° – соответственно до 34,4 ± 0,92 и 29,0 ± 1,03°; в 300 м при 18° – до 30,2 ± 0,18 и 20,2 ± 0,26°, при 25° – до 35,1 ± 0,24 и 28,4 ± 0,42°; в 600 м при 18° – до 29,1 ± 0,26 и 19,6 ± 0,26°, при 25° – до 34,3 ± 0,29 и 25,8 ± 0,36°.

Пчелы, активизируемые и мобилизуемые сигнальщицами во время перемещения за ней по сотам, повышали температуру тела. При температуре окружающего воздуха от 32 до 33° грудь мобилизуемых пчел за 2,2 мин повышалась с 33–33,5 до 39,5°. Скорость их разогрева составляла в среднем 2,7° в минуту. Это совпадает с динамикой разогрева пчелы во время подготовки к полету.

Механизмы, детерминирующие температуру тела. Они определяются динамикой термогенеза и теплоотдачи. Термогенез зависит от состояния насекомого и в первую очередь – от его активности. Теплоотдача определяется в основном внешней температурой. Немаловажное значение имеет поглощение солнечной энергии.

Термогенез. Он связан преимущественно с мышечной активностью. Во многих случаях производство тепла – побочный результат мышечной активности, например, при передвижениях внутри и вне жилища. Независимо от потребности в тепле, необходимом для реализации того или иного акта жизнедеятельности, его количество прямо коррелирует с двигательной активностью.

Неравномерное распределение мышц в теле служит основной причиной неодинакового разогрева различных частей тела пче-

лы. Наибольшими возможностями для генерации тепла располагает грудной отдел, так как в нем сосредоточена наибольшая масса мышц. Мышцами грудного отдела обеспечивается работа летательного аппарата и ног, т. е. основных органов, функционирование которых определяет уровень локомоции. Из большого количества мышц грудного отдела превалирующая теплогенераторная функция принадлежит мощным фибриллярным мышцам непрямого действия. Сокращаясь, они деформируют экзоскелет груди, благодаря чему крылья совершают летательные движения.

Роль фибриллярных мышц непрямого действия как генераторов тепла показана в электрофизиологических экспериментах (Esch, 1964, 1976). В ходе этих исследований одновременно регистрировали температуту грудного отдела, вибрации его экзоскелета под действием мышц непрямого действия и электрические процессы в этих мышцах. В результате обнаружено, что выделение тепла всегда сопровождается генерацией потенциалов действия. С увеличением частоты их следования происходит подъем температуры грудного отдела. Она находится на уровне около 24° С, когда потенциалы действия в фибриллярных мышцах следуют с частотой 8–9 Гц. При ее повышении до 12–13 Гц температура груди достигает 38°.

Разогрев пчел не всегда сопровождается значительным повышением их двигательной активности. Выше отмечено, что внешне пассивные пчелы могут быстро повышать температуру грудного отдела. В этом случае тепло генерируется в результате микровибраций грудных мышц непрямого действия, что подобно явлению дрожи у млекопитающих.

При этом фибриллярные мышцы, работая в режиме теплогенерации, не возбуждают требующихся для полета деформаций экзоскелета груди. Возникающие же микровибрации грудного отдела следуют в форме пакетов импульсов, регистрируемых вибрационным датчиком. Частота следования потенциалов действия в фибриллярных мышцах при такой форме термогенеза не превышает 10 Гц. С повышением уровня электрической активности изменяются формы мышечной деятельности. Увеличению тепловыделения мышцы сопутствует повышение амплитуды сокращения мышц и деформации экзоскелета. В результате крылья начинают заметно перемещаться в дорсовентральной плоскости.

Температура тела пчел, находящихся в состоянии покоя и не генерирующих тепло, слабо отличается от температуры окружающего воздуха. Но особи, тело которых освещено лучами солнца, разогреваются за счет поглощения покровами солнечной радиации. Она также увеличивает разогрев активных пчел. Например, грудь пчел, летающих при температуре 24° под открытыми лучами солнца, разогревается до 37°, что на 3–4° выше, чем при такой же внешней температуре, но в то время, когда солнце

закрыто облаками. Трутни, имея большую массу тела, разогреваются, летая под открытыми лучами солнца, сильнее, чем пчелы. В солнечные дни при 24° температура груди летящего трутня достигает 41° (Schulz – Langner, 1958; Heinrich, 1979).

Отдача тепла телом пчелы происходит в основном за счет теплопроводности, конвекции, излучения и испарения. При этом скорость охлаждения тела зависит от температурного градиента между покровами пчелы и окружающей средой. Существенное влияние на теплоотдачу оказывают скорость воздушного потока и его влажность. Увеличение скорости движения воздуха и понижение его влажности ускоряют охлаждение тела пчелы.

Теплопроводность покровов тела пчелы определяется их теплоизоляционными свойствами. Повышению теплоизоляции способствует наличие волосков, покрывающих экзоскелет. Наличие воздушных мешков, расположенных в периферических частях тела, также уменьшает теплоотдачу за счет снижения теплообмена между внутренними отделами и экзоскелетом.

В состоянии пассивного охлаждения происходит практически экспоненциальное понижение температуры тела пчелы. Об этом свидетельствует уменьшение температуры наркотизированных пчел. Их нагревали в инфракрасных лучах до 40° С, а затем наблюдали за понижением температуры при 22° (Esch, 1960). Оказалось, что понижение температуры груди до 30° происходило примерно за 35 с, что составляло в среднем 0,43° в секунду. Дальнейшее охлаждение шло с меньшей скоростью. С 35 до 25° температура пчелы понижалась за 60–70 с, с 25 до 23° – за 70–80 с.

Ускорению охлаждения активной пчелы способствует испарение воды дыхательной системой. Поэтому в одинаковых условиях с активизацией пчелы ее охлаждение в результате потерь воды возрастает. Однако доля теплопотерь через испарение относительно невелика. Даже во время полета, сопряженного с большими затратами энергии, охлаждение за счет испарения составляет не более 10% от общей суммы теплопотерь (Esch, 1960).

Поддержание температуры тела путем тепловыделения и охлаждения в результате конвекции, излучения и испарения метаболической воды во многих биологических ситуациях вполне обеспечивает нормальную жизнедеятельность пчел. Главный лимитирующий фактор, ограничивающий витальный диапазон использования этих сопутствующих форм терморегуляции, – внешняя температура. Пассивных средств терморегуляции вполне достаточно для полета при 15–25°. При внешней температуре, превышающей 25°, пчелы во избежание перегрева вынуждены пользоваться активной терморегуляцией. На это указывает относи-

тельное уменьшение разогрева тела пчелы с повышением внешней температуры. При 19,5° температура груди летящей пчелы превосходит внешнюю в среднем на 17,9°, при 30° – на 12 и при 40° – на 6° (Стрельников, 1949; Heinrich, 1979).

Механизм интенсификации охлаждения пчелы при высокой температуре связан с дополнительным выделением воды. Как только грудь пчелы достигает 36° С, она выделяет жидкость. Летящая пчела выделяет жидкость в месте сочленения грудного и брюшного отделов и, не прекращая полет, передними ногами растирает ее по вентральной поверхности тела. Испарение воды, усиливаемое встречным воздушным потоком, способствует охлаждению пчелы (Esch, 1976).

Голова летящей пчелы охлаждается жидкостью, выделяющейся, по-видимому, из зобика и накапливающейся у ротового аппарата (Heinrich, 1973 а). Выделение этой жидкости способствует также охлаждению груди. У пчел, занимающихся доставкой воды и нектара при внешней температуре 40°, температура груди после выделения жидкости уменьшалась соответственно с 40 и 44° до 39 и 43°. Пчелы-пыльценосы, не выделявшие жидкость, имели температуру груди около 44°. Предполагается, что снижение лётной активности пчел-пыльценосов при высокой температуре связано с тем, что они не имеют запасов жидкого корма в зобиках и поэтому лишены возможности охлаждаться (Cooper et al., 1985).

Немаловажная роль в механизме регуляции температуры тела принадлежит способности пчел быстро и в широких пределах изменять скорость метаболизма. Свободно передвигающиеся пчелы, находящиеся вне гнезда, могут быстро менять интенсивность обмена веществ в связи с изменением внешней температуры. При ее повышении с 10 до 30° С потребление кислорода увеличивается в среднем в 57 раз. Наибольшее изменение обмена веществ приходится на первую половину указанного диапазона повышения температуры. С повышением температуры от 10 до 20° обмен веществ увеличивается в 55 раз, а от 20 до 30° – всего в 1,4 раза. Дальнейшее повышение температуры отражается на понижении потребления кислорода. При 40° С оно в 1,6 раза ниже, чем при 30° (Еськов, 1977).

Разное увеличение потребления кислорода при повышении температуры от 10 до 20° связано с переходом из пассивного состояния к активной деятельности. Пассивное состояние при относительно низкой температуре является приспособлением, позволяющим экономить энергетические запасы. Когда внешняя температура выходит за верхнюю границу оптимального диапазона, пчела также реагирует понижением интенсивности обмена веществ. В этом случае снижение затрат энергии на метаболические процессы ведет к уменьшению тепловыделения.

Температура влияет на скорость биохимических процессов, протекающих в организме. Поэтому любая ткань и орган реагируют на изменение температуры. Однако имеются и специализированные структуры, специфически реагирующие на термостимуляцию. По форме реагирования их делят на две категории – холодовые и тепловые рецепторы. Те и другие реагируют на колебания температуры изменением количества генерируемых импульсов. Благодаря этому они служат индикаторами изменения температуры, запускающими реакции, посредством которых обеспечивается тепловой гомеостаз организма. Функциональная особенность холодовых рецепторов заключается в том, что они отвечают врéменным повышением импульсации на охлаждение. С повышением температуры импульсация этих рецепторов уменьшается или полностью прекращается. В противоположность этому тепловые рецепторы отвечают повышением импульсации на нагрев.

У пчел функцию холодовых рецепторов выполняют целоконические и ампуловидные сенсиллы, расположенные на 8 дистальных члениках антенн. На каждом из них сенсиллы локализуются группами. Число сенсилл убывает от 1-го к 8-му членику. По данным электрофизиологических исследований (Lacher, 1964), сенсиллы реагируют 10-кратным повышением частоты импульсаций на понижение температуры всего на 3° С (с 26 до 23°). Рецептор быстро адаптируется к охлаждению, что выражается в уменьшении частоты следования импульсов примерно в 2 раза через 1 с после указанного понижения температуры. Чувствительность рецептора находится на уровне десятых долей градуса.

Об этом свидетельствует повышение частоты импульсаций на 0,5 Гц с понижением температуры на 0,25°. Нагрев стимулирует уменьшение активности рецептора. Полное затухание пульсаций регистрируется, когда температура достигает 40–50°. Подобно этому реагируют на изменение температуры плакоидные сенсиллы, выполняющие функцию хеморецепторов. Они прекращают генерацию импульсов, когда температура достигает 45°.

Специализированных тепловых рецепторов у пчел не обнаружено. Эту функцию у них совмещают рецепторы диоксида углерода. Они реагируют повышением частоты импульсов как на нагрев, так и на повышение концентрации диоксида углерода. По строению рецепторы относятся к типу целоконических и ампуловидных сенсилл (Lacher, 1964). Нагрев влияет также на функционирование трихоидных сенсилл, расположенных на теменной части головы и воспринимающих низкочастотные звуковые и электрические колебания. Количество импульсов в электроот-

вете этих сенсилл на адекватную звуковую стимуляцию увеличивается в среднем на 20% с повышением температуры на 10° С (Еськов, 1975).

АДАПТАЦИЯ К ГИПОТЕРМИИ

Холодовое оцепенение. Охлаждение побуждает пчел мигрировать из зоны с неблагоприятной температурой. Высокая чувствительность холодовых рецепторов позволяет пчелам ориентироваться по тепловому градиенту. Если пчелы не имеют возможности покинуть зону охлаждения, то они впадают в холодовое оцепенение. Оно выражается в полном прекращении локомоций. В таком состоянии пчелы могут выживать некоторое время при минусовых температурах, превышающих ее значение, с которого начинается кристаллизация жидких фракций тела.

Порог холодового оцепенения. Он находится на уровне 13,4–13,6° С. При такой температуре одиночно изолированные пчелы впадают в холодовое оцепенение через 30 ± 1,35 мин ($Cv = 21\%$), минимум – через 17 мин, максимум – через 46. Эта температура побуждает неглубокое оцепенение. В случае прикосновения к пчеле, находящейся в состоянии оцепенения в течение указанного времени, она обычно реагирует движением брюшка или ноги. Однако это не побуждает полного восстановления активности даже в том случае, если в клеточку с оцепеневшей пчелой поместить активную особь. Ее прикосновения к оцепеневшей побуждают лишь отмеченную реакцию пчелы, утратившей активность.

С понижением температуры время, побуждающее оцепенение, сокращается. При 8,6–9° пчелы впадают в оцепенение через 9,6 ± 0,29 мин ($Cv = 14\%$), минимум – через 4 мин, максимум – через 12. При 0° С оцепенение наступает через 6,8 ± 0,25 мин ($Cv = 16\%$), минимум – через 2,6, максимум – через 9,4 мин. Пчелы, оцепеневшие при 8–9°, как и при 13,5°, реагируют на сильные вибрации опорного субстрата.

Несмотря на высокую индивидуальную изменчивость продолжительности активной фазы, она в значительной мере совпадает при повторных охлаждениях пчел. Об этом свидетельствуют результаты 3-кратного охлаждения одних и тех же пчел при 8–9°. Они находились каждый раз в оцепеневшем состоянии в течение часа, а перед следующим циклом охлаждения их содержали в клеточках с медом при 25° С. В течение первого цикла охлаждения эти пчелы находились в активном состоянии 10,3 ± 0,75 мин ($Cv = 18\%$), во время второго – 10,8 ± 0,80 ($Cv = 19\%$) и во время третьего – 9,9 ± 0,91 мин ($Cv = 20\%$). У 15% пчел продолжительность активной фазы в течение каждого из трех циклов не отличалась более чем на 0,5 мин, у 45% различие не выходило за пределы 2 мин, у 21% – за 4 и у 20% – превышало

4,1 мин. Максимальное отличие, достигавшее 8–10 мин, было обнаружено у 15% пчел. Среди них были особи, долго сопротивлявшиеся охлаждению повышением локомоции в течение первого или последующих циклов. Например, во время первого цикла одна пчела цепенела через 4,9 мин, а в последующие – через 14,9 и 6,1, другая – вначале через 17,9, а затем – через 7,3 и 12 мин.

Продолжительность активной фазы. Во время охлаждения продолжительность этой фазы зависит от насыщения лимфы сахарами. Пчелы, голодавшие перед охлаждением, при 13,5 ± 0,1° С цепенеют через 9,0 ± 0,19 мин ($Cv = 9\%$), что в 3,3 раза ($P > 0{,}999$) ниже продолжительности их активности непосредственно после изъятия из улья. Активная фаза увеличивается с возрастом. При 0° серые горные кавказские пчелы в возрасте до 2–3 дней цепенеют через 3,8 ± 0,24 мин ($Cv = 28\%$), среднерусские – через 3,5 ± 0,17 ($Cv = 22\%$), а в возрасте 17–35 дней соответственно в 1,8 и 1,9 раза дольше сопротивляются охлаждению. Это связано с большей двигательной активностью пчел старших возрастных групп, чем обеспечивается разогрев их тела.

Продолжительность жизни. В состоянии холодового оцепенения скорость метаболизма резко снижается. Потребление кислорода при +10° у пчел старших возрастных групп в 67 раз ниже, чем при 30–35°, а у молодых – в 27 раз. С понижением температуры охлаждения до 0° эти различия возрастают в 217 и 85 раз, что сходно, но не аналогично уменьшению обмена веществ у диапаузирующих насекомых. В отличие от диапаузы оцепенение позволяет переносить лишь кратковременное охлаждение. При +10° С оцепеневшие пчелы живут 50–80 ч. С понижением температуры до 0° продолжительность их жизни сокращается в среднем в 1,2 раза, до –5° – в 14,4 и до –10° – в 76 раз. Их гибель не связана с наличием корма в зобиках. Его содержится обычно свыше 5–10 мг у многих из числа погибших пчел. Следовательно, продолжительность жизни в состоянии оцепенения уменьшается с ограничением возможности использования запасов сахаров, находящихся в лимфе. Но с активностью питания пчел в период, предшествующий охлаждению, связана их устойчивость к гипотермии.

Сердечная деятельность. Активность сердечной деятельности контролировали по изменению связанных с ней электрических процессов. Для их регистрации использовали усилитель с входным сопротивлением на частотах до 5 кГц не ниже 3 гОм и уровнем шумов, приведенных ко входу, не более 50 мкВ. Активный вольфрамовый электрод вводили в шейное сочленение, индифферентный – в брюшко. Предварительно пчел обездвиживали инъекцией в брюшную полость 10%-ного раствора уретана.

К выходу усилителя параллельно подключались катодный осциллограф и аналоговый самописец Н-338 (рис. 37).

Электрическая активность, связанная с сердечной деятельностью пчелы, ее электрокардиограмма (ЭКГ), представляет собой относительно упорядоченные циклически повторяющиеся двухфазные колебания. В цикле может быть от одного до нескольких электрических периодов, среди которых четко отличаются по амплитуде два типа колебаний, которые в дальнейшем будут именоваться высоко- и низкоамплитудными. Структура ЭКГ претерпевает существенные изменения от начала охлаждения пчел до полного прекращения электрической активности, вызываемой холодовым оцепенением. Временные приостановки электрической активности начинаются через 5,4 ± 2,2 мин ($Cv = 76\%$) пребывания пчел при +5°. Полная асистолия наступает через 8,7 ± 2,16 мин ($Cv = 74\%$), максимум – через 24 мин. Продолжительность первых временных приостановок электрической активности составляет 14 ± 2,1 с ($Cv = 82\%$). Перед полной асистолией они уменьшаются до 9 ± 1,6 с ($Cv = 68\%$). Соответственно этому периоды возобновления электрической активности уменьшаются с 13 ± 3,8 с ($Cv = 54\%$) до 4 ± 0,9 с ($Cv = 76\%$).

Охлаждение влияет на количество электрических колебаний в цикле ЭКГ. При 23–26° С он содержит в среднем 1,7 ± 0,06 ($Cv = 21\%$) электрических колебаний, из них одноперiодных – около 60%, двухпериодных – 25, трехпериодных – 14 и четырехпериодных – 1%. Через минуту охлаждения количество одноперiодных колебаний увеличивается в среднем до 92% за счет уменьшения двух- и трехпериодных соответственно до 6,4 и 1,6%. К 3-й минуте генерация трех- и четырехпериодных циклов прекращается, но количество двухпериодных достигает 11%, а к 5-й минуте – 30%. Трехпериодные циклы вновь возникают перед полной асистолией. Их представительство в ЭКГ достигает 7%, а двухпериодных – 32%. В это время цикл ЭКГ по количеству электрических колебаний приближается к исходному уровню, составляя 1,6 ± 0,12 периода ($Cv = 48\%$).

Наряду с изменением состава циклов меняется их продолжительность (табл. 9, см. рис. 37). К концу первых 5 мин охлаждения длительность одноперiодных циклов возрастает в 3,1 раза ($P = 0{,}999$). К этому же времени двухпериодные циклы увеличиваются по продолжительности в 2,1 раза ($P = 0{,}999$). Перед полной асистолией (обычно на 9–10-й минуте от начала охлаждения) наблюдается снижение продолжительности циклов, но в это время она бывает в 1,6–2,7 раза выше, чем при температуре 23–26° С.

В связи с охлаждением по-разному изменяется частота и амплитуда высоко- и низкоамплитудных электрических колебаний

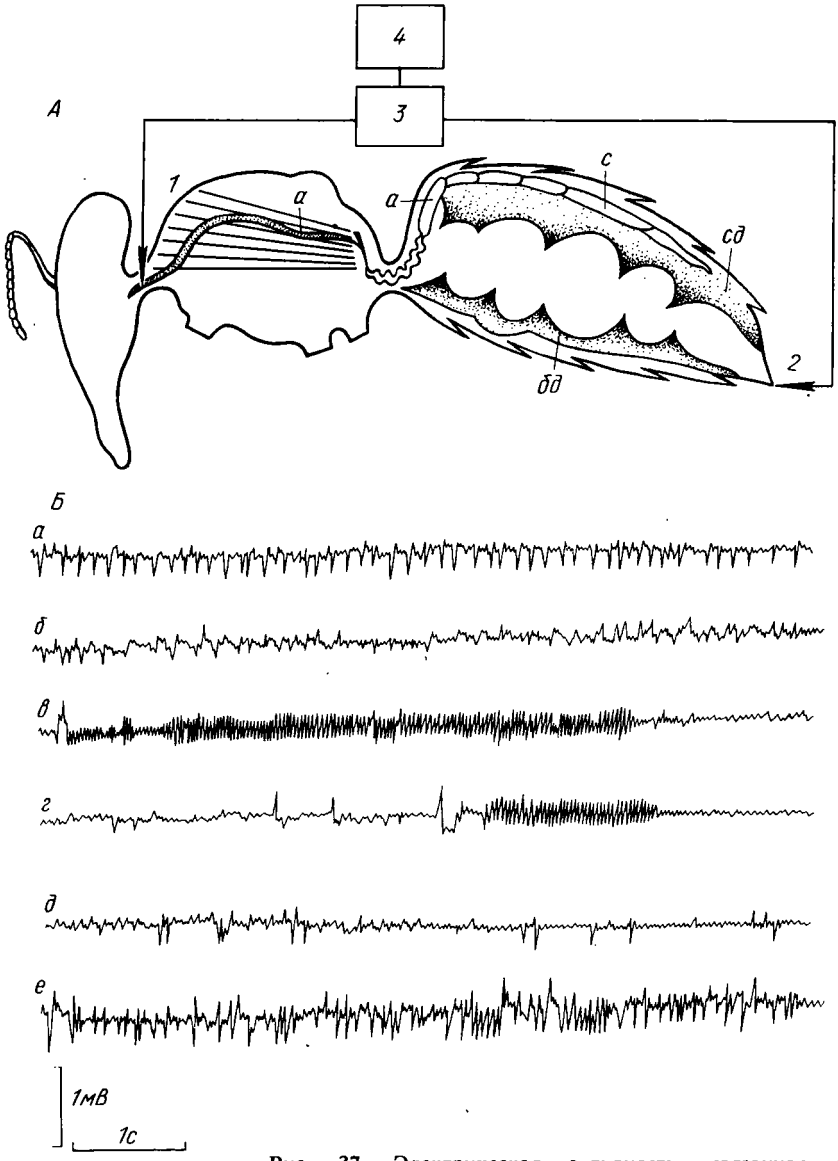


Рис. 37. Электрическая активность, связанная с сердечной деятельностью пчелы:

А – регистрация ЭКГ (*1–2* – электроды, *3* – усилитель, *4* – осциллограф) и система кровообращения пчелы (*а* – аорта, *с* – сердце, *сд* – спинная диафрагма и *бд* – брюшная диафрагма); *Б* – изменение структуры ЭКГ рабочей пчелы в связи с охлаждением при +5° С до состояния холодового оцепенения и во время активизации при 23–26°: *а* – через 2 мин охлаждения; *б* – через 8 мин охлаждения; *в*, *г* – перед полной асистолией в период охлаждения; *д* – начало периода восстановления электрической активности при активизации; *е* – через 10 мин от начала активизации

9. Изменение структуры ЭКГ в процессе холодового оцепенения

Показатели ЭКГ	Исходно при 23–26° С		При 0° С через, мин					
			1		5		10	
	M±*m*	*Cv*, %	*M*±*m*	*Cv*, %	*M*±*m*	*Cv*, %	*M*±*m*	*Cv*, %
Продолжительность циклов, мс, включающих периоды:								
1	13±0,3	28	31±0,9	61	41±2,5	35	22±0,8	11
2	47±6,2	33	78±9,1	38	101±4,8	24	91±5,2	6
3	86±1,1	22	92±8,3	34	Не зарегистрированы		203±8,8	17
Частота следования колебаний, Гц:								
высокоамплитудных	4,2±0,24	,49	Не зарегистрированы		3,6±0,29	31	2,7±0,21	26
низкоамплитудных	5,8±0,24	46	6,9±0,67	49	5,6±0,61	68	4,3±0,32	34
Амплитуда колебаний мкВ:								
высокоамплитудных	647±11,2	29	Не зарегистрированы		683±1,3	11	698±6,9	12
низкоамплитудных	287±6,4	41	280±6,9	38	238±7,9	32	187±8,8	47

(см. табл. 9, рис. 37). Непосредственно после начала охлаждения в первые 1–3 мин исчезают высокоамплитудные колебания. Они вновь возникают после 4–6 мин охлаждения, следуя с меньшей частотой, чем при температуре 23–26°. Ко времени приближения полной асистолии она уменьшается в среднем в 1,5 раза ($P = 0{,}999$). В отличие от этого низкоамплитудные колебания сохраняются на протяжении всего времени охлаждения (кроме периодов полных временных прекращений электрической активности). К концу 1-й минуты частота возрастает в 1,2 раза ($P = 0{,}95$), а в дальнейшем снижается (см. табл. 9). Амплитуда высокоамплитудных колебаний со времени появления на 4–6-й минуте от начала охлаждения ко времени полной асистолии незначительно возрастает (примерно на 5%), а амплитуда низкоамплитудных уменьшается в 1,2 раза ($P = 0{,}95$).

Значительные изменения структуры ЭКГ происходят преимущественно после врéменных приостановок электрической активности. Ее восстановлению предшествует появление отдельных высоко- и низкоамплитудных циклов. После этого следуют обычно серии одноперíодных низкоамплитудных колебаний. Их частота изменяется в течение периодов восстановления сердечной деятельности: в начале периода она составляет 12 ± 4,2 Гц ($Cv = 96\%$), в середине – 35 ± 4,6 ($Cv = 53\%$) и в конце – 19 ± 4,2 Гц ($Cv = 59\%$). Амплитуда незначительно изменяется в течение этого времени: вначале – 87 ± 5 мкВ ($Cv = 46\%$), в середине – 112 ± 3 ($C = 37\%$) и в конце – 106 ± 3 мкВ ($Cv = 34\%$).

Восстановление активности. Оцепеневшие пчелы не могут активизироваться, находясь при температуре, стимулировавшей это состояние. Время, необходимое для активизации, зависит от продолжительности и глубины охлаждения.

Продолжительность периода активизации. Пчелы, находившиеся в течение часа при 13,5 ± 0,1° С, активизировались при 25° через 2,8 ± 0,32 мин ($Cv = 52\%$), минимум – 1,7, максимум – 5,0 мин. При таких же условиях на активизацию пчел, находившихся при 8,6–9,0°, требовалось 6,4 ± 0,23 мин ($Cv = 16\%$), минимум – 4,0, максимум – 7,7 мин. Время активизации при одинаковой температуре охлаждения существенно изменяется в зависимости от продолжительности оцепенения. Пчелы, находившиеся в оцепенении при 0° в течение 2–3 мин, активизировались через 2,1 ± 0,11 мин ($Cv = 32\%$). С увеличением экспозиции такого охлаждения до 1,5 ч время активизации возрастало до 13,7 ± 1,62 мин ($Cv = 49\%$), а после 11,5 ± 2,5 ч – до 36,8 ± 4,04 мин ($Cv = 85\%$). Голод ускоряет активизацию. Например, пчелы, имевшие перед охлаждением неограниченный доступ к меду, после пребывания в течение

14,5 ч при 0° активизировались при 24° через 48 ± 4,1 мин ($Cv = 66\%$), а голодавшие – через 27 ± 2,9 мин ($Cv = 32\%$).

На скорость восстановления активности пчел, находившихся в оцепенении в одинаковых условиях, сильное влияние оказывает температура, при которой они активизируются. На повышение температуры с 25 до 50° активизация пчел, находившихся в течение 12 ч при 0°, ускоряется в 2,9 раза ($P > 0{,}999$). Однако такое резкое изменение температуры значительно снижает жизнеспособность пчел. Их гибель при 25° не превышает 0,3–0,5%, а при 50° достигает 66 ± 74%.

Сердечная деятельность. Электрическая активность, связанная с сердечной деятельностью, при 23–26° С восстанавливается у пчел, находившихся при 0° в течение 60 мин, через 6,4 ± 2,1 мин ($Cv = 74\%$). Вначале появляются одиночные, затем двойные и тройные циклы ЭКГ, интервалы между которыми колеблются от 0,3 до 1,6 с (см. рис. 37). В первые 3–5 мин однопериодные циклы составляют в среднем 86%, двухпериодные – 11 и трехпериодные – 3%. В интервале между 6-й и 10-й минутами от начала активизации количество однопериодных циклов возрастает до 92%, а двухпериодных сокращается до 6%. В дальнейшем состав циклов возвращается к исходному уровню, который был до охлаждения. Длительность циклов нормализуется в течение первых 3–5 мин от начала восстановления электрической активности.

В первые 8–12 мин от начала активизации генерируются преимущественно низкоамплитудные колебания. Высокоамплитудные регистрируются с 11-й до 14-й минуты. К 20-й минуте их частота практически достигает исходного уровня, увеличиваясь за это время в 6,5 раза ($P > 0{,}999$). В противоположность этому частота низкоамплитудных колебаний в начале активизации превосходит исходный уровень в 1,9 раза и через 18–26 мин приближается к нему. Амплитуда ЭКГ практически сразу же после активизации достигает исходного уровня (см. рис. 37).

Температура максимального переохлаждения (ТМП). Пчелы могут находиться некоторое время в оцепеневшем состоянии ниже 0°. Максимальное охлаждение, которое в состоянии перенести пчела, определяется температурой замерзания жидких фракций ее тела, после чего они погибают в результате повреждения клеток (рис. 38). Эта температура меняется в онтогенезе пчел. У личинок рабочих особей ТМП находится в пределах – 8,9 ± 0,17° ($Cv = 6{,}5\%$). У куколок она понижается к 4–7-му дню после запечатывания ячеек, достигая –15,8 ± 0,52° ($Cv = 14\%$), а к окончанию постэмбрионального развития повышается до –8,1 ± 0,78° ($Cv = 29\%$). В начале имагинальной стадии у пчел наименьшая устойчивость к замер-

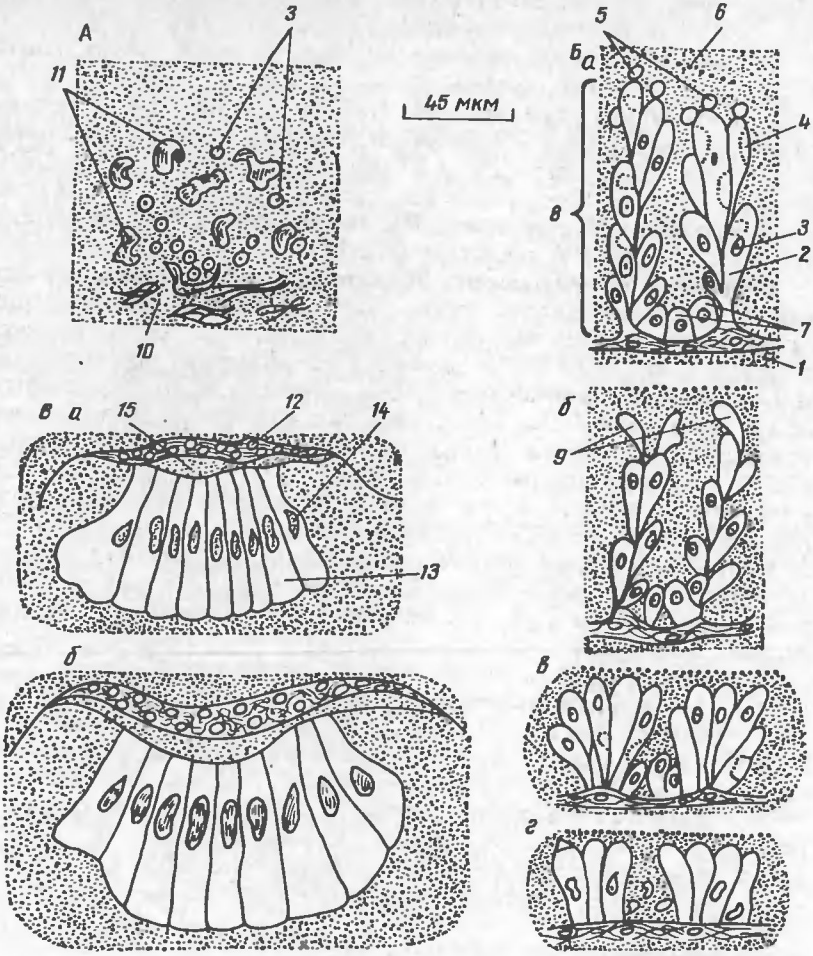


Рис. 38. Структурные изменения кишечника при гипо- и гипертермии (по Еськову и соавт., 1989):

А – разрушение стенки средней кишки после замерзания; *Б* – микроструктура стенки средней кишки: *а* – исходное состояние; *б* – при 50° С в течение 30 мин; *в* – при 55° С в течение 10 мин; *г* – при 55° С в течение 25 мин; *В* - микроструктура ректальных желез: *а* – исходное состояние; *б* – после нагревания до 50 °С в течение 30 мин; *1* – мышечный слой; *2* – кишечный эпителий; *3* – ядра эпителиальных клеток средней кишки; *4* – вакуоль; *5* – отшнуровывающиеся пузырьки; *6* – пернтрофическая мембрана; *7* – крипта; *8* – эпителиальная складка; *9* – погибшие клетки; *10* – разрывы в стенке средней кишки; *11* – клеточный детрит (разрушенные клетки); *12* – наружный слой ректальной железы; *13* – клетки внутреннего слоя железы; *14* – ядра железы; *15* – просвет железы

занию. В возрасте до 2–3 дней содержимое головы кристаллизуется в среднем при –7,7°, груди – при –5,5, брюшка – при –6,2, средней кишки – при –6,4 и задней кишки – при –6,7°. С возрастом ТМП снижается. У 15–150-дневных пчел голова замерзает в среднем при –10,2°, грудь – при –7,3, брюшко – при –7,8, средняя кишка – при –7,6 и задняя кишка – при –7,9°. ТМП характеризуется высокой индивидуальной изменчивостью. В одно и то же время у молодых пчел одинакового возраста, развивавшихся в одних и тех же условиях, температура кристаллизации может различаться в 10–11 раз, у старых – в 5–6.

ТМП, как и продолжительность активной фазы перед оцепенением, характеризует холодостойкость пчел. Для выявления соотношения между этими показателями их контролировали у одних и тех же пчел. Их вначале охлаждали до состояния оцепенения при 8° С. В этих условиях они находились в течение часа, после чего их активизировали и определяли ТМП. У одной группы пчел, оцепенение которых происходило в течение 11,2 ± 0,92 мин ($Cv = 22\%$), а активизация – через 8,2 ± 1,23 мин ($Cv = 39\%$), голова замерзала при –9,3 ± 0,32° ($Cv = 9\%$), грудь – при –6,8 ± 1,04 ($Cv = 40\%$) и брюшко – при –6,2 ± 0,23° ($Cv = 9\%$). В другой группе пчел, цепеневших за 11,6 ± 0,57 мин ($Cv = 12\%$) и активизировавшихся за 6,9 ± 0,34 мин ($Cv = 13\%$), ТМП головы составляла –10,8 ± ± 0,24° ($Cv = 6\%$), груди – –4,9 ± 0,86 ($Cv = 46\%$) и брюшка – –6,1 ± 0,72° ($Cv = 31\%$), а в третьей группе оцепенение наступало через 9,6 ± 0,59 мин ($Cv = 15\%$), активизация – через 9,6 ± 1,01 мин ($Cv = 25\%$), голова замерзала при –6,3 ± ± 1,49° ($Cv = 53\%$), грудь – при –4,8 ± 1,5 ($Cv = 69\%$) и брюшко – при –6,0 ± 0,29° ($Cv = 10\%$).

У пчел с одинаковой продолжительностью оцепенения (6,8 мин) и активизации (9,5 мин) температура замерзания могла существенно отличаться. Например, у одной из пчел содержимое головы кристаллизовалось при –11,5°, груди – при –7,8, брюшка – при –7,5°, а у другой – соответственно при –9,9, –4,0 и –6,5°.

Следовательно, реагирование на охлаждение и устойчивость к замерзанию не имеют взаимосвязи. Продолжительность активной фазы во время охлаждения зависит от поведения, устойчивость к замерзанию – от биохимического состава жидких фракций тела.

Не обнаружено связи между состоянием жирового тела, депонируемого в брюшной полости, и ТМП. Исследование выполнено в период зимовки пчел (Еськов, 1984). Это время выбрано потому, что в течение зимы физиологическое состояние пчел существенно меняется, а состав семьи практически не обновляется. С декаря по февраль пчел отбирали небольшими груп-

пами – по нескольку десятков. У каждой из них вначале регистрировали ТМП, а затем определяли степень развития жирового тела. Жировое тело в декабре находилось на уровне 4,5 ± 0,02 балла ($Cv = 3\%$), с января до февраля оно уменьшилось с 4,4 ± 0,02 ($Cv = 2\%$) до 3,9 ± 0,02 балла ($Cv = 3\%$). ТМП этих пчел в декабре составляла –9,0 ± 0,09° ($Cv = 4\%$), в январе – –12,6 ± 0,07 ($Cv = 3\%$) и в феврале – –8,1 ± 0,08° ($Cv = 4\%$).

При различном содержании жира и азота ТМП прослежена на одновозрастных пчелах летней генерации. Температура замерзания содержимого брюшка находилась в пределах от –1,9 до –6,6°, минимальное количество жира составляло 6,03, максимальное – 10,85%. Коэффициент корреляции между ТМП и содержанием жира равнялся –0,09 ± 0,17. Содержание азота менялось в диапазоне 10,58 – 12,66%, а коэффициент корреляции с ним температуры замерзания был на уровне 0,05 ± 0,52. Это подтверждает результаты исследований на зимующих пчелах об отсутствии связи между ТМП и содержанием резервных веществ в их теле (Еськов, 1984).

Из показателей, характеризующих физиологическое состояние пчел на температуру замерзания существенно влияет содержание общей воды. Эта связь четко прослеживается на разновозрастных пчелах, одновременно изъятых из улья. Например, у пчел с ТМП груди от –6 до –8, от –8,1 до –9,0 и от –9,1 до –12° воды содержалось соответственно 72 ± 2,3% ($Cv = 9\%$), 68 ± 1,8% ($Cv = 12\%$) и 65 ± 1,7% ($Cv = 14\%$).

Изменение содержания воды в задней кишке в связи с различной диетой пчел, находившихся в течение 14 дней в энтомологических садках, также существенно влияет на ТМП (Еськов, Бабкина, 1988). У пчел, питавшихся 20%-ной сахарозой, в задней кишке содержалось 95,9 ± 0,70% воды ($Cv = 2,1\%$). Ее замерзание происходило при –2,0 ± 0,16° ($Cv = 64$), а у потреблявших 60%-ный раствор было 83,5 ± ± 2,45% воды ($Cv = 8,3\%$) и содержимое кишки кристаллизовалось при –4,4 ± 0,26° ($Cv = 39\%$). Различие в 2,2 раза имело высокий уровень доверительной вероятности ($P < 0,999$).

Вместе с тем степень наполнения ректумов не влияет на температуру их замерзания. Об этом свидетельствуют измерения этих показателей у пчел, взятых из улья во время зимовки:

Масса ректумов, мг	ТМП, °С
10	–9,7±0,3 ($Cv = 8\%$)
11–20	–9,6±0,2 ($Cv = 6\%$)
21–30	–9,7±0,2 ($Cv = 6\%$)
21–30	–9,7±0,2 ($Cv = 7\%$)
31–40	–9,4±0,3 ($Cv = 9\%$)
Выше 41	–9,5±0,3 ($Cv = 10\%$)

Из физических факторов среды понижение температуры замерзания побуждает жизнь в атмосфере с повышенной концентрацией диоксида углерода. Его влияние уменьшается с понижением ТМП. Например, содержание молодых пчел летней генерации в течение 10 дней в 10%-ном диоксиде углерода понижало температуру кристаллизации груди с $-2,4 \pm 0,3°$ ($Cv = 16\%$) до $-7,4 \pm 0,8°$ ($Cv = 19\%$). За это же время ТМП контрольной группы пчел, живших при свободном доступе воздуха, понижалась всего до $-3,7 \pm 0,5°$ ($Cv = 17\%$). Содержание зимующих пчел с исходным уровнем ТМП, равным $-9,6 \pm 0,2°$ ($Cv = 9\%$), в условиях повышенной концентрации диоксида углерода понижало температуту замерзания на 16%. В контрольной группе за это время она практически не изменялась (Еськов, 1984). Повышение концентрации диоксида углерода в ульях в связи с понижением внешней температуры также приводит к понижению ТМП (Еськов, Бабкина, 1989). У пчел, зимовавших под открытым небом при температуре $-12 \pm 10°$ С, содержимое головы замерзало при $-12,7 \pm 0,25°$, груди – при $-6,0 \pm 0,64°$ ($Cv = 47\%$), а у пчел, находившихся в помещении при $+1,5 \pm 1°$, эти показатели были равны $-12,2 \pm 0,32°$ ($Cv = 10\%$) и $-4,8 \pm 0,81°$ ($Cv = 66\%$).

АДАПТАЦИЯ К ГИПЕРТЕРМИИ

Устойчивость к гипертермии. Она зависит от физиологического состояния пчел. Немаловажное значение имеют факторы, влияющие на интенсивность охлаждения. Объективным показателем, характеризующим устойчивость к гипертермии, служит продолжительность жизни пчел.

Продолжительность жизни. Она зависит от температуры и относительной влажности воздуха. При 18–30%-ной влажности продолжительность жизни с повышением температуры с 45 до 50, 55 и 60° сокращается в среднем в 5,2; 16,1 и 39,2 раза (табл. 10). Увеличение насыщения воздуха водяными парами в 2–3 раза влечет за собой уменьшение продолжительности жизни при 45° С в 1,3 раза, при 50–55° – в 1,6–2 раза.

Влияние трофического фактора. Оно прослежено на пчелах, индивидуально изолированных в сетчатых изоляторах. В течение 10–12 ч они не получали корма, расходуя содержимое медовых зобиков. Затем им давали 20%-ный или 60%-ный раствор сахарозы и по изменению массы тела определяли степень наполнения медовых зобиков. Подопытных пчел содержали в термостатах. В них поддерживалась температура на уровне $25 \pm 0,1$ и $50 \pm 0,1°$ С. Динамику массы тела контролировали через каждые 15 мин (рис. 39). Одновременно у части пчел ампутировали

10. Изменение массы задней кишки, содержания воды в ней и ТМП под влиянием гипертермии пчел при относительной влажности воздуха 20–30% (по Еськову и Бабкиной, 1990)

Условия	Состояние задней кишки					
	Масса, кг		Содержание воды, %		ТМП, °С	
	$M \pm m$	Cv, %	$M \pm m$	Cv, %	$M \pm m$	Cv, %
Пчелы, сохранявшие активность при гипертермии						
Исходно (до начала гипертермии)	18,0±1,82	39	75,3±2,66	14	4,2±0,36	33
При 45 °С через 120 мин	23,8±3,19	42	74,9±1,73	7	4,7±0,43	29
При 45 °С через 240 мин	23,4±2,78	38	72,2±1,30	6	6,5±0,37	18
При 45 °С через 360 мин	27,4±3,98	46	71,9±1,02	4	7,1±0,54	24
При 50 °С через 30 мин	15,3±2,22	44	74,8±2,30	9	4,8±0,58	36
При 50 °С через 60 мин	18,5±1,68	29	74,4±1,52	6	5,9±0,60	32
Исходно (до начала гипертермии)	18,9±1,53	31	87,3±1,46	6	4,2±0,34	32
При 45 °С через 120 мин	14,9±2,33	69	86,4±1,47	5	4,6±0,57	40
При 45 °С через 240 мин	21,4±2,52	35	83,6±2,20	7	5,7±0,58	32
При 45 °С через 360 мин	23,9±4,50	49	79,2±2,67	9	6,1±0,41	19
При 50 °С через 30 мин	14,3±2,86	59	83,9±1,84	6	4,4±0,21	15
При 50 °С через 60 мин	14,6±1,75	38	82,4±1,20	8	4,9±0,52	34
Пчелы, погибшие при гипертермии						
Исходно (до начала гипертермии)	26,6±1,68	28	73,2±1,31	8	4,4±0,33	34
После гибели при 45 через 311,8±±11,62 мин (Cv = = 17%)	34,6±3,01	36	71,8±2,20	13	6,6±0,31	20
После гибели при 50 через 65,5±±3,69 мин (Cv = = 24%)	28,9±1,79	24	79,7±0,888	5	5,8±0,32	23
После гибели при 55 через 19,3±±0,67 мин (Cv = = 16%)	23,8±1,69	27	74,5±1,67	10	5,2±0,31	24
Исходно (до начала гипертермии)	11,6±1,36	52	79,1±1,63	9	3,4±0,28	36

Продолжение

Условия	Состояние задней кишки					
	Масса, кг		Содержание воды, %		ТМП, °С	
	$M \pm m$	Cv, %	$M \pm m$	Cv, %	$M \pm m$	Cv, %
После гибели при 50 С через 53,1±±5,17 мин (Cv = 43%)	19,4±2,27	48	86,7±1,38	6	4,4±0,34	33
После гибели при 60 через 8,1±±0,30 мин (Cv = 17%)	15,9±1,69	46	83,7±1,89	9	4,2±0,25	26
Исходно (до начала гипертермии)	14,1±1,93	60	78,1±1,63	9	3,7±0,31	38
После гибели при 50 через 56,3±±4,71 мин (Cv = 37%)	10,5±1,35	58	79,0±1,65	9	4,5±0,26	26
После гибели при 60 через 7,8±0,26 мин (Cv = 15%)	8,4±1,16	62	77,3±1,81	10	4,0±0,34	38

зобик, определяли его массу и концентрацию находящегося в нем углеводного корма.

Масса тела пчел, потреблявших 20%-ный раствор сахарозы, к окончанию кормления увеличивалась на 56,1 ± 3,78 мг (Cv = 35%), потреблявших 60%-ный раствор – на 68,8 ± 3,09 мг (Cv = 16%). Различие в 1,23 раза ($P < 0{,}999$) практически совпадает с отличием по массе равных объемов этих растворов: у 60%-ного она примерно в 1,2 раза выше, чем у 20%-ного. Следовательно, голодные пчелы одинаково наполняют медовые зобики различными растворами сахарозы.

Пчелы, накормленные 60%-ным раствором сахарозы, жили при 50° С в течение 72,3 ± 5,61 мин (Cv = 30%), 20%-ным – 97,9 ± 4,08 мин (Cv = 16%). Дольше всего жили в этих условиях пчелы, которых перед гипертермией не кормили, но они в течение всего времени жизни при 50° имели неограниченный доступ к поилке. В таких условиях они погибали через 112,2 ± 2,78 мин (Cv = 22%). При 25° предварительно накормленные пчелы жили в течение 1,5–3 сут.

За 75 мин жизни при 25° масса тела пчел, накормленных 20%-ной сахарозой, уменьшалась на 7,7 ± 0,88 мг (Cv = 37%), 60%-ной – на 7,3 ± 0,33 (Cv = 11%), а при 50° – соответственно на 30,6 ± 1,21 (Cv = 13%) и 32,1 ± 1,96 мг (Cv = 15%). Масса тела пчел, потреблявших перед гипертермией воду,

уменьшалась за 75 мин на 32,0 ± 2,03 мг ($Cv = 55\%$). После гибели от гипертермии в зобиках пчел оставалось большое количество корма: у накормленных 20%-ным раствором сахарозы – 19,4 ± 3,53 мг ($Cv = 63\%$), 60%-ным – 25,5 ± ± 4,49 мг ($Cv = 66\%$). Концентрация сахаров в зобиках первых составляла 25 ± 1,1% ($Cv = 16\%$), у вторых – 58 ± ± 0,8% ($Cv = 5\%$).

Следовательно, гибель пчел не была связана с недостатком корма. Продолжительность жизни не коррелировала также с динамикой потребления корма. Коэффициент корреляции между этими показателями был равен 0,02 ± 0,116.

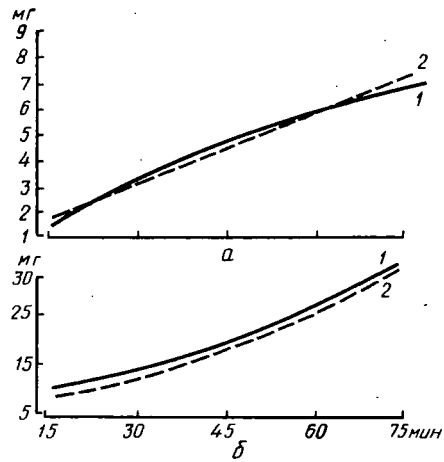


Рис. 39. Динамика массы тела пчел, накормленных раствором сахарозы – 60%-ным (*1*) и 20%-ным (*2*) при 25° С (*а*) и 50° С (*б*)

Таким образом, максимальная активизация пчел при гипертермии происходит в течение первых 15 мин. В это время срабатывают защитные механизмы, неадекватные сложившейся ситуации. К числу биологически нецелесообразных форм реагирования относится реализация миграционной программы, что выражается в повышении двигательной активности. В условиях замкнутой однородной по температуре среде это побуждает дополнительное расходование энергетического ресурса и повышает разогрев тела, что усиливает отрицательное действие гипертермии. К этому же ведет потребление калорийного высококонцентрированного раствора сахаров. Поэтому чем выше их концентрация, тем быстрее погибает пчела. Уменьшению эндотермии и соответственно повышению теплостойкости способствует повышение содержания воды в медовом зобике. Этим объясняется максимальная устойчивость к гипертермии, если пчелы имеют в зобиках запас воды. Она используется для охлаждения за счет тепла, затрачиваемого на испарение.

Роль крыльев. Их влияние на жизнеспособность пчел прослежено при температуре 50° С. Оказалось, что интактные пчелы жили 69,2 ± 3,31 мин ($Cv = 27\%$), с ампутированными крыльями – 56,7 ± 4,75 ($Cv = 46\%$). Максимальное время жизни тех и других находилось в пределах 119–121 мин, минимальное у первых – 34, у вторых – 25 мин. Уменьшение продолжительности жизни в результате ампутации крыльев в 1,22 раза ($P = 0,9$)

указывает на то, что они способствуют повышению охлаждения пчелы.

Морфофизиологические изменения. К быстрым формам реагирования на действие экстремальной температуры относится изменение метаболизма. Длительная гипертермия вызывает морфологические повреждения тканей и органов. Повреждения приобретают необратимый характер, если действие экстремально высокой температуры приближается к летальной экспозиции.

Обмен веществ. В диапазоне температур от 15 до 35° С у пчел доминирует углеводный обмен. На это указывает дыхательный коэффициент, равный или близкий 1. С повышением температуры до 40° дыхательный коэффициент снижается до 0,85 ± 0,03 ($Cv = 7\%$), при 50° – до 0,81 ± 0,03 ($Cv = 9\%$), что свидетельствует об участии в обмене жиров и белков (Еськов, 1983).

Состояние средней кишки. У пчел, подвергавшихся различной экспозиции гипертермии, изучали гистологические изменения средней кишки. Для этого отпрепарированный кишечник фиксировали в 10%-ном нейтральном формалине, а затем заливали в парафин. Срезы окрашивали гемотоксилин-эозином. Глубину повреждения структурных элементов кишки устанавливали подсчетом количества эпителиальных клеток с пикнотическими ядрами (Еськов и соавт., 1989).

У пчел, не подвергавшихся действию гипертермии, толщина средней кишки находилась в пределах 112–122 мкм. Кишка имела множество довольно глубоких складок, у основания которых локализовались мелкие эпителиальные клетки с компактными ядрами. Накопление секрета в эпителиальных клетках, сопровождавшееся набуханием ядер и вакуолизацией цитоплазмы, отчетливо набюдалось в средней части складки, где часто встречались крупноядерные клетки. В цитоплазме этих клеток находились преимущественно перинуклеарные вакуоли.

С ростом эпителиальных клеток к вершине складок они претерпевали морфологические изменения: увеличивались в размере, содержали в цитоплазме крупные вакуоли, многие клетки имели узкое основание и расширенную апикальную часть. Значительная вакуолизация («пенистая» структура) и отшнуровывание цитоплазмы верхушечных клеток складки свидетельствуют о выделении ими секрета в просвет кишки. У этих клеток нередко наблюдался пикноз ядер. Встречались также безъядерные клетки. Между складками находились скопления мелких клеток (см. рис. 38). Они представляли собой центры регенерации эпителия (крипты). Пикнотических ядер было в 5,5 раза меньше, чем непикнотических (табл. 11).

По объему ядер в эпителии средней кишки интактных пчел четко выделялось два класса клеток. Максимум объема ядер

11. Изменение соотношения количества пикнотических и непикнотических ядер в эпителиальных клетках средней кишки при разных режимах термического воздействия: рассчитано по уровню значимости, равному 0,95 (по Еськову и соавт., 1989)

Условие	Доля ядер, %		Доверительный интервал, ±	Ошибка репрезентативности	Коэффициент вариации, %
	непикнотических	пикнотических			
Исходное	84,7	15,3	6,5	3,3	72
При 50° С в течение 30 мин	64,9	35,1	7,5	3,8	96
При 50° С после гибели	45,0	55,0	7,2	3,7	99
При 55° С в течение 10 мин	57,5	42,5	7,3	3,7	99
При 55° С в течение 25 мин	52,9	47,1	7,0	3,6	99

одного класса клеток (по уровню 0,75) ограничивается 10–23 мкм^3, другого класса – 33–40. Представительство первых клеток примерно в 2,5 раза было больше, чем вторых. Среднее значение объемов ядер равнялось 23 ± 1,5 мкм^3 ($Cv = 47\%$).

После 30-минутной экспозиции пчел при 50° С складчатая структура средней кишки сохранялась. Однако толщина стенки уменьшалась в 1,26 раза ($P < 0,99$) и находилась в пределах 89–97 мкм. Значительно уменьшалась выраженность признаков, характеризующих секреторную деятельность клеток. Нередко у вершины складок встречались клетки с явными признаками деструкции. Среднее значение объемов ядер уменьшилось до 19 ± 1,7 мкм^3 ($Cv = 63\%$). Среди них сохранялись оба класса, отличающиеся по объемам, но соотношение между первым и вторым возросло до 3,7 раза (см. рис. 38). Увеличилось также представительство пикнотических ядер. Оно достигло 35 ± 7,5% ($Cv = 96\%$). Интересно, что степень повреждения эпителиальных клеток имела явно выраженную тенденцию уменьшения от вершины к основаниям складок.

Нагрев до 55° С в течение 10 мин повлиял на уменьшение толщины стенки в 2,4 раза ($P < 0,999$). При этом утрачивалась типичная складчатая структура кишки. Места складок можно было обнаружить лишь по расположению групп клеток между криптами. В эпителиальных клетках не прослеживалось каких-либо признаков, отражающих накопление и(или) отделение секрета. Количество клеток с пикнозом ядер увеличивалось в 2,8 раза (см. табл. 11). Средний объем ядер составлял 18 ± 1,3 мкм^3 ($Cv = 52\%$). Среди них представительство первого класса превосходило второй в 5,3 раза ($P < 0,999$). Крипты в основном не имели существенных повреждений, что указывает на воз-

можность регенерации эпителия. Мышечный слой средней кишки также в основном не претерпел заметных изменений.

Наибольшие повреждения происходили после действия летальных экспозиций гипертермии. Резко выраженная деструкция средней кишки наблюдалась у особей, погибших в течение 75–105 мин при температуре 50° С. У таких особей стенка средней кишки уменьшалась в 3,4 раза ($P > 0{,}999$). Ее минимум составлял 28 мин, максимум – 40. Средний объем ядер уменьшился до $11 \pm 1{,}5$ мкм^3 ($Cv = 90\%$), и многие из них были в сморщенном состоянии. По-видимому, с этим связано смещение максимумов объемов ядер обоих классов в сторону уменьшения. Диапазон объема первого класса (по уровню 0,75) ограничивался 4–8 мкм^3, второго – 11–10 мкм^3. Соотношение клеток с пикнотическими ядрами достигло $55 \pm 7{,}2\%$ ($Cv = 99\%$). Практически полное разрушение крипт свидетельствует о необратимости повреждения эпителия. Наблюдалась также деструкция мышечного слоя кишки.

Содержание общей воды в средней кишке после гибели пчел (взятых из улья в конце зимовки) при 50° С уменьшилось у двух разных групп пчел с $70{,}0 \pm 0{,}22\%$ ($Cv = 1\%$) до $61{,}7 \pm 1{,}55\%$ ($Cv = 10\%$) и с $75{,}2 \pm 0{,}56\%$ ($Cv = 3{,}1\%$) до $70{,}0 \pm 0{,}19\%$ ($Cv = 1\%$). ТМП понижалась соответственно с $5{,}8 \pm 0{,}29°$ ($Cv = 19\%$) до $6{,}0 \pm 0{,}31°$ ($Cv = 20\%$) и с $3{,}5 \pm 0{,}33°$ ($Cv = 35\%$) до $4{,}9 \pm 0{,}36°$ ($Cv = 30\%$). Пчелы первой группы жили при температуре 50° в течение $72{,}7 \pm 3{,}97$ мин ($Cv = 35\%$), второй группы – $52{,}1 \pm 4{,}68$ мин ($Cv = 40\%$). Эти пчелы зимовали в разных условиях: первые – в помещении при температуре $1{,}5 \pm 1°$, вторые – под открытым небом при температуре $-12 \pm 10°$ (Еськов, Бабкина, 1989).

Состояние задней кишки. Ее стенка у пчел, не подвергавшихся гипертермии, имеет складчатую структуру. Ректальные железы выступают наружу. Их внешний слой образован двумя рядами мелких клеток, а внутренний – продолговатыми крупными клетками с компактными ядрами различной формы (см. рис. 38).

Специфические изменения ректальных желез обнаружены после 30-минутного нагрева пчел до 50° С. Они выражались в набухании железистых клеток и их ядер (см. рис. 30). Это указывает на активное участие ректальных желез в регуляции водного обмена. При летальных экспозициях гипертермии ректальные железы претерпевают значительные повреждения, что выражается в их деструкции, сопровождающейся нередко выпадением клеток эпителиального пласта задней кишки. Отмеченные структурные изменения совпадают с функциональными.

В процессе гипертермии пчела использует воду, находящуюся в содержимом задней кишки. С резорбцией связано уменьшение в ней воды. При температуре 45° за 120 мин содержание во-

ды в задней кишке живых пчел уменьшается на 0,4–0,9%, за 240 мин – на 2,1–2,9 и за 360 мин – на 3,4–7,4%. С повышением температуры до 50° за 30 мин содержание воды уменьшается на 0,5%, за 60 мин – на 0,9%. Потере воды сопутствует понижение ТМП. У пчел, погибших в результате гипертермии, нередко обнаруживается увеличение содержания воды в задней кишке (см. табл. 10). Следовательно, одной из причин гибели пчел при гипертермии служит нарушение водного обмена.

Сердечная деятельность. Частота следования циклов ЭКГ увеличивается с повышением температуры. Выходя за пределы оптимального диапазона, она стимулирует временные приостановки электрической активности. Полное прекращение электрической активности, связанное с гибелью пчел, наступает у рабочих особей при температуре 55–60° С, у маток – при 47–56° и у трутней – при 48–52° С. Временные приостановки сердечной деятельности начинаются у рабочих пчел при 42 ± 0,9° С ($Cv = 16\%$), у маток – при 41 ± 0,5° ($Cv = 12\%$) и у трутней – при 39 ± 0,7° С ($Cv = 4\%$). Временная приостановка сердечной деятельности отмечается как при постепенном повышении температуры, так и при помещении насекомого в термостат, нагретый до указанной или более высокой температуры. Например, первая приостановка сердечной деятельности может наступать у рабочих пчел при 45° через 0,5–3 мин. Непрерывная электрическая активность восстанавливается, если после появления аритмии понизить температуру до оптимальной.

Температура влияет на количество периодов электрических колебаний в цикле ЭКГ. С ее повышением от 22–33 до 32–33° представительство одно периодных циклов в ЭКГ рабочих пчел уменьшается в среднем с 67 до 55%, а двух- и трехпериодных возрастает соответственно с 23 и 10 до 28 и 17%. Дальнейшее повышение температуры вновь побуждает увеличение одно периодных циклов. Перед полной асистолией генерируются в основном одно периодные циклы.

Сходная динамика изменения структуры циклов ЭКГ наблюдается у маток. В отличие от этого у трутней количество одно периодных циклов с повышением температуры с 21–24 до 27–29° увеличивается в среднем с 64 до 76%, а в дальнейшем до полной асистолии, вызванной высокой температурой, колеблется в пределах 77–82%. При температуре 21–48° количество двухпериодных циклов не выходит за пределы 15–26%. Представительство трехпериодных циклов возрастает с 7 до 19% при повышении температуры от 21 до 33° С. При более высокой температуре трехпериодные циклы не генерируются.

Частота следования высокоамплитудных колебаний с повышением температуры от 20–22 до 45–50° возрастает у рабочих пчел с 2,1 ± 0,07 Гц ($Cv = 37\%$) до 4,3 ± 0,11 ($Cv = 42\%$),

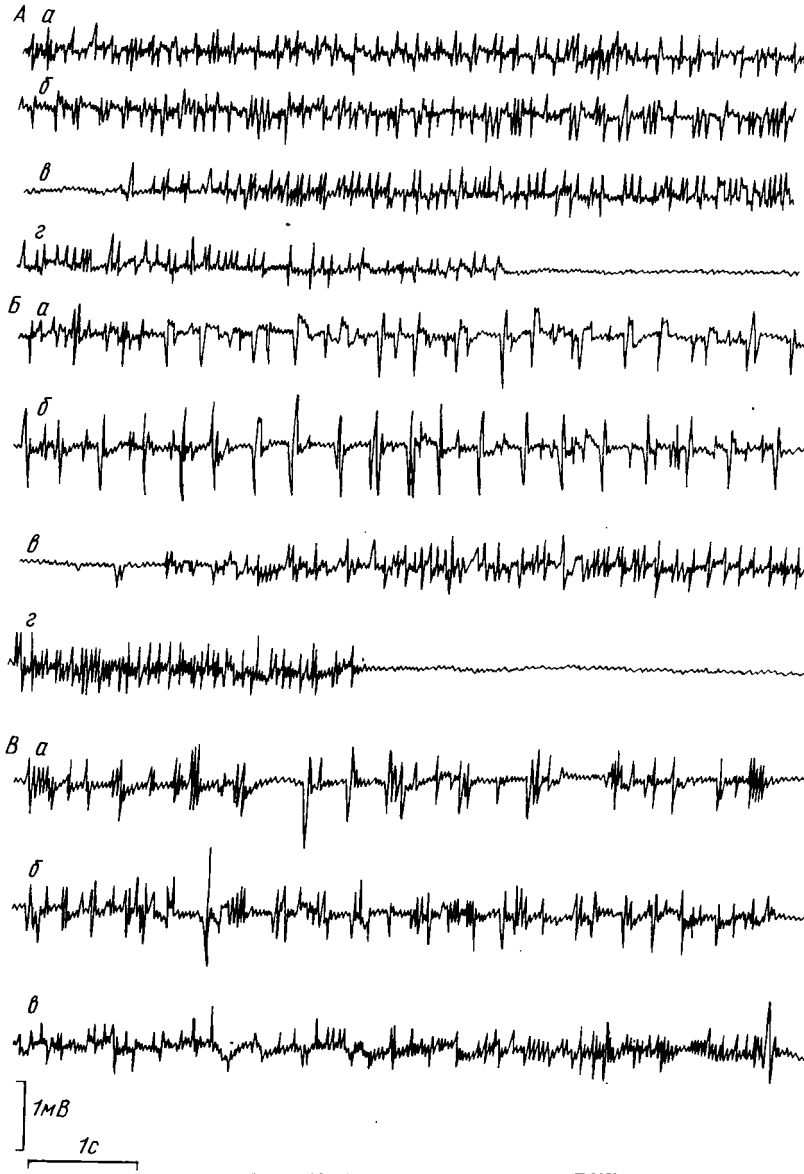


Рис. 40. Изменение структуры ЭКГ при гипертермии: *А* – рабочие пчелы при температуре 23° (*а*), 35° (*б*), 45° С (*в* – начало, *г* – продолжение периода активности после временной приостановки сердечной деятельности); *Б* – матки при температуре 23° (*а*), 30° (*б*), и 50° С (*в* – начало, *г* – продолжение периода активности после временной приостановки сердечной деятельности); *В* – трутни при температуре 24° (*а*), 30° (*б*) и 40° С (*в*)

у маток – с 2,0 ± 0,21 ($Cv = 44\%$) до 7,8 ± 0,39 ($Cv = 29\%$), у трутней – с 2,6 ± 0,14 ($Cv = 52\%$) до 4,1 ± 0,22 Гц ($Cv = 38\%$), а низкоамплитудных – соответственно с 2,8 ± 0,18 ($Cv = 49\%$) до 7,2 ± 0,41 ($Cv = 41\%$), с 2,5 ± 0,16 ($Cv = 41\%$) до 7,9 ± 0,48 ($Cv = 37\%$) и с 3,0 ± 0,26 ($Cv = 63\%$) до 17 ± ± 0,93 Гц ($Cv = 26\%$). Сила влияния термофактора на частоту следования циклов ЭКГ составляет 93 ± 6% ($P < 0,999$), коэффициент корреляции равен 0,74 ± 0,11 (рис. 40).

Значительные изменения структуры ЭКГ происходят после временных приостановок сердечной деятельности. Продолжительность этих пауз у рабочих пчел составляет 16,1 ± 0,73 с ($Cv = 19\%$), у маток – 7,2 ± 0,12 ($Cv = 9\%$) и у трутней – 2,9 ± 0,44 с ($Cv = 69\%$). Следующие за паузами периоды активизации сердечной деятельности продолжаются у пчел 14,8 ± 1,96 с ($Cv = 82\%$), у маток – 4,1 ± 0,37 ($Cv = 43\%$) и у трутней – 1,8 ± 0,19 с ($Cv = 49\%$). Обычно от начала к середине периода активизации частота и амплитуда ЭКГ возрастают, а к окончанию вновь снижаются. У рабочих пчел и маток частота следования циклов ЭКГ достигает 13,4 ± 0,92 Гц ($Cv = 26\%$), у трутней – 28 ± 0,98 ($Cv = 19\%$). Амплитуда ЭКГ достигает 600–900 мкВ. Перед полной асистолией частота и амплитуда ЭКГ снижаются. Нередко перед полным прекращением сердечной деятельности происходит примерно 10-кратное уменьшение амплитуды колебаний, частота которых поддерживается в течение нескольких секунд на уровне, характерном для оптимального диапазона температур (см. рис. 40).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Организация индивидуального поведения пчелы основана на последовательной реализации комплекса врожденных и приобретенных реакций. Весь врожденный диапазон фенотипического реагирования детерминирован генетической программой поведения. Фенотипическое реагирование выражается в наборе последовательно реализуемого комплекса моторных актов, которые обеспечивают целесообразные действия в ответ на характерные стимулы, соответствующие характеру мотивации в типичной биологической ситуации. Запуск врожденного (запрограммированного) поведения основан на функционировании узкоспециализированных сенсорных или периферических ганглиозных детекторов интернейронов. Их избирательное реагирование на определенные стимулы и (или) их параметры возникло и развивалось в результате отбора на минимизацию затрат энергии и времени, необходимых для удовлетворения потребностей в типичной среде обитания.

Многообразие условий среды и ее изменения побуждали развитие модифицируемого поведения. С ним связана способность приобретения индивидуального навыка. Он формируется в онтогенезе на базе безусловнорефлекторного (запрограммированного) комплекса, усложняющегося под влиянием различных ассоциаций с условными раздражителями. Связанное с этим повышение мобильности поведения обеспечивает преимущества за счет адаптаций к меняющимся условиям.

В естественных условиях и в эксперименте у пчелы вырабатывается условный рефлекс методом проб и ошибок. Он формируется быстрее в том случае, если условный раздражитель предшествует безусловному или частично перекрывается им во времени. Но формирование условного рефлекса затрудняется, если действие условного раздражителя прекращается раньше безусловного. Отрицательный эффект отсрочки подкрепления компенсируется увеличением кратности воспроизведения такой ситуации.

В смене условных стимулов и выборе сигнального среди сопутствующих раздражителей важная роль принадлежит привыканию. Оно приобретает важное значение в формировании условнорефлекторной деятельности, когда действие стимула выходит за пределы сенсорной адаптации. В таком случае «отключается» реагирование на стимул, не имеющий значения или утративший сигнальную роль в новых условиях. В результате привыкания, связанного с деятельностью центральных отделов нервной системы, происходит их «высвобождение» для анализа новой информации. Пределы и возможности модификации поведения ограничиваются рамками видоспецифической программы безусловнорефлекторного реагирования, чувствительностью и диапазоном функционирования сенсорных систем.

Фасеточные глаза пчелы максимально приспособлены к внегнездовой деятельности. Среди морфофункциональных свойств глаза важное значение имеет сочетание высокой спектральной чувствительности каждого омматидия в рабдоме с избирательной. Благодаря этому и возможности дублирования зрительной информации множеством омматидиев достигается высокая надежность зрительного восприятия стимулов в условиях, отличающихся по освещенности, спектральной структуре света и направлению его поляризации.

С наличием зрительных детекторов связана организация запрограммированного поведения, обеспечивающего быстрое реагирование на условные и безусловные стереотипные стимулы. Простые глазки выполняют функцию фотодатчиков контроля за изменением освещенности, что имеет отношение к координации циркадных ритмов лётной деятельности.

В системе пространственной ориентации пчелы используют положение солнца или направление поляризации солнечного света на участке небосвода, свободном от облаков. При наличии горизонтальных зон, отличающихся по освещенности, линия раздела между которыми попадает в поле зрения фасеточного глаза, пчелы предпочитают пользоваться ею в качестве указателя направления к цели. Механизм такой ориентации связан, по-видимому, с эффектом латерального торможения. Он основан на взаимодействии нейронов разно освещенных омматидиев. Сильно освещенные омматидии тормозятся в большей мере друг другом, чем соседними, слабо освещенными. В то же время слабо освещенные омматидии испытывают большее торможение со стороны сильно освещенных. В результате усиливается краевой контраст на границе перепада освещенности, что, по-видимому, происходит, когда пчелы используют в качестве ориентира границу леса, береговую линию или дорогу. На эффекте латерального торможения основана, вероятно, ориентация у источника пищи, ограниченного большим кругом, отличающимся по отражению света.

Химические стимулы, действующие на различных фазах реализации программы врожденного поведения, детерминируют изменение физиологического состояния. Вместе с тем природные химические вещества и феромоны пчел используются в качестве средств ориентации. Наличие в естествевенных условиях большого комплекса разнообразных помех осложняет ориентацию. В число помех входят пахучие вещества биотического и абиотического происхождения, состав и содержание которых постоянно изменяется. Распространение пахучих веществ от одного и того же источника запаха во многом зависит от физических факторов среды, из которых наибольшее значение имеют направление и скорость воздушного потока. Поэтому одинаковый источник запаха может оказывать на хеморецепторы различное по интенсивности воздействие. Эти обстоятельства побуждали развитие хеморецепции в сторону повышения ее чувствительности и расширения спектра воспринимаемых пахучих веществ. Но реагирование на ничтожно малые их концентрации связано не только с приобретением высокой чувствительности и специализации хеморецепторов. Важная роль в этом принадлежит специфике мотиваций, определяющих избирательное реагирование на стимулы доминирующего значения при реализации как врожденного, так и приобретенного поведенческого комплекса.

Развитие мобильности запоминания пахучих веществ побуждалось быстрой сменой состава медоносных растений со своим присущим каждому виду запахом, который к тому же может меняться в разных экологических условиях. Запах корма играет роль локального ориентира, используемого на конечных фазах

выбора известного источника пищи. Оставляемые на нем феромоны используются в качестве ориентира при повторных прилетах и обладают аттрактивностью для пчел, занятых поиском корма. Секреция и использование феромонов, выделяемых у обильных источников пищи, способствуют повышению видовой адаптивности за счет уменьшения затрат на трофическое обеспечение пчелиной семьи. Однако феромоны семьи не используются в реализации программы хоминга пчел, занятых доставкой корма, поскольку им целесообразнее пользоваться более стабильными визуальными ориентирами.

Вкусовые рецепторы используются не только для контроля качества корма. Они же участвуют в запуске комплекса поведенческих реакций поиска и доставки воды. Запускающим стимулом служит раздражение рецепторов растворами сахаров высокой концентрации, что происходит в процессе трофических контактов. Поиск водоемов координируется антеннальными рецепторами влажности. Пчелы-водоносы, получая в гнезде взамен воды высококонцентрированный раствор сахаров, побуждаются к повторным вылетам. По мере разбавления содержимого зобиков у пчел-приемщиц воды интерес к водоносам снижается. Деятельность водоносов стимулирует также понижение внутригнездовой влажности при перегреве жилища.

В системе пространственной ориентации пчелы пользуются акустическими и электрическими полями. Механизм генерации звука основан на возбуждении мышцами непрямого действия вибрации экзоскелета груди. Пульсирующие звуки генерируются преимущественно в результате сокращения продольных мышц. Эти звуки усиливаются крыловыми пластинами. Частотой их колебаний определяется положение энергетического максимума в спектре звуков летящих и вентилирующих пчел. Вибрации груди, побуждающие движение крыльев в дорсовентральной плоскости, связаны преимущественно с сокращением поперечных мышц. Свойство покровов тела электризоваться порождает генерацию электрического поля, частота которого совпадает со звуковыми колебаниями.

Интенсивность и частотный диапазон звуков, генерируемых пчелами, совпадают с полосой максимальной чувствительности трихоидных сенсилл, латерально расположенных между фасеточными глазами и затылочным швом. Волосок сенсиллы вибрирует под действием низкочастотных звуковых и электрических полей. Вибрации волоска преобразуются биполярным нейроном трихоидной сенсиллы в потенциалы действия. Их количество и частота следования зависят от амплитуды и частоты вибраций волоска. Диаграмма чувствительности каждой сенсиллы имеет выраженную направленность в двух измерениях. Это связано с векторным характером электромеханических сил, действующих на волосок,

и анизотропией коэффициента упругости системы, удерживающей его в положении равновесия. Наличие диррекциональной чувствительности у первичного преобразователя физического воздействия и веерообразная локализация волосков на каждой стороне головы указывают на возможность восприятия пчелой трехмерного вектора напряженности электрического поля и интенсивности звуковых колебаний.

Пчелы, по-видимому, воспринимают магнитное поле Земли. Однако его использование не получило развития в филогенезе вида. Это можно объяснить прежде всего тем, что пчелы не имеют возможности для активного использования магнитного поля в качестве средства связи, так как не в состоянии обеспечить его генерацию на уровне, превосходящем естественный земной магнетизм. Развитию же средств использования этого природного фактора в системе пространственной ориентации препятствовала его высокая изменчивость во времени и пространстве. Всего за 100 лет (1880–1980 гг.) по результатам наблюдений, проводившихся в Войковской обсерватории, изменение горизонтальной и вертикальной составляющих вектора индукции земного магнитного поля достигло 1500, 2200 нТл. Это примерно в 50 раз превосходит их суточные вариации.

Из геофизических факторов на развитие системы пространственной ориентации наибольшее влияние оказало всеохватывающее и всепроникающее гравитационное поле. С его использованием связано развитие специализированных гравитационных рецепторов. Ими контролируется отклонение тела от вектора гравитационной силы. К ней адаптирован ход онтогенеза членов пчелиной семьи. Наибольшей чувствительностью к аномалиям гравитационного воздействия отличаются развивающиеся матки. Они погибают, не достигнув стадии куколки, при изменении положения тела на угол, близкий к 180° по отношению к естественной пространственной ориентации.

Термоадаптация пчел связана с реализацией врожденной миграционной программы, способности в широких пределах менять интенсивность метаболизма и активно регулировать температуту тела. Длительное пребывание при температуре, не превышающей 13,5° С, побуждает холодовое оцепенение. В таком состоянии за счет минимизации энергозатрат пчела в состоянии пережить кратковременное воздействие охлаждения. Ее нижняя граница определяется температурой замерзания или максимального переохлаждения жидких фракций тела. Эта температура меняется в онтогенезе пчел. Ее понижение с возрастом и в период подготовки к зимовке детерминируется уменьшением содержания воды и накоплением продуктов вторичного обмена, выполняющих антифризную функцию.

Во многих биологических ситуациях изменения ТМП, сопутствующие различным биохимическим превращениям, не имеют адаптивного значения. Среди многообразия биотических и абиотических факторов, побуждающих изменение ТМП, наибольшее адаптивное значение принадлежит ее понижению в процессе старения, а также под влиянием повышенной концентрации диоксида углерода и насыщения лимфы сахарами.

Пользуясь активизацией мышечной деятельности, пчелы могут на некоторое время повышать температуру тела. Этим обеспечивается расширение диапазона активности. Благодаря эндотермии пчелы способны вылетать из улья и заниматься непродолжительное время доставкой воды и корма при температуре, побуждающей холодовое оцепенение. Однако дальность полета и его продуктивность уменьшаются по мере понижения температуры за пределы порога холодового оцепенения.

Жизнедеятельность за пределами верхней границы оптимальной температуры возможна благодаря пассивным и активным средствам охлаждения. Тепловые потери путем испарения в процессе дыхания, излучения и конвекции обеспечивают охлаждение тела пчелы при небольших уклонениях температуры за пределы оптимальной. Механизм защиты от перегрева связан с выделением жидкостей, испарение которых с поверхности тела снижает его температуру. При этом используются содержимое зобика и метаболическая вода. Большие ее запасы, депонируемые в задней кишке, извлекаются посредством резорбции. Поэтому потребление пчелами низкоконцентрированных растворов сахаров повышает устойчивость к гипертермии.

Повышению адаптивности к циклически меняющимся условиям среды способствует ориентация во времени. Она основана на динамическом взаимодействии эндо- и экзогенных ритмов. Экзогенный ритм выражается, по существу, в быстром реагировании на изменения внешней среды. В отличие от этого эндогенный ритм обеспечивает некоторую назависимость жизнедеятельности от быстро меняющихся внешних факторов. В онтогенезе пчел эндогенный ритм синхронизируется с циклически меняющимися внешними условиями, среди которых доминирующая роль принадлежит суточному изменению освещенности и температуре.




ОРГАНИЗАЦИЯ ГРУППОВОГО ПОВЕДЕНИЯ

ПОВЕДЕНИЕ ИЗОЛИРОВАННЫХ ГРУПП

Агрегация. Для групп пчел, изолированных от семьи, характерно образование скоплений (агрегация). Небольшие группы пчел вначале реагируют на изоляцию некоторым повышением двигательной активности. Затем часть из них прекращает активное передвижение. Вокруг них начинают собираться другие пчелы. Скопления чаще всего образуются на потолке садка. Скапливающиеся пчелы прикрепляются друг к другу ногами, образуя многослойную гроздь или полусферу. Независимо от продолжительности изоляции часть пчел активно передвигается за пределами скопления, на его поверхности или внутри него.

Количество скапливающихся пчел и скорость агрегации зависят от их численности и внешней температуры. В области температурного оптимума группа из 10–15 пчел обычно не образует устойчивых скоплений. Возможны иногда лишь кратковременные объединения части пчел этих групп. Устойчивые скопления образуются в группах, содержащих свыше 50 пчел. В группе из 50 рабочих особей агрегатируется примерно четвертая часть пчел, из 200 – около 60%, из 500 – 90%. С понижением температуры до 10° С группа из 500 пчел образует в течение нескольких минут плотное скопление. В таких условиях лишь отдельные пчелы медленно передвигаются по поверхности грозди. При температуре –10° плотность скопления возрастает, но пассивное состояние сохраняется недолго. Через 8–16 мин пчелы, находящиеся на поверхности скопления, активизируются. Активизация чаще всего начинается с нижней части и в течение 1–3 мин охватывает весь внешний слой. Периоды активизации сменяются пассивным состоянием. В течение одного часа эти циклы могут сменять друг друга 3–5 раз. Нередко первая активизация охлаждаемых пчел начинается лишь через 30-40 мин.

Продолжительность жизни. Жизнеспособность пчел, изолированных от семьи, зависит от их численности. При прочих равных условиях существенное влияние на продолжительность жизни оказывает качество углеводного корма, потребляемого изолированными пчелами.

Роль численности группы. Даже небольшая изолированная группа имеет преимущество по продолжительности жизни перед индивидуально изолированными пчелами. Суточная гибель индивидуально изолированных пчел в течение первых 7 дней составляет весной около 2%, зимой – 6%. После первой недели жизни в изоляции она составляет у тех и других 1,2% в сутки. Независимо от времени года суточная гибель в группах из 10 пчел находится на уровне 0,6% (Arnold, 1978). За 13 дней при 20° С среди индивидуально изолированных пчел, потребляющих 50%-ный раствор сахарозы, погибает весной в 2,6 раза больше, чем в группах по 10 особей, а зимой – в 5,2 раза (Arnold, 1976).

Продолжительность жизни в условиях индивидуальной изоляции возрастает при предварительном содержании пчел небольшими группами. Например, при предварительном содержании в течение 6 дней группы в 50 особей в последующие 5 дней индивидуальной изоляции этих пчел они не отличались по жизнеспособности от содержавшихся сразу же после изъятия из улья по 10 особей (Arnold, 1978). Индивидуальная изменчивость продолжительности жизни пчел вне семьи колеблется в широких пределах. Замечено, что пчелы с относительно большой массой при температуре 32° могут прожить такое же время, как и в улье. Пчелы с небольшой массой часто погибают в первые 5 дней изоляции. Этого не наблюдается, если они живут в семье (Arnold, 1980). Максимальная продолжительность жизни пчел в улье зависит от условий их выращивания. Если осенью на 18,5 взрослой пчелы приходится по одной развивающейся, то 2,12% из них на стадии имаго доживает до 276 дней (максимум – 290 дней). С уменьшением этого соотношения до 0,8 только 0,22% выращенных пчел доживает до 254 дней (Kresak, 1977).

Влияние качества корма. На группах, содержавших около 350 рабочих особей летней генерации, прослежено влияние 60%-ных и 20%-ных растворов сахарозы и глюкозы на продолжительность жизни пчел. Их содержали при температуре 25–27° С. Среди пчел, потреблявших 60%-ный раствор сахарозы, 50%-ная гибель их приходилась на 19-й день (± 1,2) жизни ($Cv = 20\%$). До 33 дней (± 1,9) ($Cv = 24\%$) доживало 10% пчел. При потреблении 20%-ной сахарозы 50% пчел погибало через 13 дней (± 1,1) ($Cv = 28\%$) и 10% доживало до 26 дней (± 2,9) ($Cv = 26\%$). При потреблении растворов глюкозы продолжительность жизни пчел была на 7–12% ниже, чем при потреблении таких же растворов сазарозы.

Регуляция температуры. Скопление изолированных групп пчел позволяет им уменьшить тепловые потери при охлаждении. Тем-

пература внутри скопления зависит от численности пчел в нем, плотности агрегации и качества потребляемого корма.

Роль численного состава группы. Исследования проведены на рабочих пчелах и трутнях, содержавшихся в садках различного размера. Садки подбирали из такого расчета, чтобы термодатчик находился в центре группы насекомых. При небольшой их численности использовали цилиндрические садки с перемещающимся дном. Подопытных насекомых содержали в термостате или холодильной камере.

Судя по температуре внутри отличающихся по численности скоплений трутней, они не пользуются активной терморегуляцией. В центре группы из 10 трутней при 24 температура превышает внешнюю всего на 0,7°. С увеличением численности трутней до 25 это различие достигает 1,3°; до 50 и 100–1,9°. Незначительное повышение температуры, связанное с ростом численности, объясняется понижением теплоотдачи из центра скопления, где трутней возбуждает неестественная обстановка (скученность), побуждающая к повышению двигательной активности, стремлению покинуть ограничивающую их зону.

Отсутствие у скоплений трутней активного термогенеза подтверждает пологий спад температуры во время их охлаждения. Динамика понижения температуры определяется отдачей тепла в соответствии с численностью особей. На понижение внешней температуры с 24 до 1–2° в центре скопления из 10 и 25 трутней температура снижается с 27 до 5–6° за 45–50 мин. В группе из 100 особей это происходит за 120 мин (рис. 41).

У пчел, в отличие от трутней, четко прослеживается активизация термогенеза с повышением численного состава группы в таких пределах. При 24° температура в центре группы из 10 пчел в среднем на 1° выше, чем в центре такого же количества трутней. С повышением численности до 25, 50 и 100 особей это различие увеличивается до 1,5°, 2,9° и 3,4° (табл. 12). Однако группа из 10, 25 пчел, подобно трутням, не реагирует активизацией термогенеза на охлаждение до 1–2° С. Они впадают в холодовое оцепенение через 8–19 мин. Оцепенение группы из 100 трутней наступает через 55–70 мин, а такое же количество рабочих пчел может сохранять активность до 3 ч. Активизацию термогенеза пчел побуждает чередование периодов охлаждения до состояния оцепенения и повышения температуры, стимулирующего восстановление активности. Например, группа из 100 пчел во время первого цикла охлаждения при 1–2° может впадать в оцепенение через 20 мин, а на повторное – реагировать повышением температуры до 26–28° через 120–135 мин (см. рис. 41). В скоплениях трутней такого реагирования на охлаждение не наблюдается.

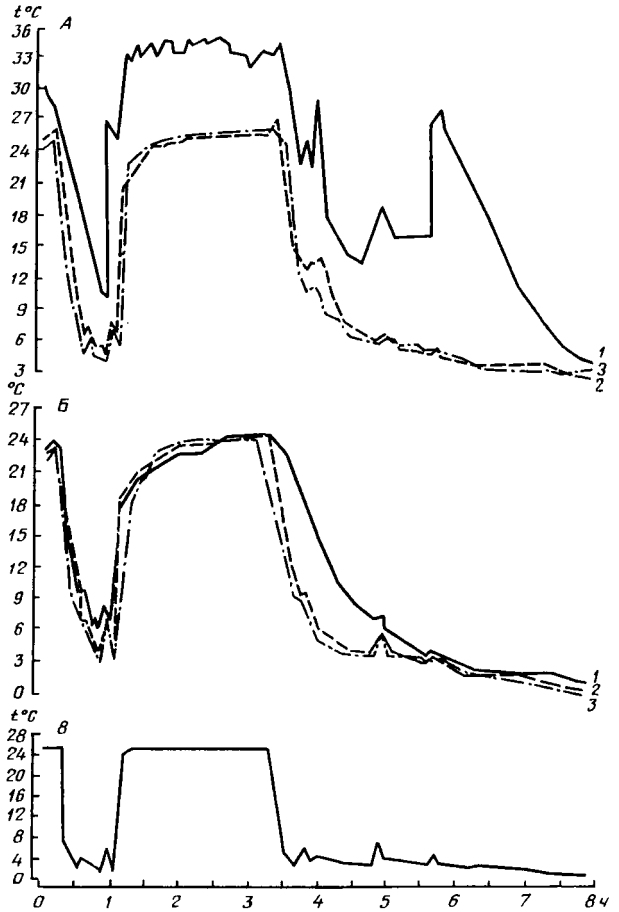


Рис. 41. Температура в центральной части скоплений пчел (*А*) и трутней (*Б*), насчитывающих 100 особей (*1*), 25 (*2*) и 10 особей (*3*); *В* – внешняя температура

Увеличение численности в группах охлаждаемых пчел и трутней способствует повышению их жизнеспособности в период охлаждения. Гибель в группе из 10 трутней, находившихся при 1–2° в течение 20 ч, составляет в среднем 89%, из 25–86%, из 50–72% и из 100–68%, а у пчел соответственно – 63, 48, 34 и 20%. Это объясняется, прежде всего тем, что с увеличением общей массы уменьшается скорость охлаждения каждой особи. Повышение жизнеспособности охлаждаемых пчел с увеличением численности связано также с активизацией их термогенеза.

12. Температура внутри скоплений пчел и трутней при температуре 24° С

Численность особей в группе	Пчелы		Трутни	
	$M \pm m$	Cv, %	$M \pm m$	Cv, %
10	25,7±0,12	1	24,7±0,33	1
25	26,8±0,12	1	25,3±0,32	1
50	28,7±0,38	2	25,9±0,27	1
100	29,5±0,51	3	25,9±1,64	2

В результате группы большей численности меньше подвергаются отрицательному влиянию низкой температуры.

С ростом численности группы терморегуляторная активность и устойчивость особей к охлаждению повышается. В центре группы из 500±50 пчел температура существенно отличается от внешней. При внешней температуре 25–27° она находится в пределах 31,0–33,5°. На понижение внешней температуры пчелы реагируют повышением плотности агрегации. На начальных стадиях охлаждения температура пчел понижается. Снижение внешней температуры на 1° в 1 мин побуждает к охлаждению центральной зоны скопления со скоростью 0,1° в минуту (максимум – 0,3° в минуту). Центр скопления в течение 25–40 мин охлаждается до 28–17°, после чего обычно следует активизация термогенеза (рис. 42). При стабилизации внешней температуры в пределах от –9 до –10° температура в центре агрегации в течение 5 ч поддерживается в среднем на уровне 29° (минимум – 19,2°, максимум – 33,3°). Диапазон ее изменения и продолжительности активного терморегулирования определяется наследственными свойствами пчел различных экологических популяций (Еськов, 1983).

Группа из 500 пчел выдерживает охлаждение до –10° в течение 8–14 ч. Терморегуляторная активность резко снижается с началом оцепенения пчел, находящихся на периферии. Оцепенев, они сваливаются на дно садка. Этот процесс может продолжаться от нескольких минут до 2–3 ч. Оцепенение пчел происходит медленно, если они реагируют на охлаждение частыми и продолжительными периодами повышения двигательной активности. Реагирование на охлаждение понижением активности побуждает быстрое оцепенение всей охлаждаемой группы. После оцепенения при –10° пчелы в течение нескольких минут погибают (см. «Организация индивидуального поведения»).

Высокая надежность терморегуляции у групп пчел, численность которых приближается или равна численности рабочих пчел в семье. Температура и газовый состав воздуха в скоплении такой большой группы пчел прослежены на протяжении их зимовки. Для этого использована семья, состоящая из 15+1,2

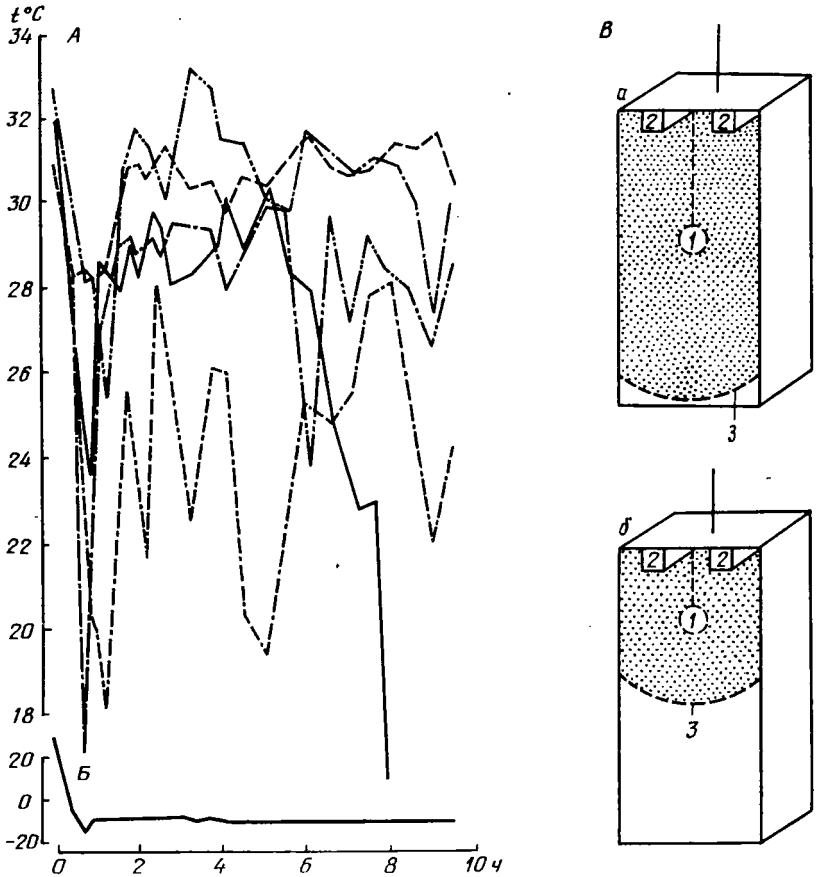


Рис. 42. Температура в скоплениях 500 ± 50 пчел (*А*) при их охлаждении; *Б* – изменение внешней температуры; *В* – изменение объема, занимаемого скоплением пчел при понижении температуры с 25...27° С (*а*) до −9...−10° С (*б*):

1 – термодатчик; *2* – кормушки; *3* – нижняя граница размещения пчел

тыс. рабочих пчел. Она вместе с маткой была помещена в сетчатый садок размером 50х30х30 см. Пчелы размещались подобно роевой грозди на деревянном штативе, укрепленном на расстоянии 10 см от потолка изолятора. В качестве корма использовали 60%-ный раствор сахарозы. Температура в помещении изменялась в пределах от 0 до 7°С.

В течение 114-дневного периода наблюдений наиболее высокая и стабильная температура поддерживалась в центре верхней части скопления на расстоянии 3–4 см от ее поверхности (табл. 13, рис. 43). Здесь она в среднем на 3,9° превосходила температуру в геометрическом центре. Над центром

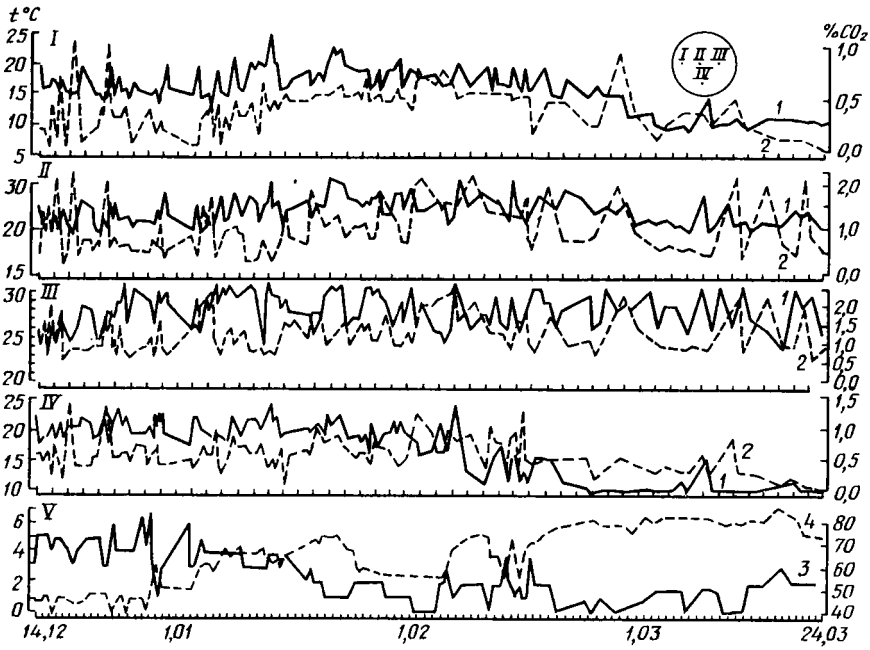


Рис. 43. Динамика температур (*1*) и концентрации диоксида углерода (*2*) в разных зонах (*I – IV*) скопление 15 ± 1,2 тыс. пчел с маткой; *V* – изменение внешней температуры (*3*) и влажности (*4*)

скопления температура не выходила за пределы 23,2–32,3°. В боковых и нижней части она не превышала 25°. Минимальные ее значения достигали 9,2°, что связано преимущественно с миграцией пчел из контролируемых зон. Концентрация диоксида углерода в зоне максимального разогрева не выходила за пределы 0,6–2,4%. Колебания температуры и концентрации диоксида углерода в различных зонах размещения пчел в большинстве случаев совпадали. Изменения внешней температуры (до 6°С) и относительной влажности воздуха (до 20–30%) не оказывали существенного влияния на терморегуляторную активность пчел. За весь период наблюдений погибло 887 пчел.

Роль качества корма. Прослежено влияние кормления пчел 20%-ным и 60%-ным растворами сахарозы на температуру в центрах скопления групп пчел численностью 500±50 рабочих особей. Пчелы находились в сетчатых садках и имели неограниченный доступ к кормушкам, размещенным в верхней части садков. Они в разное время находились в термостате или холодильной ка-

13. Температура и концентрация диоксида углерода в раз

Месяц	Внешние условия				Контроли	
	температура, °С		относительная влажность воздуха, %		на расстоянии 3-4 см зации	
					на расстоянии 1–3 см от боковой поверхности	
	$M \pm m$	Cv, %	$M \pm m$	Cv, %	$M \pm m$	Cv, %
						Темпера
Декабрь	4,3 ± 0,93	28	59 ± 0,9	10	15,7 ± 0,26	10
Январь	2,6 ± 0,19	52	65 ± 1,0	9	17,7 ± 0,36	14
Февраль	1,5 ± 0,22	73	69 ± 1,6	11	16,0 ± 0,44	15
Март	1,4 ± 0,19	58	81 ± 0,7	3	10,2 ± 0,32	14
						Концентрация диокси
Декабрь	4,3 ± 0,93	28	59 ± 0,9	10	0,4 ± 0,04	75
Январь	2,6 ± 0,19	52	65 ± 1,0	9	0,4 ± 0,02	38
Февраль	1,5 ± 0,22	73	69 ± 1,6	11	0,5 ± 0,03	30
Март	1,4 ± 0,19	58	81 ± 0,7	3	0,3 ± 0,02	15

мере. Чтобы исключить влияние индивидуальной изменчивости на терморегуляторную активность, одни и те же группы пчел в разной последовательности многократно подвергали гипер- и гипотермии.

Содержание воды в корме влияло на динамику повышения температуры у пчел при ее повышении с 26 до 40°С. Она достигала в центре группы уровня внешней за 54–58 мин у пчел, потреблявших 60%-ную сахарозу. Такое же изменение температуры у пчел, потреблявших 20%-ный раствор, происходило за 90–94 мин. В течение последующих 100 мин гипертермии температура находилась у первых в пределах 41–44°, у вторых – в диапазоне 40–42°. Потребление 60%-ного раствора сахарозы позволяло понизить температуру до исходного уровня после прекращения гипертермии за 50–65 мин, а питавшихся 20%-ным раствором – всего за 29–31 мин (рис. 44,А). В дальнейшем за 17–35 мин она у тех и других нередко опускалась ниже исходного уровня на 0,9–1,7°С,

Во время охлаждения пчелы, потреблявшие низкоконцентрированный раствор сахарозы, поддерживали более низкую температуру. В течение 3-часового охлаждения при 10° она была в среднем на 2,1° ($P < 0,999$) выше у пчел, потреблявших 60%-ный раствор. Это различие возрастало с продолжительностью гипотермии. В первые 20–130 мин охлаждения она находилась в пределах 0,3–1,9° В течение этого времени температура у

личных зонах скопления 15 ± 1,2 тыс. пчел с маткой

руемые зоны

пчел	от верхней границы локали-				под центром локализации; на расстоянии 1–4 см от нижней границы	
	на расстоянии 6–9 см от боковой поверхности		в центре			
	$M \pm m$	Cv, %	$M \pm m$	Cv, %	$M \pm m$	Cv, %
тура, °С						
	22,5 ± 0,33	9	27,3 ± 0,31	7	20,5 ± 0,26	8
	24,8 ± 0,41	12	28,6 ± 0,26	6	19,9 ± 0,29	10
	25,2 ± 0,48	11	27,5 ± 0,34	7	13,7 ± 0,72	28
	22,6 ± 0,56	11	27,4 ± 0,54	9	10,0 ± 0,35	16
да углерода, %						
	0,9 ± 0,08	55	1,1 ± 0,06	36	0,6 ± 0,04	42
	1,1 ± 0,06	41	1,4 ± 0,07	34	0,6 ± 0,03	32
	1,3 ± 0,11	38	1,5 ± 0,11	38	0,7 ± 0,06	42
	0,9 ± 0,18	78	1,1 ± 0,17	77	0,3 ± 0,06	76

пчел, питавшихся различными растворами, иногда достигала одинаковых значений. В дальнейшем температура была выше у пчел, потреблявших 60%-ный раствор. Через 110–160 мин от начала охлаждения у пчел, потреблявших 60%-ный раствор, температура на 2,8–4,5° превосходила ее максимальные значения у групп особей, питавшихся 20%-ной сахарозой (рис. 44,Б).

Следовательно, повышение содержания воды в корме позволяет пчелам активнее охлаждаться при гипертермии. В результате их устойчивость к высокой температуре возрастает. В условиях гипотермии высокое содержание воды снижает термокинез, что отрицательно влияет на устойчивость к охлаждению. Поэтому в естественных условиях пчелы реагируют на перегрев активизацией водоснабжения семьи. Потребление пчелами зимой высококонцентрированных растворов сахаров – одно из средств повышения их холодостойкости.

Концентрация сахаров в зобиках. Она зависит от концентрации сахаров в потребляемом корме, но обычно отличается от нее. У пчел, содержащихся при 20–28°С и потребляющих в течение нескольких дней 20%-ный раствор сахарозы или глюкозы, концентрация сахаров в зобиках разных особей одной и той же изолированной группы может находиться в пределах от 11 до 43%. Этот диапазон расширяется, если пчелы потребляют 60%-ную сахарозу или глюкозу: минимум–17, максимум–69%. Гипер- и гипотермия по-разному влияют на изменение концентрации саха-

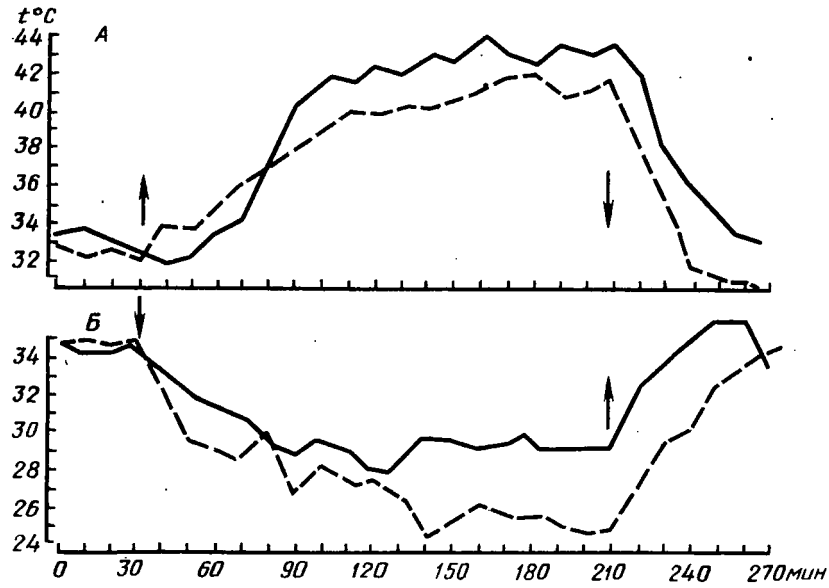


Рис. 44. Влияние нагревания до 40° С (*А*) и охлаждения до 10° С (*Б*) группы, включающей 500 ± 50 рабочих особей, на температуру в центре их скопления; стрелками показаны изменения температуры:

А – с 26 до 40° С (стрелка вверх) и с 40 до 26° С (стрелка вниз); *Б* – с 26 до 10° С (стрелка вниз) и с 10 до 26° С (стрелка вверх)

ров в зобиках. Содержание пчел в течение 3–5 ч при 40° приводит к уменьшению диапазона изменчивости этого показателя за счет повышения концентрации сахаров. В зобиках пчел, потребляющих 20%-ный раствор, концентрация сахаров варьировала от 17 до 66%, а у питающихся 60%-ным – от 56 до 71%. У пчел, находящихся в течение 24 ч при температуре 10°, концентрация сахаров понижалась соответственно до 13–21 и 28–56%.

Судя по средним значениям, нагрев побуждает наибольшее изменение концентрации сахаров в зобиках пчел, потребляющих низкоконцентрированные растворы. После 5-часового содержания при 40° С концентрация сахаров у пчел, потребляющих 20%-ную сахарозу, повышается в 1,9 раза, 20%-ную глюкозу – в 1,5 ($P < 0{,}999$).

Потребление в таких условиях 60%-ной сахарозы и глюкозы приводит к увеличению концентрации сахаров в зобиках в 1,2 и 1,1 раза. Охлаждение в течение 24 ч при температуре 10° С снижает содержание сахаров в зобиках пчел, потребляющих 60%-

ные растворы сахарозы и глюкозы, в 1,27 и 1,46 раза (табл. 14). При этом у 27 и 34% пчел зобики были совсем пустые. В группах, потреблявших 20%-ные растворы, было от 81 до 93% пчел с пустыми зобиками.

Таким образом, содержание воды в зобиках пчел, находящихся на одинаковой диете, подвержено высокой изменчивости. В области температурного оптимума концентрация сахаров в зобиках не имеет выраженной направленности изменения в сторону ее повышения или понижения. Гипертермия приводит к уменьшению воды в содержимом зобиков. Она используется на охлаждение путем испарения. Гипотермия побуждает противоположную тенденцию изменения сахаров в зобиках.

Искусственное повышение плотности скопления. На понижение температуры пчелы реагируют повышением плотности скопления.

14. Масса и концентрация сахаров в зобиках пчел, подвергавшихся гипер- и гипотермии (в садке 500 ± 50 рабочих особей)

Условия содержания	Пчелы, потреблявшие раствор сахарозы концентрацией, %							
	20				60			
	Масса, кг		Концентрация, %		Масса, кг		Концентрация, %	
	$M \pm m$	Cv, %	$M \pm m$	Cv, %	$M \pm m$	Cv, %	$M \pm m$	Cv, %
72 ч при 25–27°	12±2,1	79	23±2,1	25	28±4,2	66	55±1,3	10
3 ч при 40°	13±2,4	78	27±1,9	24	41±3,9	43	63±1,7	11
5 ч при 40°	7±0,9	63	43±3,3	34	17±2,6	69	66±1,0	6
72 ч при 25–27°	8±1,5	79	20±1,9	40	19±3,3	77	57±2,2	16
24 ч при 10°	3±0,8	131	17±1,1	10	12±1,8	65	45±2,2	19

Продолжение

Условия содержания	Пчелы, потреблявшие раствор глюкозы концентрацией, %							
	20				60			
	Масса, кг		Концентрация, %		Масса, кг		Концентрация, %	
	$M \pm m$	Cv, %	$M \pm m$	Cv, %	$M \pm m$	Cv, %	$M \pm m$	Cv, %
72 ч при 25–27°	12±1,9	69	19±0,7	13	20±3,3	71	55±2,2	15
3 ч при 40°	11±1,7	76	23±3,4	60	20±4,1	82	63±0,8	4
5 ч при 40°	9±1,9	93	34±1,6	36	30±4,1	58	59±2,1	15
72 ч при 25–27°	6±1,2	82	19±1,2	16	18±3,2	75	57±1,5	8
24 ч при 10°	5±0,8	74	15±0,8	16	2±0,8	190	39±1,0	37

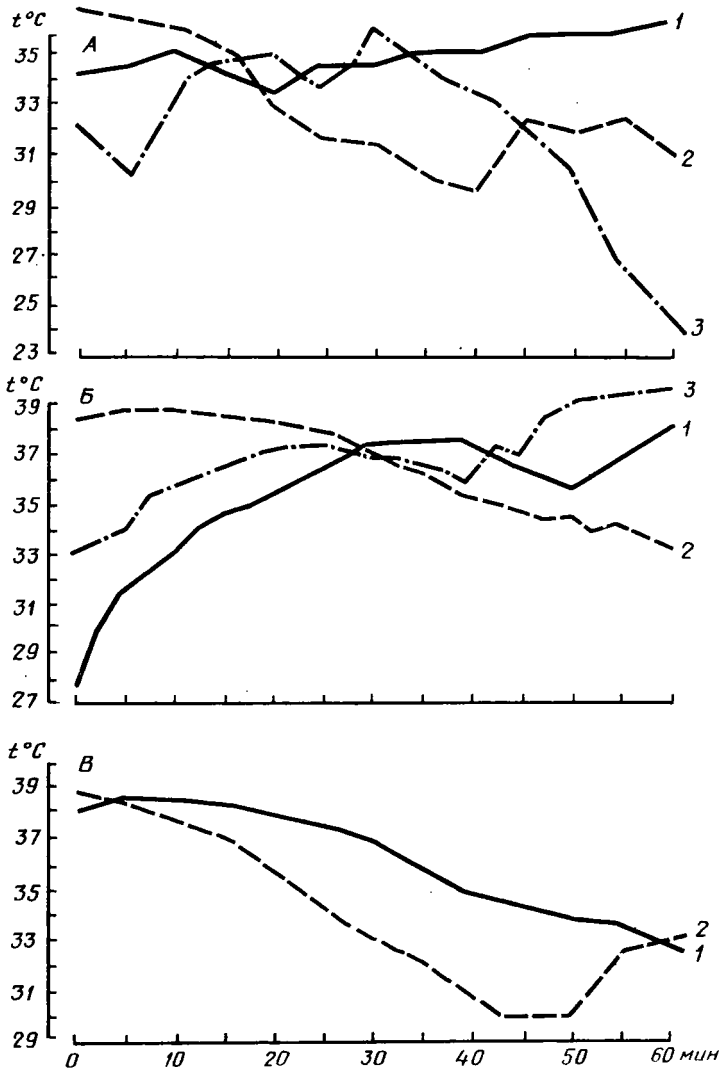


Рис. 45. Температура в центре скоплений 500 ± 50 пчел:

А – пчелы имеют возможность изменять плотность агрегации: *1* – внешняя температура 27° С; *2* – температура понижена до 10° С; *3* – температура понижена с 10 до −10° С; *Б* – изменение разогрева пчел в объеме, ограниченном при −10° С; *1* - температура повышена с −10 до +10° С; *2* – температура понижена с +10 до −10° С; *3* – температура повышена с −10 до +27° С; *В* – пчелы в ограниченном объеме находились в течение часа при температуре 27° С: *1* – температура понижена с 27 до 10° С; *2* – температура понижена с 27 до −10° С

Значение этой реакции на охлаждение изучали на пчелах, содержавшихся по 500±50 особей в сетчатых садках. Термодатчик был размещен в центре скопления пчел. Свободное пространство ограничивалось поролоновым поршнем, когда пчелы уплотнялись под влиянием охлаждения до −10°С.

До ограничения объема, занимаемого пчелами при 26–28°, температура в центральной части скопления находилась на уровне 34,3±0,09° (Cv=1,4%). После пребывания в течение 1 ч при +10° она понижалась до 28,4–30,2° и за то же время при −10° до −23,3°. Среднее значение температуры у пчел во время часового охлаждения с 27 до −10° находилось на уровне 31,8± 0,26° (Cv=6,5%). На изменение внешней температуры с −10 до +10° ее среднечасовое значение у пчел равнялось 30,4±0,33° (Cv=9,6%). В течение 1 ч при 27°С разогрев пчел достигал исходного уровня, характерного для этой температуры.

Фиксация пчел в положении, которое они занимали при −10°, побуждала активизацию термогенеза. В результате температура у пчел при 10 и 27° повышалась быстрее и до более высокого уровня, чем у не фиксированных. За 30 мин при 10° она достигала 37,2°, а к концу часа–37,9°. При температуре 27° за те же интервалы времени пчелы разогревались до 35,7–37,3 и 39,0–39,2°. Среднее значение температуры в течение 30–60 мин при 27° С было на уровне 37,6±0,27°. Находясь в ограниченном объеме при 10°, пчелы понижали температуру за 1 ч до 33°. При понижении температуры с 27 до −10° они охлаждались за 45–60 мин до 30,2–33,6° (рис.45).

Следовательно, фиксация объема скопления побуждала к повышению температуры при 10° в среднем на 8,1°, при 27° – в среднем на 9,3° (P>0,999). Повышение температуры связано с активизацией пчел в центральной зоне скопления. Пытаясь покинуть центральную зону, пчелы встречают сопротивление особей, находящихся на периферии. В результате затраты энергии и выделение тепла возрастают. Подобного разогрева не происходит, если пчелы имеют возможность уменьшить плотность скопления.

ВНУТРИГНЕЗДОВАЯ ТЕРМОРЕГУЛЯЦИЯ

В течение годового цикла жизни семьи температура в различных зонах гнезда существенно меняется. Ее наименьшие изменения происходят в зоне концентрации пчел, наибольшие – на периферии гнезда. Высокой стабильностью терморегуляции отличается зона локализации расплода. Однако температура в ней подвержена влиянию внешней и зависит от состояния семьи. Терморегуляторная активность семьи зависит также от численного состава рабочих особей.

ТЕМПЕРАТУРА В ЗОНАХ РАЗМЕЩЕНИЯ РАЗВИВАЮЩИХСЯ ЧЛЕНОВ СЕМЬИ

Влияние внешней температуры. Температура в зоне размещения расплода рабочих особей зависит от места их локализации в гнезде. Влияние внешней температуры четко прослеживается при ее значительных изменениях. У разновозрастного расплода, локализующегося в нижней части гнезда со стороны летка, температура повышается в среднем с 34,5 до 35,7° С с повышением внешней от 3 до 35°. В таких же условиях температура на расплоде, находящемся в центре гнезда, изменяется с 34,7 до 35,6°.

Наибольшей вариабельностью характеризуется терморежим у расплода, находящегося на периферии гнезда со стороны, противоположной летку. Здесь температура меняется в указанных условиях с 34,2 до 36,6°.

Температура у развивающихся пчел и трутней имеет небольшие различия, которые зависят от зоны локализации расплода и внешней температуры. Температура практически не различается у того и другого расплода при расположении его в центральной зоне гнезда. На периферии гнезда со стороны летка при внешней температуре 6–9° температура на расплоде трутней в среднем на 1 ($P > 0{,}999$) выше, чем на расплоде рабочих пчел. При внешней температуре 13–31° это различие уменьшается до 0,2° у стенки, противоположной летку, в верхней части гнезда, при 6–8° температура у развивающихся трутней выше, чем у пчел, на 0,4°. При внешней температуре 17–21° средняя температура у развивающихся трутней и пчел не различается.

У маточников температура обычно ниже, чем у пчелиного расплода, локализующегося в аналогичных зонах гнезда. Наименьшая стабильность температуры отмечается у маточников, расположенных на периферии гнезда в его верхней части, противоположной летку. В естественных условиях пчелы редко размещают маточники в этой зоне. Температура в ней на расстоянии до 1,5 мм от маточника равняется 32,5±0,1° (Cv=6,3%). В центре гнезда она выше в среднем на 1,3°, со стороны летка – на 1,9° (P>0,999). Во время похолоданий, препятствующих вылету пчел, различие по температуре в центральной части гнезда у маточников и пчелиного расплода снижается до минимума. Например, в семьях, содержащих 25–35 рабочих особей,температура у развивающихся рабочих пчел превосходит температуру у маточников всего на 0,2° (P=0,999).

Изменение терморежима, побуждаемое интродукцией расплода. В конце лета – начале осени с прекращением выращивания расплода зона со стабильной температурой уменьшается. Диапазон

ее колебаний возрастает в наибольшей степени на периферии гнезда. Например, в центральном межрамочном пространстве семьи в составе около 30 тыс. пчел с прекращением выращивания расплода во второй половине августа наиболее стабильная температура поддерживается в середине гнезда и со стороны летка. Здесь при суточных колебаниях внешней температуры от 12 до 20° внутригнездовая изменяется в пределах 28,0–32,6°. Наибольшей вариабельностью характеризуется температура в нижней и верхней части гнезда со стороны, противоположной летку. Ее минимальные значения в течение ссуток достигают 15°, максимальные–32,2°.

Значительные измненения терморежима произошли в этой семье после помещения в центральную часть гнезда рамки, на которой находилось около 2 тыс. ячеек с запечатанным пчелиным расплодом. Всего за 15–20 мин температура в межрамочном пространстве у термодатчиков повысилась на 7–10°. В центре и со стороны летка она достигла 35,5–36,0°. В течение последующих 9–12 ч температура в центре рамки понизилась до 35,2–35,5°, со стороны сетка – до 31,7–32,0°. На расстоянии 2–3 см от верхней границы расплода она установилась в пределах 31,1–31,4°, а на таком же расстоянии от нижней – опустилась до 25,0–32,5° (рис. 46). В дальнейшем при суточных колебаниях внешней температуры от 9 до 26° температура в зоне размещения расплода не выходила за пределы 34,6–35,4°С.

Таким образом, появление в семье расплода побуждает пчел к активной терморегуляции. Значительное повышение температуры в зоне расплода и вокруг него, происходящее после интродукции расплода, связано с активизацией пчел под влиянием изменения состояния семьи. Поэтому некоторое время температура у расплода превосходит ее нормальный уровень, детерминируемый внешней температурой. Нормализация терморегуляции происходит в течение нескольких часов.

Влияние стадии развития расплода. Оно прослежено у расплода рабочих пчел, находящегося в различных зонах гнезда при значительных изменениях внешней температуры. Исследования проводили на одних и тех же семьях в апреле и июле. Семьи содержались в обычных 12-рамочных ульях, находившихся под открытым небом. Весной в семьях было по 1,6–1,9 тыс. рабочих пчел, в июле–2,4–2,8 тыс. На одну развивающуюся особь весной приходилось взрослых в среднем 1,3, летом–2,4.

Во время весеннего похолодания температура у личинок и куколок, находящихся в центре гнезда, не имела различий. У личинок, расположенных на периферии гнезда при внешней температуре 1–5°, температура была выше, чем у куколок, на 0,2° (P=0,999). В жаркие летние дни при 29–32°С во всех зонах

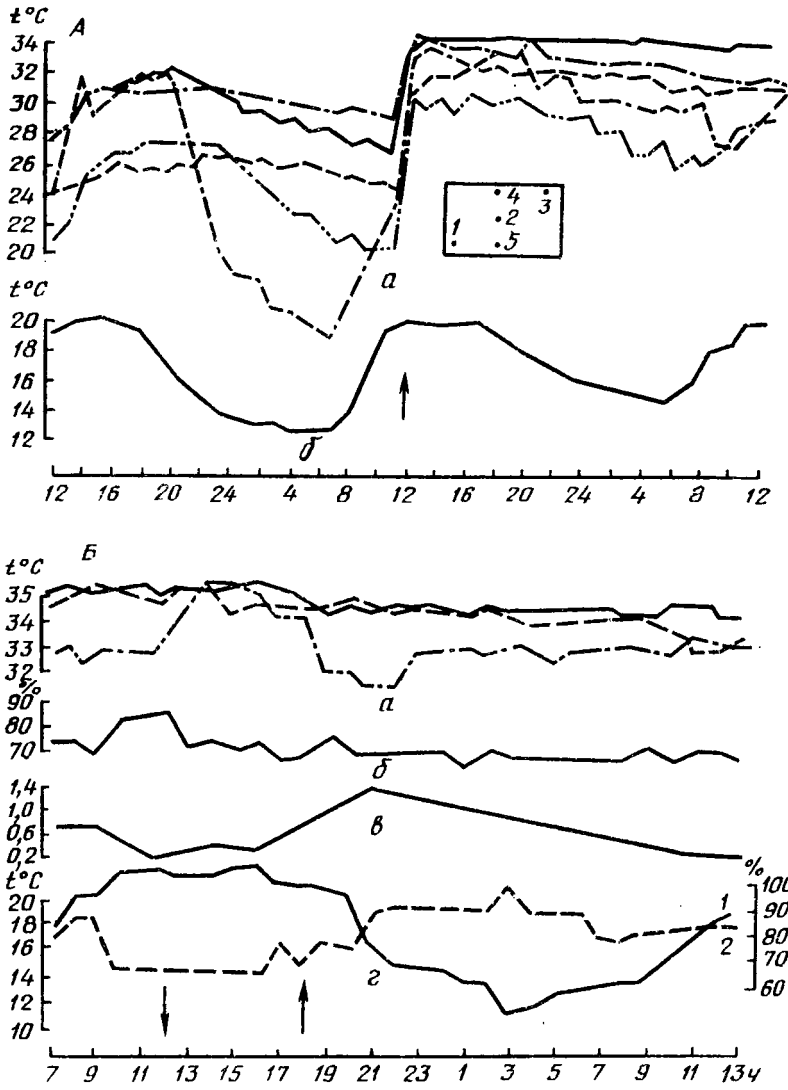


Рис. 46. Изменение внутригнездового микроклимата под влиянием интродукции расплода (*А*) и временного изъятия матки (Б):

А – температура в разных зонах центрального межрамочного пространства (*а*); *б* – внешняя температура; стрелкой показан момент интродукции расплода; *Б* – изменение внутригнездовой температуры (*а*), влажности (*б*) и концентрации диоксида углерода (*в*); *г* – внешняя температура (*1*) и относительная влажность воздуха (*2*); изъятие и возвращение матки показано стрелками

гнезда температура у личинок превышала температуру у куколок: на периферии – на 0,5°, в центре – 0,2 (табл.15).

Отличия по температуре у личинок и куколок на периферии гнезда и сходство в центре во время похолодания свидетельствуют о том, что фаза развития сама по себе не побуждает изменение терморегуляции. Личинкам и куколкам, по-видимому, требуется одинаковая температура. Превышение же температуры у личинок, находящихся во время похолодания на периферии, связано с повышенной активностью пчел. Кормление личинок повышает локомоторную деятельность пчел, что сопряжено с дополнительным тепловыделением. По этой причине при высокой внешней температуре в зоне размещения личинок она выше, чем у куколок, в центре и на периферии гнезда. При этом на периферии пчелы располагают наибольшими возможностями для поддержания оптимальной температуры у расплода на всех стадиях его развития.

Нарушение гормонального гомеостаза семьи. Физиологическое состояние пчелиной семьи претерпевает существенные нарушения после изъятия матки. Это связано с нарушением гормонального гомеостаза (см. «Возникновение социальности и структурная организация пчелиной семьи»). Влияние потери матки на температуру у расплода прослежено на семье, содержащей около 25 тыс. пчел. Термодатчики размещали в центральном межрамочном пространстве у сота с разновозрастным пчелиным расплодом: 1-й – в нижнем углу со стороны летка, 2-й – в центре и 3-й – в верхнем углу, противоположном летку. Относительную влажность воздуха и концентрацию диоксида углерода контролировали в центральной части гнезда.

Изъятие матки оказало наибольшее влияние на температуру в верхней части гнезда. За 75–80 мин она повысилась в среднем

15. Температура в различных зонах локализации в гнезде пчелиного расплода

Локализация расплода и стадия его развития	Температура в 0,5–1,0 мм от расплода при внешней температуре, °С					
	от 1 до 5; средняя – 3,2		от 5,1 до 10; средняя – 7,2		от 29 до 32; средняя – 30,6	
	$M \pm m$	Cv, %	$M \pm m$	Cv, %	$M \pm m$	Cv, %
Личинки на периферии гнезда	33,7±0,02	0,4	33,7±0,02	0,4	35,5±0,06	1,4
Личинки в центре гнезда	34,7±0,02	0,4	34,8±0,01	0,3	35,4±0,03	0,7
Куколки на периферии гнезда	33,5±0,03	0,5	33,6±0,02	0,4	35,0±0,07	1,7
Куколки в центре гнезда	34,7±0,05	1,0	34,8±0,02	0,4	35,2±0,02	0,6

на 2,6°С (P>0,999). В центральной части гнезда температура повысилась всего на 0,3° (P=0,99). Через 2,6–3 ч она приблизилась к исходному уровню. Концентрация диоксида углерода имела тенденцию к понижению, что свидетельствует об активизации пчел-вентилировщиц. Достоверных изменений относительной влажности не обнаружено.

После возвращения через 3 ч матки, которая была принята пчелами, температура в центральной части гнезда не изменилась. В верхней части гнезда она в течение первых 30 мин понизилась на 3,2° (P<0,999), а через 100–120 мин возвратилась к уровню, на котором была до изъятия матки. Понижению температуры на периферии гнезда сопутствовало повышение концентрации диоксида углерода в его центральной части в 1,7 раза (P=0,999). При внешней температуре 18–19° концентрация диоксида углерода в гнезде достигала 1,4% (см. рис. 46). Такая высокая его концентрация указывает на резкое понижение аэрации пчелами внутригнездового пространства, что происходит при значительном снижении активности семьи.

Глубокие изменения физиологического состояния происходят в семьях, находящихся длительное время без маток и пчелиного расплода, что побуждает у рабочих пчел развитие овуляции. Несмотря на низкую численность пчел в таких семьях, они поддерживают в зоне размещения трутней, развивающихся из яиц овулирующих рабочих особей, относительно высокую температуру. В семье с 9,1±0,6 тыс. взрослых особей при внешней температуре 11–29° температура у трутневого расплода, находящегося в нижней части гнезда со стороны летка, поддерживается на уровне 35,3±0,02° (Cv=1,1%), в центре – 36,0+0,01° (Cv=0,5%). Это на 0,3–0,9° (P=0,999) превосходит температуру в аналогичных зонах семьи с маткой в составе 34±2,1 тыс. пчел.

Замена в центральной части гнезда безматочной семьи трутневого расплода пчелиным приводит к снижению температуры на 0,3° (P=0,999). Нормализация терморежима объясняется понижением активности пчел, находящихся на соте с пчелиным расплодом. По-видимому, его покидают овулирующие рабочие особи, поскольку отсутствие свободных ячеек лишает их возможности откладывать яйца в части гнезда, занятой развивающимися рабочими пчелами. Некоторому восстановлению гомеостаза семьи могут способствовать феромоны, выделяемые пчелиным расплодом.

РЕАКЦИИ НА ПЕРЕГРЕВ ГНЕЗДА

Нагревание всего гнезда. Во время роения и переселения семей пчелы предпочитают поселяться в местах, защищенных от солнца. Это указывает на способность пчел анализировать тер-

мические свойства выбираемых мест поселения, что основано на реализации врожденной программы поведения. Однако удачный выбор места для жилья, которое должно удовлетворять большому комплексу биологических требований, далеко не всегда гарантирует семью от перегрева. Это стимулировало развитие у пчел адаптации к высокой температуре. Она выражается в наборе реакций, которые реализуются в определенной последовательности или одновременно в зависимости от ситуации.

Пчелы, находящиеся в пассивном состоянии, реагируют на повышение температуры уменьшением плотности скопления (агрегации). При значительном перегреве гнезда часть пчел может покидать его, собираясь на затененной стороне жилища. Такие скопления нередко образуются под прилетной доской или крышей ульев, находящихся в жаркие дни под открытым небом. Скопления образуются обычно во второй половине дня и распадаются (пчелы возвращаются в улей) с понижением температуры в вечерние часы. Пчелы, входящие в состав скоплений, как правило, не пользуются активными средствами охлаждения. Понижение их двигательной активности служит основным средством уменьшения затрат энергии на тепловыделение.

Активное реагирование на перегрев гнезда выражается в том, что часть пчел начинает заниматься доставкой воды (см. «Организация индивидуального поведения»). Вместе с этим высокая температура побуждает к аэрации гнезда, для чего пчелы машут крыльями. Частота их взмахов зависит от того, насколько окружающая температураа превосходит оптимальную для взрослых и развивающихся членов семьи. Изменение частоты взмахов крыльями пчел-вентилировщиц прослежено посредством спектрального анализа звуков семьи, содержащей 29±1,2 тыс. пчел. Она находилась в 12-рамочном улье, в донной части которого был вмонтирован электрический нагреватель. Для контроля внутригнездовой температуры использовали термодатчики. Они находились в среднем межрамочном пространстве на соте, в центральной части которого с некоторым смещением в сторону летка, размещался разновозрастный пчелиный расплод. Один из датчиков был укреплен в центре сота на расстоянии 1–2 мм от ячеек с расплодом, 4 других – на периферии за границей локализации расплода (рис.47). Внешняя температура изменялась от 22 до 24° С.

До включения нагревателя температура в центральной части гнезда находилась в пределах 35,0–35,5°, в зоне, обращенной к летку,–35,1–35,6°, на таком же уровне в противоположной части–33,0–33,3°. Частота звуков, генерируемых пчелами-вентилировщицами, составляла 75–85 Гц. После включения нагревателя наибольшее повышение температуры произошло на периферии гнезда со стороны, противоположной летку. В нижней

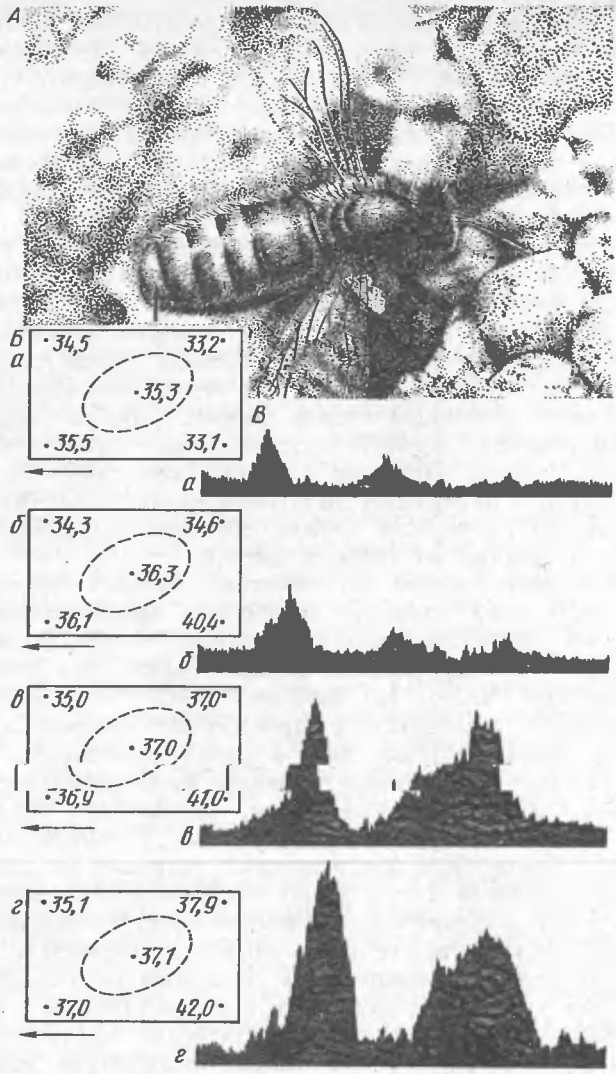


Рис. 47. Динамика спектральной структуры звуков пчел, связанная с нагреванием гнезда:

А – пчела-вентилировщица на соте; у пчелы открыта насонова железа (показано стрелкой); *Б* – изменение внутригнездовой температуры (*а* – *г*); прерывистой линией показано размещение расплода; *В* – соответствующее изменение звуковых спектров (*а* – *г*)

части гнезда этой зоны температура достигла 40,4°С, а в центре –36,3°. Этому сопутствовало повышение частоты звуков пчел-вентилировщиц на 30–40 Гц. Дальнейшее повышение внутригнездовой температуры в нижней части гнезда до 41–42°, в верхней части до 37,5° стимулировало повышение частоты звуков пчел-вентилировщиц до 145–155 Гц. Благодаря активизации воздухообмена между внутригнездовым пространством и внешней средой и интенсификации испарения воды температура в центральной части гнезда повысилась в среднем на 1,8° С, а на периферии – на 4,7–9,1°. Следовательно, пчелы с наибольшей активностью охлаждают зону, в которой находятся развивающиеся особи.

Звук, генерируемый пчелами-вентилировщицами, – сопутствующий. Тем не менее, он имеет для рабочих пчел сигнальное значение. Это доказано в опытах на пчелах, подвергавшихся воздействию нагретого воздушного потока и звука (Neuhans, Wohlgemuth,1960). Воздух и звук распространялись по трубке, выходные отверстия которой подводили к голове пчелы, находящейся у входа в улей. Скорость воздушного потока на расстоянии 2,0–2,5 см от пчелы составляла 2 м/с, температура колебалась в пределах от 31 до 40,4° С. В качестве звукового сигнала использовали чистые тона или звуки пчел-вентилировщиц, записанные на магнитной ленте.

Пчелы реагировали вентилированием на стимуляцию нагретым воздушным потоком и звуком. Активность реагирования зависела от частоты звука. Наиболее эффективны были чистые тона в диапазоне 140–160 Гц. Понижение частоты до 105 Гц или ее увеличение до 220 уменьшало вероятность реагирования в 5 раз. Воспроизведение звуков, генерируемых пчелами-вентилировщицами, действовало эффективнее, чем чистые тона тех же частот.

Следовательно, звук, генерируемый пчелами-вентилировщицами, воспринимается рабочими особями как сигнал о несоответствии микроклимата в гнезде биологическим потребностям семьи. Благодаря этому в охлаждении гнезда участвуют пчелы, находящиеся за пределами зоны действия высокой температуры. Для запуска реакции вентилирования требуется комплекс стимулов, среди которых наряду со звуком необходим теплый воздушный поток. Реагирование на сложный стимул биологически целесообразно, поскольку пчелы вентилируют и во многих других ситуациях, не имеющих отношения к охлаждению гнезда. Например, для распространения феромона насоновой железы далеко не всегда необходимо участие большого числа пчел. Поэтому избирательное реагирование на комплексный стимул способствует повышению адаптивности к различным условиям.

Локальный нагрев. Влияние локального нагрева прослежено

на семье, содержавшейся в однорамочном наблюдательном улье. В нем находилось около 8 тыс. пчел и 2,5 тыс. ячеек, занятых разновозрастным расплодом. Для локального нагрева участка сота использовали лампу типа «Соллюкс» с излучателем длиной волны 750 нм, свет которой не воспринимается органами зрения пчелы. Диаметр нагреваемой зоны ограничивался 10 см. Температура контролировалась микротермодатчиками, находившимися в зоне нагрева и за ее пределами. Температура окружающего воздуха во время опытов изменялась от 26 до 28°С.

Реакции пчел в процессе нагревания менялись в зависимости от температуры. До включения нагревателя при 26–28° зона, занятая расплодом, находилась под 4–5-слойной оболочкой из пчел. Они висели, сцепившись ногами. Верхний слой пчел прикреплялся к потолку улья и рамке. Нагрев воздуха у наружного слоя до 30–31° не оказывал заметного влияния на поведение пчел. Часть пчел через 1–3 мин начинала покидать зону нагревания, когда температура в ней повышалась до 32–33°, и через некоторое время защитная оболочка была 3–4-слойной. Однако изменение оболочки было непродолжительным и нестабильным. Пчелы, покидавшие зону нагревания, вскоре заменялись другими, входившими в нее. Стабильное уменьшение толщины оболочки на одну пчелу наблюдалось при 34–35° С. У пчел ее образующих была очень низкая локомоторная активность (практически не двигались).

С повышением температуры до 36–37° пчелы начинали вентилировать крыльями и медленно выходить из зоны нагрева. На их место, но в меньшем количестве входили пчелы из смежных зон Количество пчел, входящих в зону нагрева и выходящих из нее, уравновешивалось, когда покровная оболочка уменьшалась до одной пчелы. Большинство оставшихся пчел находилось в неподвижном состоянии. Медленно перемещались лишь пчелы, покидающие зону нагрева и входящие в нее. На периферии зоны нагрева толщина слоя пчел увеличивалась и плавно переходила в 4–5-слойную оболочку за ее пределами. В результате в зоне нагрева образовалось блюдцеобразное углубление из пчел.

При 38–40° С количество пчел в нагреваемой зоне сократилось. Находившиеся здесь пчелы не полностью закрывали своими телами расплод. Расстояние между ними достигало 0,5–1,5 см. Эти пчелы находились в неподвижном состоянии до того времени, пока не начинали медленно выходить из зоны нагрева. При выходе из нее некоторые пчелы начинали вентилировать. Это происходило по достижении пчелами зоны с температурой 36–37°. На границе зоны нагрева вентилировали также пчелы, не входившие в нее.

Через 10–15 мин после отключения нагревателя пчелы заполняли покинутую часть сота, а находившиеся в ней резко акти-

визировались. При этом на смежных участках сота основная масса пчел по-прежнему спокойно висела, образуя многослойную оболочку. Через 17–20 мин полностью восстанавливалось исходное распределение пчел на соте и ранее нагреваемая зона ничем не отличалась от соседних.

На участках сота с ячейками, заполненными медом и пергой или не занятыми кормом, пчелы реагировали на нагревание так же, как и в зоне размещения расплода. Некоторое отличие выражалось лишь в том, что при нагревании безрасплодных участков сотов количество пчел-вентилировщиц было в 4–5 раз меньше. Они также находились в основном на границе перепада температуры нагреваемой и холодной зон.

У пчел, отобранных во время нагревания на разных участках сотов, обнаружено различие по содержанию воды в их теле. У пчел, находившихся при 40° в зоне нагрева, продолжавшегося в течение 2 ч, общее содержание воды в теле составляло 69,1 ± 2,0% ($Cv = 17\%$). У пчел из смежных зон, отобранных в это же время, было 74,3 ± 3,1% воды ($Cv = 18\%$). До нагрева у пчел, отобранных в этих зонах, содержалось 73,5 ± 2,2% воды ($Cv = 19\%$). Уменьшение содержания воды в теле пчелы, находящихся в зоне нагрева, связано в основном с тем, что высокая температура интенсифицирует потери воды путем ее испарения. Это необходимо для охлаждения тела пчел.

Другой механизм охлаждения пчел связан с использованием воды, содержащейся в зобике (в чистом виде или в корме). На это указывает различие по концентрации сахаров в зобиках пчел, выходящих из зоны нагрева и входящих в нее. У первых она составляла 61 ± 2,1% ($Cv = 14\%$), у вторых – 41,3 ± 7,1% ($Cv = 59\%$). Важно подчеркнуть, что в зону нагрева входили не только пчелы-водоносы, к числу которых можно отнести особей с концентрацией сахаров в зобиках на уровне 1–5%. Их было всего 8–10%. Примерно у 30% пчел, входивших в зону нагрева, были совсем пустые зобики, а у остальных в нем было от 3 до 25 мг углеводного корма с концентрацией сахаров в пределах 19–75%. У пчел, выходящих из зоны нагрева, относительно небольшое количество воды (до 10 мг) было обнаружено в зобиках 2% пчел. У 79% были совсем пустые зобики, у 12%–10–25 мг и у 7% – выше 25 мг.

В течение описываемого опыта, проведенного в 7-кратной повторности, не замечено, чтобы пчелы, находившиеся в зоне нагрева или других частях сотов, «разбрызгивали» содержимое зобиков, хотя поилка находилась на расстоянии 5 см от улья. Кстати, пчелы предпочитали указанной поилке поилку, находившуюся в течение всего лета на расстоянии 12 м от улья.

Анализ динамики изменения концентрации сахаров в зобиках пчел, находившихся в зоне нагрева, указывает на то, что вы-

сокая температура активизирует процесс доставки воды. В течение 6 ч нагрева части сота, обращенной к летку, до 40° С концентрация сахаров в зобиках пчел, отбираемых в этой зоне, снижалась с 54 ± 3,2% ($Cv = 17\%$) до 30 ± 9,7% ($Cv = 90\%$). Это происходило за счет увеличения численности пчел-водоносов. В содержимом их зобиков концентрация сахаров не превышала 5–7%.

РЕАКЦИИ НА ОХЛАЖДЕНИЕ

Период интенсивного развития семьи. В это время пчелы занимают наибольшую часть гнезда, к чему их побуждает расплод, находящийся на большой площади сотов. Увеличение занимаемого объема сопряжено с ростом энергозатрат семьи за счет тепловыделения. Оно увеличивается с понижением внешней температуры, поэтому пчелы тратят много энергии в периоды похолоданий. Их влияние на внутригнездовой микроклимат прослежено в конце весны на семьях, состоящих из 21–24 тыс. взрослых и 13–15 тыс. развивающихся особей.

В течение 5 дней, предшествующих похолоданию, при изменении внешней температуры от 13 до 25° С на расплоде, расположенном со стороны летка, температура составляла 35,0 ± 0,03° ($Cv = 1,5\%$), в центре была 35,2 ± 0,02° ($Cv = 1,2\%$) и в верхней части гнезда со стороны, противоположной летку, равнялась 34,9 ± 0,04° ($Cv = 1,8\%$). В течение трехдневного похолодания до 4–7° в безветренную погоду температура в указанных зонах гнезда опустилась до 34,6 ± 0,03° ($Cv = 1,3\%$), 34,7 ± 0,03° ($Cv = 1,2\%$) и 34,4 ± 0,04° ($Cv = 1,6\%$). В последующие два дня такой же холодной погоды с ветром (скорость ветра 5–7 м/с), направленным в переднюю стенку улья, температура со стороны летка и в центре понизилась на 0,1° ($P = 0,90$), а в верхней части, противоположной летку, – на 0,3° ($P = 0,99$). Концентрация диоксида углерода в центре гнезда при 13–25° была на уровне 0,51 ± 0,039% ($Cv = 29\%$). При похолодании в безветренную погоду она повысилась в 2 раза ($P > 0,999$), при ветре – в 3,1 раза ($P > 0,999$). Небольшое понижение температуры и значительный рост концентрации диоксида углерода в гнезде с усилением охлаждения указывают на то, что пчелы реагировали на него повышением плотности скопления вокруг расплода.

Зимовка. В зонах с умеренным климатом к началу – середине осени заканчивается предзимняя подготовка пчел. Отсутствие расплода приводит к понижению и дестабилизации внутригнездовой температуры. Уплотнение пчел в межрамочных пространствах влечет за собой значительное повышение концентрации диоксида углерода. Зимой она может в течение длительного

времени поддерживаться на уровне 3,5–4,5%, достигая иногда в области теплового центра 6–7%. Из-за ограничения воздухообмена с внешней средой концентрация кислорода нередко снижается до 3–4% (Еськов, 1983).

Характерной реакцией на похолодание является повышение внутригнездовой температуры. В семьях, зимующих в незащищенных ульях, она больше всего изменяется в центральной зоне скопления пчел. Здесь с повышением внешней температуры от 0 до −17... −19° она повышается на 5–17°. В таких условиях повышение температуры в нижней части гнезда может достигать 18–20° С. Наименьшим колебаниям подвержена температура в верхней зоне гнезда, где ее колебания в течение зимы обычно не выходят за пределы 15–26°. Повышению температуры на охлаждение гнезда с 0 до −19° сопутствует повышение концентрации диоксида углерода над тепловым центром с 0,8–2,6 до 1,7–3,4% (рис. 48).

Указанные изменения внутригнездовой температуры и газового состава воздуха свидетельствуют о том, что пчелы активно реагируют на охлаждение. Прежде всего, они повышают плотность скопления, вследствие чего происходит увеличение температуры в центральной части гнезда и смежных с ней зонах. Уплотнение побуждает к активизации и увеличению тепловыделения. Вместе с этим охлаждение стимулирует миграцию пчел в верхнюю часть гнезда, где на его периферии поддерживается довольно высокая температура.

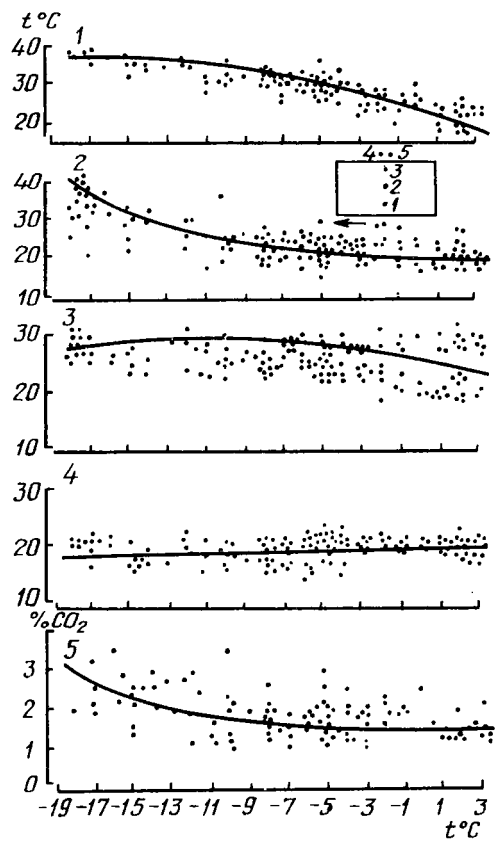


Рис. 48. Влияние внешней температуры на внутригнездовой микроклимат:

1–4 – температура;
5 – концентрация диоксида углерода

ЗАЩИТА ГНЕЗДА

Жизнеспособность пчелиной семьи во многом определяется надежностью средств защиты от неблагоприятных биотических факторов среды. Для этого у медоносных пчел имеется широкий арсенал защитных реакций, развившихся на основе усложнения поведения в ходе эволюции социальности. При этом наименьшие изменения претерпели пассивные средства защиты гнезда. Что касается активных средств, то они совершенствовались по мере усложнения социальных отношений.

ПАССИВНАЯ ЗАЩИТА

В стратегии гнездового поведения пчелиных важная роль принадлежит выбору мест для гнездования. Такое поведение вырабатывалось в ходе адаптации к типичным условиям обитания. Повышению надежности защиты гнезда способствует сооружение различных дополнительных укрытий, защищающих от физических и биотических факторов. Например, пчела Contridini aethyctera сооружает у входа в гнездо небольшую ячейку. Самка может заполнять ее кормом, но яйцо не откладывает (Vinson, Frankie, 1977). Такая ячейка затрудняет доступ к развивающимся пчелам и дезориентирует врагов и паразитов, обнаруживших гнездо.

Сезонные семьи с небольшой численностью взрослых особей наиболее уязвимы на начальных стадиях развития, когда самка-основательница не имеет помощниц. Чтобы защитить гнездо во время вылетов, самки некоторых видов закрывают вход. Например, галикт Lasigossum (Dialictus) umbripenne, покидая гнездо на время фуражировки, закрывает его вход землей (Wille, Orozco, 1969). Средствами дополнительной защиты входа в гнездо пользуются также некоторые эусоциальные виды. Безжалые пчелы, чтобы предотвратить проникновение в гнездо муравьев, на ночь замазывают летковый лабиринт смолистыми выделениями растений или сооружают перегородки из глины (Ihering, 1903; Rooley, Michener, 1969; Darchen, 1972; Wille, Michener, 1973).

Защиту гнезда медоносной пчелы обеспечивают природные полости, в которых она поселяется. Оценка их свойств детерминирована наследственной программой гнездового поведения. В процессе освоения жилища пчелы занимаются его достройкой, очисткой и расширением. Мелкие щели, не используемые в качестве летков, пчелы заделывают прополисом. Он используется также для достройки обжитых жилищ. Активность их прополисования обычно повышается к концу лета. В это время пчелы зна-

чительно уменьшают величину летковых отверстий, чем ограничивается возможность проникновения в гнездо мелких грызунов и других вредителей.

АКТИВНАЯ ЗАЩИТА

Одиночноживущие пчелиные обычно активно защищают свои гнезда во время их сооружения, реже после завершения репродуктивного цикла. Защищая гнездо, самка может нападать на других пчел, пытающихся захватить занятый ею гнездовой участок. Средства защиты и последовательность их реализации зависят от конкретной биологической ситуации. Например, Xylocopa fenestrata вначале атакует соперницу. Если при этом та не покидает гнездовой участок, то применяются жало и мандибулы (Kapil, Dhaliwal, 1961). Некоторые цератины, закончив строительство гнезда, остаются в пустой последней ячейке. При нападении на гнездо возбужденная самка вырабатывает жидкость, обладающую репеллентным действием на членистоногих (Малышев, 1913). Пчелы Xylocopa imitator, X. torrida, X. flacorufa защищают вход в гнездо собственным телом. Для этого они устраиваются во входном лабиринте, выставив к его наружной стороне кончик брюшка (Anzenderger, 1977). Охрана потомства значительно повышает его жизнеспособность. Наблюдениями за Ceratina japonica установлено, что гибель развивающихся особей уменьшается с 50 до 19%, а у C. iwatai – с 24,7 до 2,7%, если самка остается в гнезде и охраняет потомство (Sakagami, Maeta, 1977).

В семьях с сезонным циклом развития вначале гнездо охраняет самка-основательница. В дальнейшем ей помогают рабочие особи. У Xylocopa (Mesotrichia) combusta обнаружено, что самка, первая закончившая постэмбриональное развитие, начинает свою деятельность с охраны гнезда. Она занимается этим в то время, когда самка-основательница временно покидает гнездо, (Bonelli, 1977). Надежность защиты гнезда возрастает с увеличением численности самок. Такая же связь с численным составом семьи четко прослеживается у эусоциальных видов. У пчел рода Apis надежная защита гнезда связана в значительной мере со способностью адекватно реагировать на стимулы, сопутствующие нападению животных различных видов. Склонность медоносных пчел к взаимному разграблению кормовых запасов стимулировала развитие у них способности опознавания членов своих и чужих семей.

Защита летка. Безопасность пчелиной семьи определяется надежностью ее защитных реакций. Они представляют собой комплекс реакций, побуждаемых стимулами, которые обычно сопут-

ствуют или предшествуют нападению врагов. У пчел нет строгой специализации по выполнению сторожевой функции. Однако эффективное участие в защите гнезда связано с использованием жала. Развитие же ядовитой железы и максимальное накопление яда приходится примерно на 15-й день жизни пчелы. Поэтому в защите гнезда участвуют в основном пчелы старших возрастных групп. Они в разное время могут выполнять сторожевые функции, заниматься доставкой корма или внутригнездовыми работами.

Активность и численность пчел, выполняющих сторожевую функцию у летка, меняется в годовом цикле жизни семьи. При низкой внешней температуре все пчелы находятся внутри жилища. Но для их локализации в гнезде характерно смещение в сторону летка. Пчелы слабо или совсем не охраняют вход в жилище во время интенсивного медосбора. Как только поступление нектара прекращается, пчелы начинают обследовать гнезда других семей, пытаясь за их счет пополнить свои запасы. Это стимулирует защитные реакции семей, подвергающихся нападению.

Особи, охраняющие вход в гнездо, часто подолгу занимают одни и те же места. Они стремятся возвратиться на них после перерывов в выполнении сторожевых функций (Батлер, 1980). Голова пчелы-сторожа обычно обращена в сторону, противоположную входу в леток. Сторож может стоять неподвижно или перемещаться из стороны в сторону. Активность перемещения сторожей возрастает с увеличением количества подлетающих пчел. Пчела-сторож задерживает на некоторое время подлетевшую пчелу, после чего пропускает ее в улей или нападает на нее.

В опознавании пчел из других семей важная роль принадлежит способности запоминать и различать пахучие вещества. Сходство запаха может в значительной мере дезориентировать сторожей. Это доказано в опыте на семье, разделенной на три равные части. После разделения они жили в разных ульях. Две из этих вновь образованных семей получали в качестве подкормки вересковый мед, обладающий сильным специфическим запахом, а третья – раствор сахарозы. В результате сторожевые пчелы довольно индифферентно относились к рабочим особям с пустыми зобиками из семей, получавших одинаковую подкормку. В то же время они задерживали пчел из семьи, получавшей раствор сахара. Сторожа из третьей семьи задерживали подлетающих пчел из первых двух семей (Ribbands, 1954). Следовательно, приобретенный запах оказывал большее влияние, чем сходство наследственной основы.

Отношение к подлетающим пчелам во многом зависит от их поведения. Агрессивность сторожей стимулируют пчелы, летаю-

щие из стороны в сторону перед летком. Таких пчел сторожа обычно атакуют. Подобным образом они относятся к модели или мертвой пчеле, если ее привязать за нитку и раскачивать перед летком. Среди пчел, входящих в леток, сторожа обращают наименьшее внимание на особей, занимающихся доставкой воды и нектара. При прочих равных условиях сторожа чаще всего задерживают пчел, возвращающихся с пыльцой (Oldrich, 1970). Видимо, привлекающим стимулом служит выделяющаяся по окраске пыльцевая обножка.

Сторожей к защитным реакциям побуждают не только подлетающие пчелы, но и другие перемещающиеся объекты. Например, предметы любой формы и окраски, находящиеся в неподвижном состоянии, не привлекают пчел, охраняющих вход в жилище. Сторожа атакуют только объекты, которые перемещаются в поле их зрения. Агрессивность сторожей возрастает, если семья подвергается нападению пчел из других семей.

Различение пчел-грабителей и сборщиц нектара вполне возможно по генерируемым ими звукам во время полета. Их спектры существенно отличаются. В спектрах звуков пчел, прилетающих с наполненными зобиками и не представляющих опасности для семьи, интенсивные составляющие находятся в диапазонах 150 ± 10 и 320 ± 20 Гц. Первый из них интенсивнее второго на 7–10 дБ. У пчел-грабителей, летающих у обследуемого ими улья, спектральные составляющие при таком же соотношении интенсивностей приходятся на частоты 240 ± 10 и 500 ± 20 Гц (Еськов, 1979).

Сигналы опасности. Мобилизация защитных реакций больших групп пчел основана на использовании специфических сигналов, среди которых важное значение имеют пахучие химические вещества (феромоны тревоги). К ним относится изоамилацетат, выделяемый железами жалоносного аппарата. Его секреция достигает максимума к 20-му дню жизни пчел. Репеллентным действием на пчел обладает гептанон-г-он, секретируемый мандибулярными железами. Его секреция значительно возрастает с 14-го дня (Boch, Chearer, 1965; Crewe, Hastings, 1976).

На пчелах, содержащихся небольшими группами в садках, обнаружено, что изоамилацетат и гептанон-г-он стимулирует возбуждение, когда их концентрация в парафиновом масле достигает 10% (Collins, 1980). С увеличением концентрации феромонов тревоги пчелы быстрее возбуждаются. Одновременно возрастает продолжительность реагирования. Для стимуляции повторной реакции на феромоны достаточно 15-минутного перерыва в их действии. Активность реагирования зависит от численности пчел в группе. Не обнаружено, чтобы 5 пчел, находящиеся в садке, активизировались на запах феромонов. Пчелы начинают заметно реагировать, когда их численность в

группе достигает 10 и более особей (Collins, Rothenbuhler, 1978).

Феромоны тревоги пчел одной семьи стимулируют защитные реакции другой. Однако пчелы, по-видимому, различают пахучие выделения своей и чужих семей. На это указывают учеты численности пчел, жаливших коробочки хлопка, содержавшие экстракты феромонов тревоги различных семей. Замечено, что пчелы предпочитали жалить коробочки с запахом своих семей (Free, 1961).

Характерные пахучие выделения представителей других видов могут восприниматься пчелами как сигналы опасности. Это связано с ассоциацией нападения врагов, выделяющих пахучие вещества. В опытах с предъявлением возбужденным пчелам, защищающим гнездо, коробочек хлопка обнаружено, что они редко жалят те из них, которые не содержат пахучих выделений животных. Повышенную агрессивность пчел стимулирует запах пота человека. Пропитанные им коробочки хлопка подвергаются ужалению намного чаще, чем не имеющие запаха (Free, 1961).

Неадекватные реакции пчел могут вызывать некоторые синтетические химические вещества, входящие в состав инсектицидов. Вещества, поражающие нервную систему, стимулируют агрессивное отношение к членам своей семьи, возвратившимся с плантаций, обработанных ядохимикатами. Этих фуражиров, отличающихся повышенной двигательной активностью, пчелы убивают или удаляют из гнезда. При большом количестве пчел, посещающих растения, обработанные инсектицидами, которые поражают нервную систему, рабочие особи убивают матку и зажаливают друг друга. Зарегистрированы случаи, когда от инсектицидов погибали десятки тысяч пчелиных семей (Leppik, 1954).

Визуальные стимулы, сопутствующие нападению врагов, нередко выступают в роли сигналов опасности. Сигнальное значение могут иметь характерные позы и поведение врага. Например, пчелы принимают защитные позы при приближении к летку шершня, готовящегося к атаке. О значении визуального стимула свидетельствует то, что пчелы адекватно реагируют как на самого шершня, так и на его движущуюся модель, имитирующую нападение (Schneider, Kloft, 1971). На Apis indica, A. dorsata, A. florea установлено, что активность реагирования пчел зависит от скорости передвижения и размера модели. Наибольшую активизацию защитных реакций стимулирует перемещение объекта, угловой размер поля зрения которого составляет 5–12°. Его перемещение с угловой скоростью 80–250° в секунду стимулирует максимальное возбуждение пчел. Реакция на этот стимул постепенно затухает. Через 10 мин она уменьшается на 50%, через 90 – на 80% (Koeniger, Fuchs, 1975).

Пчелы, подвергающиеся нападению, информируют внутригнездовых об опасности. С этим связано значительное снижение или полное прекращение летной деятельности в то время, когда они подвергаются нападению шершней, щурок и сорокопутов. У индийских пчел обнаружено использование акустических сигналов оповещения об опасности (Koeniger, Fuchs, 1972; Fuchs, Koeniger, 1974). Генерацию звуков можно вызвать вибрацией гнезда или воздействием на пчел воздушного потока. Звук напоминает шипение. Его интенсивность на расстоянии 2 см от пчел составляет 65 ± 2 дБ. Продолжительность генерации сигнала на кратковременную стимуляцию находится в пределах 0,5–1 с. Одновременно с генерацией сигнала пчелы принимают специфические позы: поворачивают вверх головы и разворачивают крылья под углом около 45°.

Информация об опасности распространяется в гнезде индийских пчел со скоростью 25 см/с. Об этом свидетельствует волнообразное распространение возбуждения. Роль звука как сигнала опасности доказана тем, что его воспроизведение стимулирует указанную форму реагирования. При этом информационное значение имеют низкочастотные спектральные составляющие в полосе 90–100 Гц (Fuchs, Koeniger, 1974).

Всякое возбуждение семьи медоносных пчел сопровождается изменением структуры генерируемых ею звуков. Это воспринимается как сигнал тревоги. Например, зимующих пчел возбуждает воспроизведение звуков потревоженной семьи. Об активизации семей, находящихся в спокойном состоянии, свидетельствует повышение интенсивных спектральных составляющих в полосе 400–500 Гц на 5–7 дБ (Еськов, 1979).

Значительная активизация пчел происходит под действием вибрационных стимулов, имитирующих разорение жилища. Типичная реакция семьи на удар по улью выражается в усилении звуков и миграции части пчел к летку. На периодически повторяющиеся вибрационные стимулы пчелы адаптируются в летнее время в течение нескольких минут. На вибрационные импульсы, следующие с частотой 0,1–0,5 Гц, пчелы прекращают реагировать усилением звука через 3–4 мин. На первый из вибрационных стимулов пчелы генерируют звук повышенной интенсивности в течение 3 с, на 10-й – в течение 1 с. Время адаптации уменьшается до 50–60 с с увеличением частоты следования вибрационных импульсов до 0,2 Гц (Еськов, 1981).

Вибрационная стимуляция зимующих пчел побуждает их повышать внутригнездовую температуру. Это необходимо им для реализации защитных реакций. По данным анализа энергозатрат семьи при температуре –9°, ее тепловыделение на вибрационные импульсы, следующие с частотой 2 Гц, в течение 15 мин возрастало в 3,7 раза (Еськов, 1981). Это сопряжено с расшире-

нием зоны, занимаемой пчелами, и увеличением внутригнездовой температуры. В центральной части гнезда она повышалась на 3–5°, а внизу – на 9–10° С.

Оборонительные и отпугивающие реакции пчел. Стереотипное поведение больших групп пчел во время опасности способствует

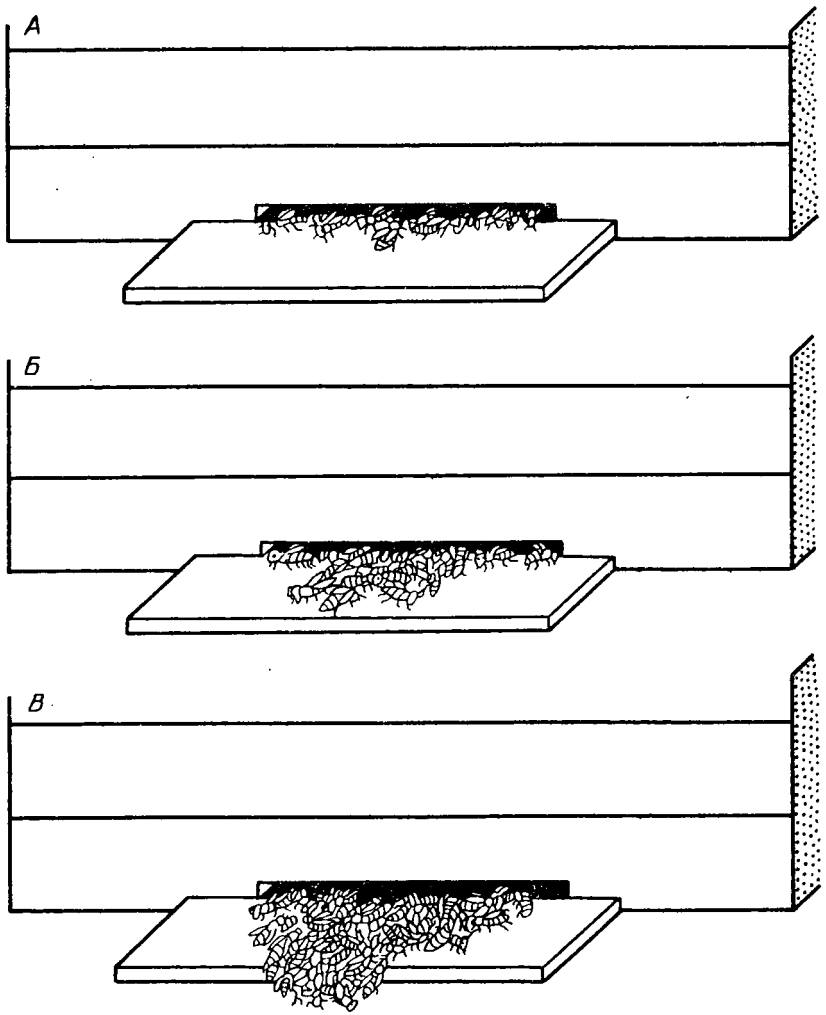


Рис. 49. Образование скоплений пчел у летка при нападении шершней:

А – до нападения; *Б* и *В* – увеличение численности пчел с активизацией прилета шершней

повышению эффективности защитных реакций. Например, индийские пчелы при нападении шершней образуют у летка большие скопления. Находящиеся в них пчелы совершают брюшком синхронные маятникообразные движения и генерируют пульсирующие звуки. Их интенсивные составляющие находятся в диапазоне 270–298 Гц. Длительность импульсов колеблется от 30 до 70 мс. Весь этот поведенческий комплекс оказывает отпугивающее воздействие на шершней. Об этом свидетельствует то, что шершень не нападает на пчел, образовавших такие динамические скопления. Его жертвами чаще всего становятся пчелы, выходящие из летка, в то время, когда они приблизятся к защищающейся группе (Schneider, Kloft, 1971).

Медоносные пчелы подобно индийским собираются у выхода из летка при нападении шершней. Количество пчел в группе увеличивается с активизацией полетов шершней. Особенность этих групп – образование скоплений, уходящих в глубь летка (рис. 49). Пчелы, образующие скопления, не совершают каких-либо стереотипных движений. При приближении шершня к летку пчелы пытаются схватить его. Если им это удается, то большое количество пчел нападает на шершня. Обычно борющаяся с ним группа из 4–7 пчел сваливается с прилетной доски, после чего шершень улетает.

Обнаружено, что звуки, генерируемые семьей индийских пчел, отпугивают их врагов – медведей. Исследование проведено на трех гималайских медведях, живших в зоопарке. Их вначале приучали доставать мед из-под деревянного ящика. В нем был вмонтирован звуковой излучатель. Через него воспроизводили записанный на магнитофонную ленту звук потревоженных пчел. Интенсивность звука на 29 дБ превосходила естественную, что связано с необходимостью компенсации интенсивных звуковых помех в месте проведения эксперимента. Воспроизведение звука отпугивало медведей, побуждало их надолго покидать отсек для отдыха. (Fuchs, Koeniger, 1974).

ОТНОШЕНИЕ ПЧЕЛ К ЭЛЕКТРОМАГНИТНЫМ ПОЛЯМ

ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ К ЭЛЕКТРОМАГНИТНЫМ ПОЛЯМ

Чувствительность пчелиной семьи к электромагнитным полям (ЭП) различных частот изучали в экранированной, акустически изолированной камере (акустическая изоляция к звукам частотой 400 ± 50 Гц составляла около 30 дБ). В ней на протяжении всего периода исследований поддерживалась температура на уровне 20 ± 0,2° С. В камере всегда находилась одна семья.

Исследования начинали после 12-часовой адаптации семьи к новым условиям. Чтобы уменьшить возбуждение, связанное с изоляцией, семьи ставили в камеру в вечерние часы после прекращения полетов пчел. Летки камер подопытных семей были закрыты сеткой из диэлектрического материала (Еськов, 1982).

В качестве источника синусоидальных колебаний использовали генератор ГЗ-1 с усилителем мощности. Напряжение под-

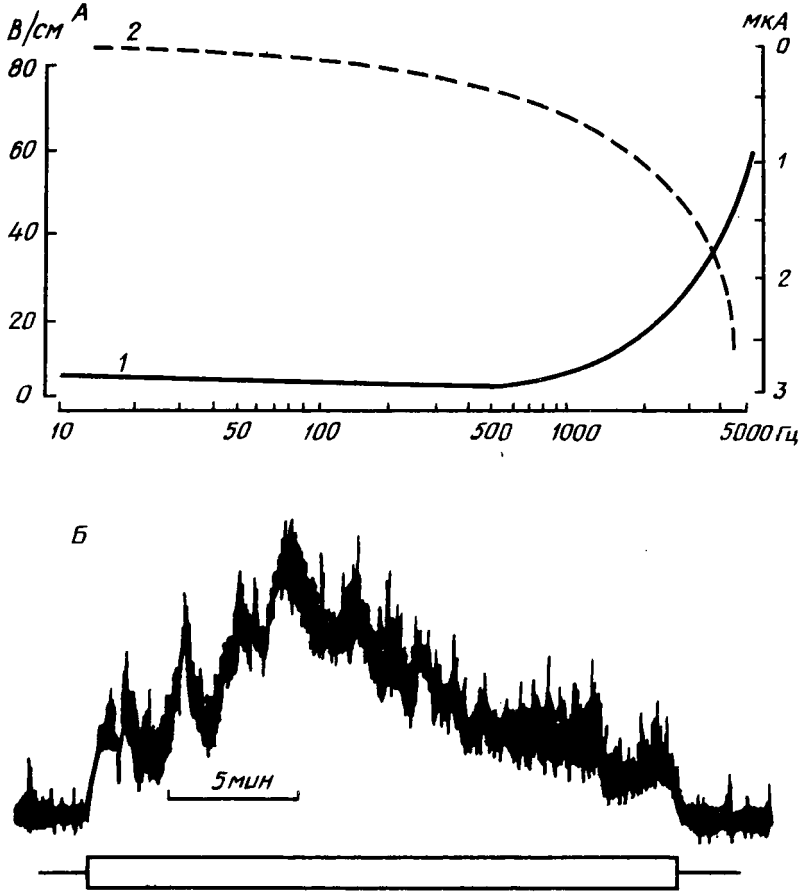


Рис. 50. Чувствительность пчел к ЭП и электротоку, проходящему через пчелу, наполняющую зобик 50%-ным раствором сахара:

А – частотная характеристика чувствительности к ЭП (*1*) и электротоку (*2*); *Б* – изменение интенсивности звуков пчелиной семьи в полосе 400–500 Гц на действие ЭП частотой 500 Гц при напряженности 15 В/см

водилось к двум пластинам, одна из которых находилась под ульем, другая – над ним. Реакции насекомых на ЭП регистрировали акустическим методом. Микрофон находился над гнездом. Усиленный звуковой сигнал поступал на анализатор спектра С4-7, которым выделяли спектральные составляющие в полосе 400–500 Гц. Их амплитуда, коррелирующая с изменением активности пчел, контролировалась на экране осциллографа. Одновременно измеряли интегральную разность сигнала, поступающего на конденсаторный накопитель в течение равных интервалов до и после включения ЭП.

Максимум чувствительности к ЭП пчелиной семьи из 14 ± 0,4 тыс. рабочих пчел приходится на частоту 500 Гц. Порог чувствительности на этой частоте составляет 4–5 В/см. Чувствительность к ЭП неравномерно уменьшается с уклонением частоты от 500 Гц в сторону ее уменьшения или повышения. На частоте 10 Гц порог чувствительности возрастает до 8–11 В/см, а при 5 кГц – достигает 47–72 В/см (рис. 50). Интересно, что у ос Paravespula vulgaris обнаружена сходная частотная зависимость чувствительности к ЭП. Но у них порог чувствительности на частоте 500 Гц составляет всего 0,3–0,5 В/см (Еськов, 1982).

Порог чувствительности к ЭП зависит от количества пчел в семье или изолированной группе. При уменьшении численности рабочих пчел в семье с 14 тыс. до 2 тыс. снижается чувствительность в 1,69 раза ($P > 0{,}999$). По данным анализа интенсивности дыхания не обнаружено, чтобы одна изолированная пчела реагировала на ЭП, напряженность которого достигала 500 В/см. Потребление кислорода двумя изолированными пчелами под действием ЭП такой же напряженности возрастает в 1,5 раза ($P < 0{,}99$), десятью – в 1,8 раза ($P > 0{,}999$). Группа из 100 пчел реагирует изменением звуков на действие ЭП, когда его напряженность достигает 40–70 В/см (Еськов, 1981).

ХАРАКТЕРНЫЕ РЕАКЦИИ НА ЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ ПОЛЯ

Изолированная группа. Реакции пчел и трутней, содержащихся в садках, на ЭП контролировали по изменению их двигательной активности фотометрическим методом. В качестве фотодатчика использовали фотодиод ФД-24, подключенный на вход усилителя постоянного тока. Периоды затенения пчелами фотодиода преобразовывались в прямоугольные импульсы. Они регистрировались счетчиком СЭД-2, подключенным к выходу усилителя. Показания счетчика за определенные интервалы времени нормировали по их максимальному значению, принимаемому за единицу (Еськов, 1982а).

Пчелы. Активизацию пчел стимулируют ЭП, частота которых значительно превосходит пороговые значения чувствительности. Уровень локомоторной активности зависит от напряженности, временной структуры и физиологического состояния пчел. На ЭП частотой 500 Гц рост двигательной активности рабочих особей в возрасте 140–160 дней (зимний период; осенняя генерация пчел) побуждает увеличение напряженности до 150–175 В/см. Дальнейшее повышение напряженности ведет к снижению активности перемещения. Значительный спад передвижений пчел происходит при достижении напряженности ЭП 200 В/см (рис. 51, *А*).

Пчелы летней генерации в возрасте 15–50 дней реагируют максимальной активизацией беспорядочного передвижения на ЭП напряженностью 150–200 В/см. Двигательная активность пчел в возрасте 1–3 дней увеличивается с повышением напряженности до 75–100 В/см (см. рис. 51, *А*). Судя по числу затенений фотодатчика, их максимальная активность перемещения в 2 раза ($P > 0{,}999$) ниже, чем у пчел в возрасте старше 15 дней при их стимуляции ЭП напряженностью 150–200 В/см.

После отключения ЭП резкий спад локомоций начинается через 20–30 с. Действие ЭП с паузами такой длительности в наибольшей мере препятствует развитию у пчел адаптаций к этому стимулу. Например, на ЭП, подаваемое в форме им-

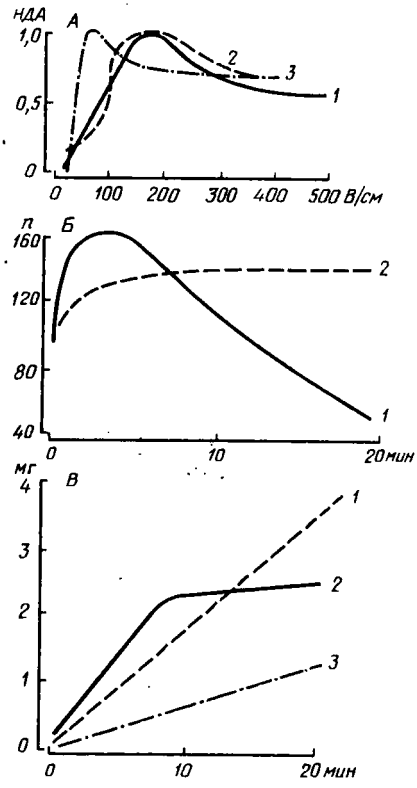


Рис. 51. Изменение двигательной активности и массы тела пчел в ЭП частотой 500 Гц (по Еськову, 1982):

А – влияние напряженности ЭП на изменение двигательной активности пчел в возрасте 140–160 дней (*1*), 15–30 дней (*2*) и 1–3 дней (*3*); НДА – нормированная двигательная активность; *Б* – частота затенений (*n*) фотодатчика пчелами, перемещающимися в садке под действием ЭП напряженностью 180 В/см, включенного постоянно (*1*) или включаемого и выключаемого через каждые 20 с (*2*); *В* – уменьшение массы тела пчел в ЭП напряженностью 180 В/см: *1* – пульсирующий режим; *2* – непрерывное включение; *3* – контроль

пульсов длительностью 20 с с паузами между ними такой же величины, активность передвижения пчел соответствует активности передвижения при действии поля в непрерывном режиме только в течение начальных 6–8 мин. В дальнейшем импульсное ЭП стимулирует дольше, чем непрерывное, поддержание высокой двигательной активности, которая не имеет выраженного спада в течение 20–30 мин. Значительное снижение активности на стимуляцию ЭП такой же частоты и напряженности, подаваемого в непрерывном режиме, происходит через 6–8 мин (рис. 51, *Б*).

С динамикой изменения локомоторной активности во время действия ЭП согласуется изменение массы тела пчел. В течение 20 мин непрерывного действия ЭП, стимулирующего максимальную двигательную активность, масса тела в первые 10 мин уменьшается со скоростью 0,25 мг в минуту, а в дальнейшем – 0,02. Включение поля с 20-секундными паузами на протяжении всего 20-минутного периода действия стимула обеспечивает изменение массы со скоростью 0,2 мг в минуту. У пчел, не подвергающихся действию ЭП (в контроле), масса тела уменьшалась со скоростью 0,07 мг в минуту (рис. 51, *В*).

Своеобразно реагируют пчелы, находящиеся в садке, одна из стенок которого служит электродом, на длительное действие ЭП высокой напряженности. В этом случае группа из 400–500 пчел вначале реагирует на ЭП напряженностью 400–500 В/см, как обычно, резким повышением двигательной активности. Через 15–25 мин пчелы начинают собираться на электроде и образуют плотное скопление, форма которого близка к полусфере. Оно формируется за 4–10 мин. Обычно в течение всего периода действия ЭП небольшая часть пчел (не более 2–7%) продолжает активно перемещаться по садку. В их число входят пчелы, в последнюю очередь присоединяющиеся к скоплению и локализующиеся на его поверхности. Они время от времени покидают скопление и начинают активно перемещаться по садку. После отключения ЭП пчелы в течение нескольких часов продолжают находиться в пассивном состоянии.

Трутни. Подобно пчелам они активизируются под действием ЭП. Но в отличие от пчел активизировавшиеся трутни сразу же предпринимают попытку взлететь. Такую форму их реагирования ЭП частотой 500 Гц побуждает, когда его напряженность достигает 30–80 В/см (Еськов, 1982в). Наряду с этим ЭП стимулирует у активизировавшихся трутней выворачивание эндофаллуса. Эта форма реагирования усиливается с повышением напряженности ЭП.

Реакция выворачивания эндофаллуса под действием ЭП связана с раздражением трутней токами, наведенным полем в покровах их тела. Поэтому только действия электротока достаточно для стимуляции этой реакции (Еськов, Миронов, 1990б). Вели-

чина электротока, необходимая для выворачивания эндофаллуса, возрастает в 4 раза с повышением частоты от 10 до 1000 Гц и составляет соответственно 101 ± 4,1 ($Cv = 12\%$) и 403 ± 13,6 мкА ($Cv = 11\%$). На частоте 500 Гц реакцию побуждает электроток силой 310 ± 6,6 мкА ($Cv = 6\%$).

Пчелиная семья. Характер реагирования пчел, находящихся в садках и гнездах своих семей, на ЭП отчасти совпадает. Это выражается преимущественно в изменении локомоторной активности. Отличия же в реагировании на ЭП у тех и других пчел связаны с существенными различиями мотиваций.

Локомоторная активность и взаимоотношения членов семьи. Пчелы, находящиеся на сотах, реагируют на ЭП повышением двигательной активности. Она заметно возрастает на действие ЭП частотой 500 Гц, когда его напряженность достигает 30–40 В/см. При 100–150 В/см часть возбужденных пчел выходит из гнезда. Их численность увеличивается с повышением напряженности до 200–300 В/см. Выходящие пчелы беспорядочно передвигаются у летка, некоторые взлетают. Летающие вокруг улья пчелы отличаются повышенной агрессивностью.

Через 4–7 мин от начала действия ЭП напряженностью 200–300 В/см пчелы, находящиеся в гнезде, начинают группироваться. Эти группировки представляют собой цепеобразные скопления, располагающиеся вдоль силовых линий ЭП или под небольшим углом к ним. В нижней части улья цепи переходят в беспорядочные группировки (рис. 52). Количество пчел в них увеличивается с продолжительностью действия ЭП. Образование скоплений и выход части пчел из гнезда уменьшают их плотность на сотах. С этим сопряжено уменьшение их двигательной активности.

Поведение пчел, находящихся у летка во время действия ЭП, напоминает поведение сторожей при нападении на семью. Но в отличие от них эти пчелы более активны. Они приближаются и вступают в кратковременные контакты не только с подлетающими пчелами, что характерно для сторожей, но и с выходящими из улья. Всякое контактирование повышает возбуждение пчел. Такое поведение сохраняется на протяжении всего периода действия ЭП, даже в том случае, если оно не отключается в течение всего лета.

Активизация внутригнездовых пчел полем сопровождается повышением их взаимной агрессивности. Она возрастает с увеличением напряженности ЭП. В семьях, подвергавшихся действию ЭП напряженностью 150 В/см в течение 15 мин, от ужалений погибает до 0,2% пчел, при 300 В/см – до 0,3%. В опытах, выполненных более чем на 500 пчелиных семьях, подвергавшихся действию ЭП напряженностью от 150 до 300 В/см, не зарегистрировано ни одного случая гибели маток.

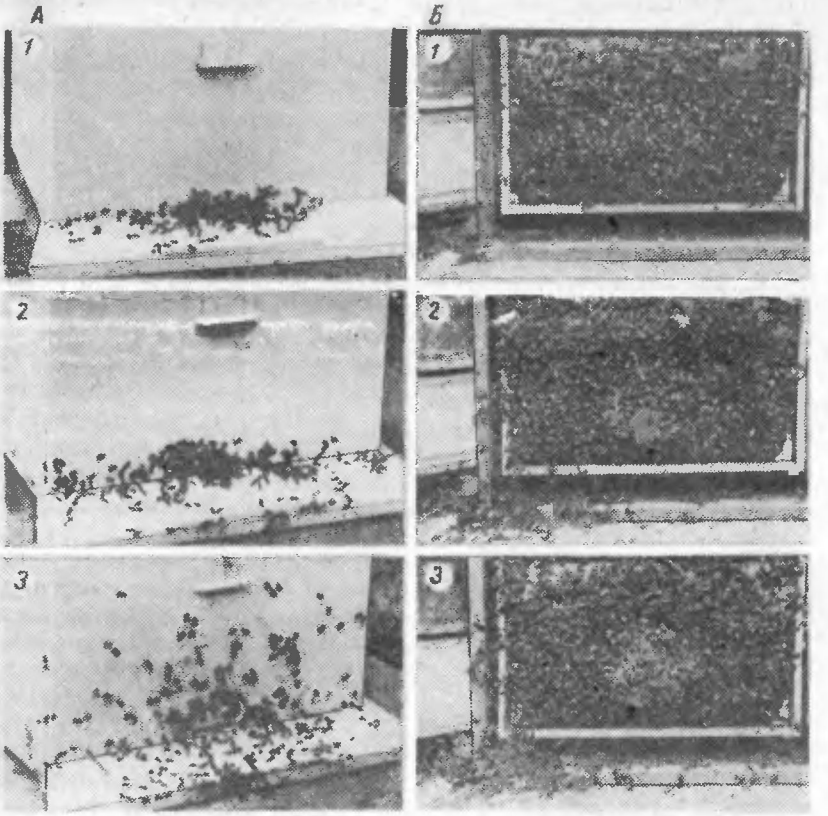


Рис. 52. Поведение пчел в ЭП частотой 500 Гц, напряженностью 300 Вт/см:

А – перед летком: *1* – до включения ЭП; *2*, *3* – после включения ЭП; *Б* – в улье: *1* – до включения ЭП; *2*, *3* – после включения ЭП

Акустические реакции. На пороговые и близкие к ним уровни ЭП пчелиная семья реагирует незначительным повышением интенсивности звуков, что можно зарегистрировать лишь посредством спектрального анализа.

Реагирование выражается в усилении на 0,5–0,9 дБ спектральных составляющих в диапазоне 400–500 Гц. С увеличением напряженности их интенсивность возрастает. При 2-кратном превышении порогового уровня чувствительности к ЭП амплитуда частотных составляющих в полосе 400–500 Гц возрастает на 1,2–2,1 дБ (см. рис. 50, рис. 53).

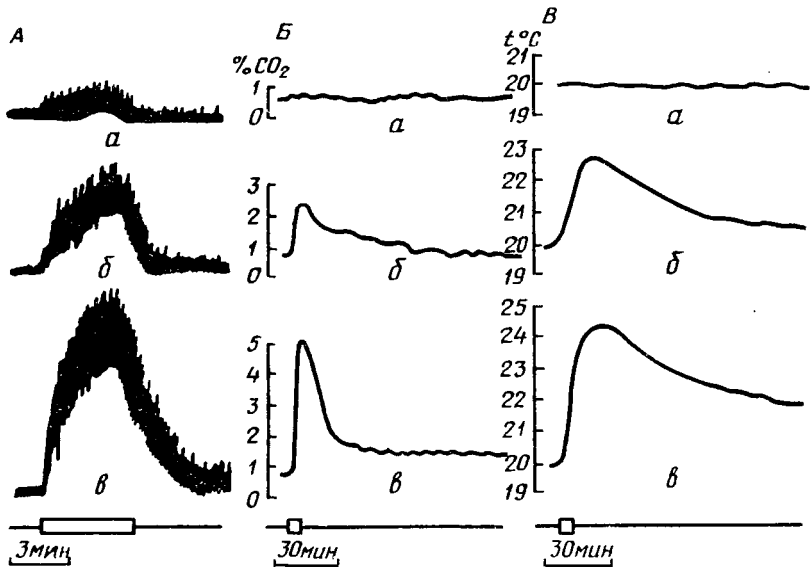


Рис. 53. Изменение интенсивности звуков, генерируемых пчелиной семьей, в полосе 400–500 Гц (*А*), концентрации диоксида углерода в центре гнезда (*Б*) и температуры над гнездом (*В*) под действием ЭП частотой 500 ± 50 Гц при напряженности 15–20 В/см (*а*), 50 (*б*) и 100 В/см (*в*)

ЭП высокой напряженности побуждает к значительным изменениям спектральной структуры пчелиных звуков и некоторому повышению их общей интенсивности. Спектральные изменения выражаются в смещении пика интенсивности в полосе 200–400 Гц в сторону повышения его частоты. На ЭП частотой 400 ± 50 Гц, напряженностью 350 ± 30 В/см частотное положение энергетического максимума в полосе 200–400 Гц смещается в ее высокочастотную область на 25–35 Гц. Соотношение интенсивных составляющих в полосах 200–400 и 400–550 Гц уменьшается на 23–24 дБ. При этом общая интенсивность звуков возрастает всего на 4–5 дБ (Еськов, 1979).

Активизация термогенеза. Повышение двигательной активности пчел под действием ЭП сопряжено с ростом затрат энергии семьи, что влечет за собой увеличение тепловыделения. Влияние ЭП на характер изменения внутригнездового микроклимата анализировали по изменению температуры и содержанию диоксида углерода. Микротермодатчики типа СТ1–19 с тепловой инерционностью не выше 0,2° в секунду находились над гнездом (над серединой центрального межрамочного пространства) и в самом

гнезде. Концентрацию диоксида углерода контролировали оптико-акустическим газоанализатором ОА-2209 с точностью 0,025%. Он был соединен с контролируемыми зонами хлорвиниловыми трубками с внутренним диаметром около 1,5 мм.

Небольшое повышение температуры побуждает ЭП частотой 500 ± 50 Гц при напряженности 15–20 В/см. Под действием такого стимула температура над центром гнезда повышается всего на 0,1–0,3°, а концентрация диоксида углерода – на 0,05–0,1%.

С повышением напряженности ЭП до 50 В/см, действующего в течение 5 мин, температура за 14–19 мин от начала стимуляции повышается на 2,6–2,8° С. Концентрация диоксида углерода достигает максимального значения, превышая исходный уровень на 1,6–1,8% за 7–8 мин. На ЭП напряженностью 100 В/см, действующего в течение такого же времени, температура за 14–17 мин повышается на 4,1–4,3°. Концентрация диоксида углерода увеличивается на 3,7–4,0% за 6–7 мин. После отключения ЭП напряженностью 50 и 100 В/см температура в течение первого часа снижается со скоростью около 0,2 в минуту (см. рис. 53).

Она возвращается к исходному уровню до включения ЭП напряженностью 50 В/см через 1,6–2,7 ч, после действия напряженности 100 В/см – через 2,6–4,4 ч.

Значительные изменения внутригнездового микроклимата происходят под действием ЭП напряженностью 200 В/см (частота 500 ± 50 Гц). На 10-минутное воздействие такого стимула температура в центре гнезда повышается на 7–9°, а концентрация диоксида углерода – на 4,4–6,1%. Через 2–3 ч после отключения поля температура снижается всего на 0,5–1,3°. Она возвращается к исходному уровню лишь через 15–18 ч. Концентрация диоксида углерода довольно быстро нормализуется. Это происходит обычно за 50–70 мин.

Возбуждение пчел и связанная с ним активность термогенеза не повышаются при подачи ЭП с кратковременными паузами, если общая продолжительность пульсирующего и непрерывного воздействия совпадает. Напротив, в таком случае импульсные поля слабее возбуждают пчел. Например, на ЭП частотой 300 Гц при напряженности 80 В/см, подаваемое в форме непрерывных синусоидальных колебаний, температура над гнездом повышается на 2,1 ± 0,4°, а концентрация кислорода снижается на 0,9 ± 0,14%. Такое же ЭП, подаваемое со скважностью, равной 2, при длительности включения поля около 30 мс, стимулирует повышение температуры на 1,2 ± 0,2°. Содержание кислорода снижается на 0,5 ± 0,1%. При скважности, равной 10, температура повышается всего на 0,4 ± ,1°, концентрация кислорода уменьшается на 0,23 ± 0,7% (Еськов, Сапожников, 1979).

Характер изменения микроклимата зависит от длительности действия ЭП. Одноминутное включение поля частотой 500 ± 50 Гц напряженностью 35 В/см стимулирует повышение температуры на 1,2° и рост концентрации диоксида углерода – на 0,7%. При 5-минутном воздействии таким же стимулом температура увеличивается на 2,7°, концентрация диоксида углерода – на 1,7%. Часовое включение ЭП вызывает повышение температуры на 3,6 , концентрации диоксида углерода – на 2%. В течение часового воздействия полем снижение температуры и содержания диоксида углерода начинает уменьшаться еще в период действия стимула соответственно через 18–23 и 8–10 мин. Это связано с активизиацией пчел-вентилировщиц. Благодаря им и уменьшению плотности пчел в зоне размещения расплода температура на нем всегда ниже, чем на периферии гнезда.

Длительное действие ЭП прослежено на семьях, содержавшихся в зоне высоковольтной линии электропередачи (ЛЭП), находившейся под напряжением 500 кВ промышленной частоты (50 Гц). Одна из двух подопытных семей в течение 1,5 мес находилась под крайней фазой (напряженность ЭП около 75 В/см), другая – в 20 м от ее проекции на землю (напряженность около 20 В/см). Температура в центре гнезда семьи, находившейся в 20 м от ЛЭП, составляла 35,5 ± 0,13° ($Cv = 0,8\%$), со стороны летка – 35,2 ± 0,34° ($Cv = 1,0\%$), в верхней части гнезда, противоположной лутку, – 35,8 ± 0,09° ($Cv = 0,6\%$) и у боковой стенки – 34,0 ± 0,48° ($Cv = 3,1\%$), а в гнезде семьи под ЛЭП – соответственно – 36,0 ± 0,17° ($Cv = 1,6\%$), 40,2 ± 0,10° ($Cv = 0,4\%$), 37,1 ± 0,61° ($Cv = 1,6\%$), и 40,4 ± 0,08° ($Cv = 0,4\%$).

Температура в гнездах подопытных семей существенно изменилась под влиянием перемещения первой из них под ЛЭП, а второй на расстояние 14 м от линии, где напряженность ЭП составляла 32 В/см. Перемещение той и другой семьи было проведено в течение 1,5 сут с четырьмя 8–17-часовыми остановками. После первого приближения семьи к ЛЭП на 5 м ее микроклимат практически не изменился. При последующих перестановках в наибольшей мере повышалась температура со стороны летка. Она возросла до 38,2 ± 0,21° С ($Cv = 3,3\%$), когда улей достиг проекции крайней фазы на землю. При этом температура то повышалась до 40–41°, то опускалась до 36–37°. В центральной части гнезда она достигала 39°, вверху – 38,3°, (рис. 54,*а*).

В гнезде семьи, удаляемой из-под ЛЭП, происходило снижение температуры (рис. 54,*б*). После удаления на 7 м температура в центре гнезда понизилась на 0,9°. Такое перемещение практически не повлияло на температуру со стороны летка и в боковой части улья. Оказавшись на расстоянии 14 м от ЛЭП,

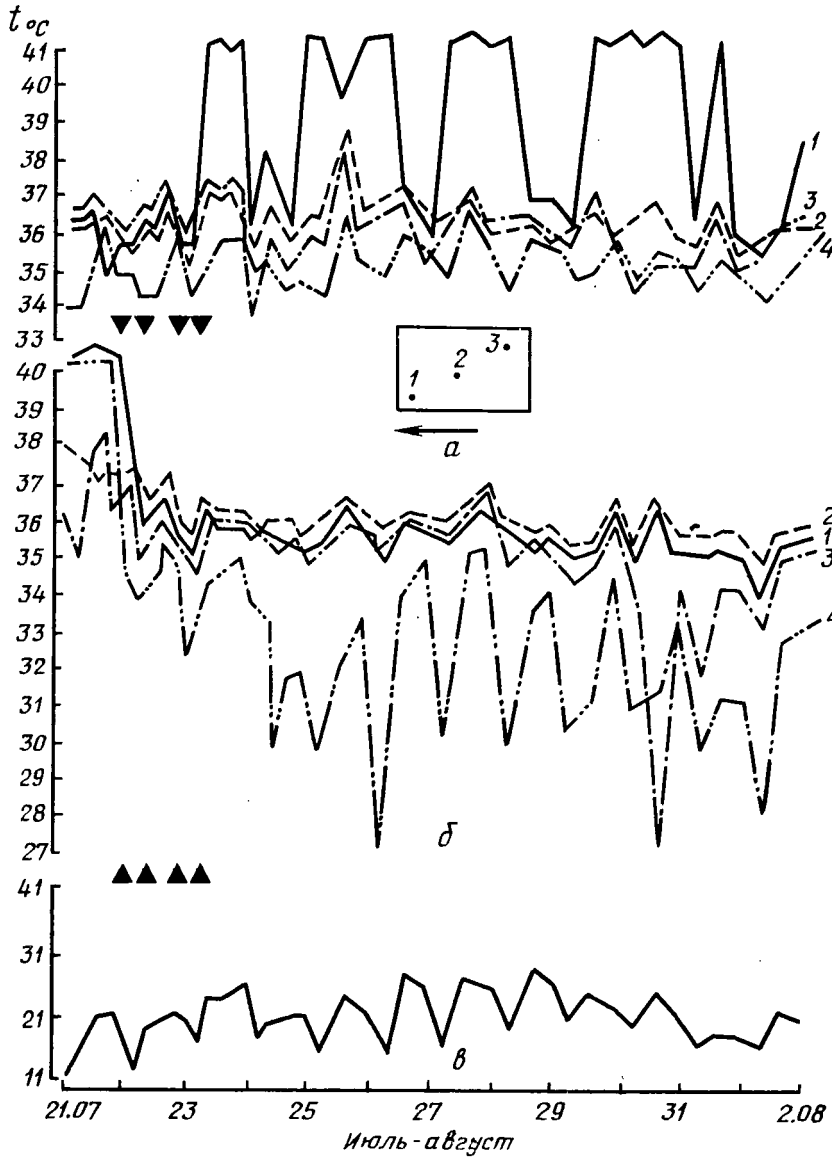


Рис. 54. Внутригнездовая температура семьи, приближаемой (*а*) и удаляемой (*б*) от ЛЭП; *в* – внешняя температура; 1–3 – термодатчики на центральном соте; *4* – на боковом соте; треугольниками показаны периоды перемещения (по Еськову и Брагину, 1986)

пчелы температуру в предлетковой зоне понизили на 4,8°, в центре – на 1,2°, вверху – на 2,2° и сбоку – на 7,1° ($P < 0,999$). В течение последующих 10 дней наблюдений температура в центре и со стороны летка не выходила за пределы 33,2–37,1°. У боковой стенки она изменялась от 27,2 до 35,6° С.

Длительное действие ЭП не побуждает пчел к привыканию, хотя характер реагирования у них со временем меняется. Например, ЭП, напряженность которого на порядок или более превосходит пороговые значения, действующие на семью в течение всего летнего периода, стимулирует значительную дестабилизацию терморежима. Температура чаще всего скачкообразно повышается и через некоторое время вновь понижается. Понижения температуры могут достигать исходных уровней. Периоды ее подъема и понижения не имеет строгой упорядоченности. Продолжительность той и другой фаз может меняться от нескольких минут до десятков часов. Вариабельность концентрации диоксида углеродов под действием ЭП также возрастает. Ее среднее значение превосходит в дневные часы нормальный уровень в 2–6 раз. Судя по изменению звуков в полосе частот 400–500 Гц на включение ЭП, наибольшая активизация пчел происходит в первые 4–8 мин. При постоянстве параметров ЭП через 8–15 мин после его включения интенсивность звуков пчел понижается. Но их нормализация происходит только после отключения ЭП.

РЕПЕЛЛЕНТНОЕ ДЕЙСТВИЕ ЭЛЕКТРОМАГНИТНЫХ ПОЛЕЙ

Отпугивание от источника пищи. Исследование проведено на пчелах, посещавших кормушку, наполненную 50%-ным раствором сахарозы или медом. Пластмассовую кормушку диаметром 8 см размещали в центре стеклянной подставки. С двух сторон от нее были подвешены на изоляторах две металлические пластины размером 0,5 × 0,5 м. Они размещались параллельно друг другу на расстоянии 0,5 м. ЭП включали, когда на кормушке собирались пчелы.

Включение ЭП напряженностью 400–600 В/см побуждало всех пчел взлетать с кормушки. Взлет группы из 50–120 особей происходил в течение 3–10 с. Поведение пчел, летавших между пластинами и за их пределами, не имело отличий. Летавшие пчелы не проявляли никаких признаков агрессии. После отключения ЭП все пчелы в течение 0,5–1,5 мин вновь садились на кормушку и продолжали наполнять зобики. Повторное включение ЭП стимулировало такую же реакцию. Она не менялась в случае 10-кратного включения поля с интервалом 5, 20 или 30 мин. Однако пищевая мотивация имеет большее значение, чем воз-

буждение ЭП. При его длительном включении пчелы, полетав 3–5 мин, начинают садиться на кормушку. В таком случае они сильнее, чем в обычных условиях, возбуждаются при соприкосновении друг к другу, чаще взлетают, но все же продолжают брать корм.

Несмотря на то что пчелы не привыкают к ЭП, оно позволяет выработать у них отрицательный условный рефлекс. Это выявлено в опытах с двумя кормовыми столиками, находившимися на расстоянии 1 м друг от друга. Если на одном из них периодически включать ЭП, то вскоре все пчелы начинают посещать кормушку на другом столике, и наоборот. На переориентацию пчел достаточно 8–14 периодов включения поля с интервалами в 2–3 мин.

Удаление пчел из улья. Вылет из улья 10–20% пчел происходит через 6–9 мин действия ЭП напряженностью 250–500 В/см (частота 500 Гц). Количество летающих пчел увеличивается на 7–10%, если на время включения ЭП снять крышку, оставив открытым верх гнезда. Однако никогда не наблюдалось, чтобы все пчелы семьи с расплодом покинули улей. Этого не происходит при открытой боковой стенке наблюдательного улья семьи с расплодом, подвергающейся действию ЭП в течение часа.

В отличие от этого вскоре после поселения семьи в однорамочный наблюдательный улей без расплода пчел легко удалить из него посредством ЭП. Например, пчелы, прожившие в однорамочном улье в течение трех дней и не имеющие расплода (было около 100 яиц), покидали его при включении ЭП напряженностью 250°–400 В/см. Взлет всех пчел происходил за 6–11 мин. Матка взлетала вместе с пчелами. Ее изоляция в клетке на соте не удерживает пчел. Но наличие в улье матки ускоряет их возвращение после отключения ЭП.

Активность прополисования. Показателем отрицательного отношения пчел к ЭП можно рассматривать резко возрастающую активность прополисования жилища. При этом пчелы заделывают воском и прополисом не только щели в местах соединения частей улья, но и леток. Интересно, что не все семьи, подвергающиеся одинаковому действию ЭП, реагируют на него повышенной активностью прополисования. Примерно у 20% пчелиных семей, находившихся в течение лета под ЛЭП (500 кВ), активность прополисования практически не отличалась от таковой активности у семей, размещенных за пределами влияния ЭП (на расстоянии 50 м от линии).

У семей, содержащихся в зоне ЛЭП (500 кВ), активность прополисования уменьшается с их удалением от линии. Большинство пчелиных семей, находившихся под крайней фазой ЛЭП, заделывали леток, оставляя в нем лишь небольшие проходы. В

летковых отверстиях этих семей к концу лета было по 37 ± 7,5 г ($Cv = 20\%$) прополиса, а в 12 м от линии – 11 ± 5,3 г. Это соответственно в 37 и 11 раз превосходило его содержание в летковых отверстиях семей, находившихся в 50–55 м от линии ЛЭП (Еськов, Брагин, 1986а). Имеются сведения (Warnke, Paul, 1975), что пчелы иногда полностью запечатывают леток прополисом, лишая себя тем самым связи с внешней средой.

РОЛЬ ФАКТОРОВ, СОПУТСТВУЮЩИХ ЭЛЕКТРИЧЕСКИМ ПОЛЯМ

Переменные ЭП высокой напряженности порождают повышение концентрации аэроионов. Предполагается, что они влияют на периодичность линьки у тлей (Haine, 1962) и жизнеспособность эмбрионов тукового шелкопряда (Ситько и соавт., 1971). Авторы исследований, выполненных на пчелах, утверждают, что отрицательные аэроионы повышают двигательную активность пчел (Чижевский, 1928; Altmann, Warnke, 1971). ЭП возбуждает вибрации опорного субстрата, на котором находятся пчелы, что вполне может восприниматься ими. Действию ЭП сопутствуют магнитные поля (МП). Поэтому вопрос о факторах, сопутствующих действию ЭП, заслуживает специального рассмотрения.

Ионизация. Концентрацию ионов в улье во время действия ЭП измеряли счетчиком аэроинов ИТ-8401. Воздух из улья откачивали со скоростью 134 $см^3/с$ через раструб из нержавеющей стали. Его вставляли входным отверстием в леток. Интегральную концентрацию легких, средних и тяжелых ионов с подвижностью свыше 0,001 $см/В \cdot см$ определяли с точностью не ниже $5 \cdot 10^3/см^3$. Для повышения концентрации униполярных ионов использовали тритиевый ионизатор. Его размещали в улье (Еськов, Миронов, 1990).

После включения ЭП напряженностью 150 В/см концентрация ионов не поднималась выше $5 \cdot 10^3/см^3$ (нижний предел разрешающей способности счетчика аэроинов). Отношение пчел к ионизации внутриульевого пространства контролировали в течение 10–15 мин действия повышенной концентрации ионов. Исходно интенсивность звуков составляла 67,7 ± 0,66 дБ ($Cv = 2,9\%$). После повышения концентрации аэроионов до $4 \cdot 10^4/см^3$ интенсивность звуков равнялась 68,5 ± 0,64 дБ ($Cv = 2,8\%$), при $2 \cdot 10^6/см^3$ – 68,1 ± 1,02 дБ ($Cv = 4,5\%$). Различия на 0,4–0,8 дБ статистически недостоверны.

Вместе с регистрацией звука контролировали температуру в центре гнезда. Перед началом насыщения внутриульевого пространства аэроионами она была на уровне 34,6 ± 0,15° С ($Cv = 1,3\%$). При первом режиме повышения концентрации ионов температура составляла 34,5 ± 0,29° ($Cv = 0,8\%$), при вто-

ром – 34,5 ± 0,10° ($Cv = 0{,}9\%$), т. е. ее изменения не выходили за пределы среднеквадратических ошибок. Следовательно, даже высокое насыщение внутриульевого пространства аэроионами не влияет на изменение активности пчел.

Вибрации опорного субстрата. Исследование проведено на пчелах, содержавшихся в пластмассовых или деревянных садках размером 13 × 11 × 6 см. Вибрации стенок под действием ЭП регистрировали пьезоэлектрическим преобразователем ДН-3, подключенным к входу измерительного прибора ВШВ-003. Обнаружено, что амплитуда колебаний стенок садка зависит от частоты и напряженности ЭП. Эта связь выражается уравнением: $A = 0{,}036A_1 \cdot f^2$, где A – амплитуда вибросмещения; A_1 – измеренная амплитуда виброускорения; f – частота ЭП. На частоте 500 Гц при напряженности 15 В/см амплитуда вибросмещения составляет 0,18 ± 0,02 нм, при 77 В/см – 0,74 ± ± 0,05 нм, а на частоте 1000 Гц – соответственно 0,04 ± 0,01 и 0,18 ± 0,02 нм (Еськов, Миронов, 1990).

Выше отмечалось, что ЭП стимулирует повышение двигательной активности пчел. Такая реакция не может побуждаться действием вибраций по следующим причинам: во-первых, их амплитуда находится ниже порога чувствительности субгенуального органа, ответственного за восприятие колебаний, которые распространяются по опорному субстрату (см. «Организация индивидуального поведения»); во-вторых, вибрации на частотах 500–1000 Гц стимулируют у пчел торможение двигательной активности. Возможно, именно это служит одной из причин понижения перемещения пчел в садках, когда напряженность ЭП превышает 175–200 В/см.

Постоянные ЭП. Отношение пчел к постоянным ЭП различной напряженности прослежено в летнее время на семьях с 30 + 3 тыс. пчел. Перед включением ЭП в течение 5 мин измеряли интенсивность звуков, генерируемых пчелами, и температуру в центре гнезда. Напряженность ЭП через каждые 5 мин повышали на 50 В/см.

Исходно интенсивность звуков равнялась 63,4 ± 0,66 дБ ($Cv = 3{,}2\%$). Во время включения ЭП изменения их интенсивности не выходили за пределы среднеквадратичных значений: при 50 В/см – 63,4 ± 0,68 дБ ($Cv = 3{,}63\%$), при 100 В/см – 63,1 ± ± 0,71 дБ ($Cv = 3{,}4\%$) и при 150 В/см – 63,2 ± 0,83 дБ ($Cv = 3{,}9\%$). Не обнаружено также влияния ЭП на внутригнездовую температуру. До включения ЭП она составляла 34,9 ± 0,95° С ($Cv = 0{,}8\%$), при 50 В/см – 34,8 ± 0,25° ($Cv = 0{,}1\%$), при 100 В/см – 34,0 ± 0,29° ($Cv = 0{,}2\%$) и при 150 В/см – 34,7 ± 0,29° ($Cv = 0{,}2\%$).

Восприятие постоянного поля заряженного тела обнаружено на пчелах, входящих и выходящих из улья. В качестве заряжен-

ных тел использовали две металлические пластины размером 3 × 6 см, подсоединенные к бумажному конденсатору емкостью 300 мкФ. В то время, когда конденсатор был разряжен, пчелы свободно перемещались по нижней пластине (расстояние между пластинами 1,5–2 см). После зарядки конденсатора от источника постоянного тока напряжением 300–500 В поведение пчел существенно менялось. Все пчелы, входящие в улей и выходящие из него, немедленно останавливались, как только касались ногой пластины. После 2–5-секундной остановки они продолжали очень медленно передвигаться в избранном направлении. Передвижение нормализовалось, если конденсатор разряжали, а также при заряженном конденсаторе, когда последняя нога поднималась над пластиной. Наличие только одной заряженной пластины также затормаживало передвижение по ней.

Магнитное поле. Действию ЭП всегда сопутствует магнитное поле. Его величина между электродами определяется выражением:

$B = \frac{\pi f r}{C^2} \cdot E \sin(2\pi f r)$, где r – расстояние до прямой, проходящей через центры электродов; f – частота ЭП; E – его напряженность; C – скорость света; t – время (Фейман и соавт., 1966). Отсюда при воздействии на семью ЭП частотой 500 Гц, напряженностью 150 В/см величина МП составляет около $1{,}3 \cdot 10^{-10}$ Тл, или $1{,}3 \cdot 10^{-6}$ Гс. МП Земли на средних широтах приближается к 0,5 Гс, а его суточные вариации достигают 10^{-3} Гс (Бочкарев, 1985), т. е. на три порядка выше, чем при включении ЭП напряженностью 150 В/см.

Отношение пчел к МП частотой от 50 до 1000 Гц прослежено на пчелах, содержавшихся примерно по 200 особей в стеклянных цилиндрических садках диаметром 5 и высотой 15 см. Садки помещали в соленоид, подключенный к генератору ГЗ-112 через низкочастотный усилитель тока. Увеличение МП до 10 Гс не стимулировало повышение двигательной активности пчел. Не замечено также других форм реагирования на этот стимул как во время его включения, так и выключения. Следовательно, МП, сопутствующие действию ЭП, не имеют отношения к активизации пчел.

ТРОФИЧЕСКИЕ КОНТАКТЫ И СИГНАЛЬНЫЕ ДВИЖЕНИЯ

Эусоциальные виды пчелиных накапливают в своих гнездах запасы питательных веществ. От их количества зависит жизнеспособность семьи в течение периода, когда пчелы не могут

заниматься доставкой корма из-за неблагоприятных для вылета погодных условий или отсутствия цветущих медоносных растений. Количество собираемого корма при прочих равных условиях определяется активностью и численностью фуражиров. Поиск источников корма связан с затратами энергии. Поэтому участие в обнаружении кормовых участков большого числа членов семьи нецелесообразно с точки зрения экономии энергоресурсов семьи. Это побуждало к развитию некоторой специализации в системе трофического обеспечения семьи. Наряду с этим развивались механизмы, регулирующие активность фуражиров. Представление об эволюции и принципах организации трофического поведения можно составить на основе его сравнительного анализа у разных видов, отличающихся по уровню социальной организации.

ТРОФИЧЕСКОЕ ОБЕСПЕЧЕНИЕ ШМЕЛИНОЙ СЕМЬИ

Шмели накапливают в гнезде запасы нектара и пыльцы. Особи, прилетевшие в гнездо с ношей корма, складывают его в кормовые ячейки и обычно не вступают в контакты с другими членами семьи. Передача корма наблюдается иногда между сборщицами и самкой-основательницей. Она выступает в роли инициатора контакта, атакуя фуражира. Он выделяет нектар на дно гнезда, а самка-основательница слизывает этот корм (Michener, 1972). При высокой активности фуражиров некоторые из них не освобождаются сразу же после возвращения в гнездо от пищевой ноши, а выходят из него и летают некоторое время у его входа (Brian, 1952). Это напоминает сигнальное поведение фуражиров некоторых видов безжалых пчел (Lindauer, 1956).

Механизмы регуляции трофического обеспечения у шмелей изучали на семьях, содержавшихся в естественных условиях и вольерах. Фуражиров метили краской и учитывали количество прилетов на кормушки. У семьи Bombus terrestris, состоящей примерно из 500 взрослых особей, на кормушке с 50%-ным раствором сахара в 6,6 м от гнезда в течение 6 дней зарегистрировано 1157 прилетов меченых шмелей. В течение всего этого времени не было зарегистрировано ни одного прилета новичков (немеченых особей). Аналогичный результат получен при 10-дневном наблюдении за фуражирами семьи B. agrorum. Особи, приученные посещать кормушку, совершили 463 визита и также не привлекли ни одного новичка. Обе семьи находились под открытым небом. Из их гнезд во время наблюдений летали как меченые, так и немеченые шмели (Jacobs-Jessen, 1959).

В семье, содержавшейся в вольере, было около 250 взрослых особей. Семья имела ограниченные запасы углеводного корма, который полностью потреблялся в течение ночи. Подкормка в виде раствора сахара находилась в цветках живокости, которые периодически выставляли в вольер на 1 ч, а затем на такое же время убирали. Шмелей, посещавших цветки, метили краской. Оказывалось, что доставка корма мечеными шмелями влияла на понижение летной активности семьи. Из 206 вылетов немеченых шмелей 31% приходился на то время, когда в вольере не было цветков с кормом (Jacobs-Jessen, 1959). Летная активность фуражиров снижается и в том случае, если в кормовые ячейки искусственно добавлять раствор сахара, но повышается, если его изымать (Brian, 1952).

Таким образом, торможение летной активности фуражиров при поступлении в гнездо корма позволяет заключить, что сборщики, обнаружившие источник пищи, не мобилизуют других членов семьи заниматься пополнением пищевых запасов. Основным стимулом активизации фуражиров служит недостаток корма в гнезде. Он выступает в роли регулятора летной деятельности фуражиров.

СИГНАЛЬНЫЕ ДВИЖЕНИЯ

Специфические формы локомоций, имеющие сигнальное значение, используются многими видами насекомых в различных биологических ситуациях. Например, самцы Hishimonus sellatus, вибрируя брюшком, вызывают такую же ответную реакцию у самок, готовых к спариванию. Это воспринимается самцом как сигнал к сближению (Arai, 1977). Повышенной двигательной активностью отличается поведение возвратившихся в гнездо муравьев Lasius niger, обнаруживших обильный источник углеводного корма (Еськов, 1979). У представителей видов Monomorium и Tapinoma фуражиры активизируют в гнезде членов своих семей быстрыми перемещениями по зигзагообразной траектории. Такие стереотипные повторяющиеся движения называют танцами. Их упорядоченность и увеличение связи с местоположением обнаруженного источника пищи повышается с усложнением социальной организации пчелиных.

Сигнальные движения фуражиров безжалых пчел. Trigona droryana, обнаружив обильный источник корма, по возвращении в гнездо активно перемещается по зигзагообразной траектории, расталкивая находящихся на пути движения других пчел (Lindauer, 1958). Фуражиры T. iridipennis перемещаются по круговой траектории (Lindauer, Kerr, 1956). Во время остано-

вок фуражиры вступают в трофические контакты с членами семьи. Освободившись от пищевой ноши, фуражир покидает гнездо, увлекая за собой активизировавшихся членов семьи.

Пчелы, мобилизованные фуражиром-сигнальщиком, выходят к летку и следят за направлением его полета. У Melipana merillae начальная траектория полета зависит от расстояния до источника пищи. Если он иаходится на расстоянии 30–50 м, то сигнальщик первые 3–5 м пролетает по зигзагообразной траектории с отклонениями от направления к цели в ту и другую сторону примерно на 0,5 м. Полет к цели, удаленной более чем на 50 м, совершается по прямой линии (Esch, 1967).

Сигнальные движения фуражиров карликовой и гигантской пчел. Сигнальщики этих видов активизируют членов своих семей многократно повторяющимися циклами стереотипных движений, обязательным составляющим элементом которых являются маятникообразные движения брюшком в латеральной плоскости. Продолжительность этой фазы находится в прямой связи с расстоянием до цели. Карликовые пчелы исполняют сигнальные движения, находясь на горизонтальной поверхности верхней части сота. Сигнальщица может перемещаться также по пчелам, расположенным в горизонтальной плоскости или на боковой поверхности сотов, если его повернуть из нормального вертикального положения в горизонтальное. Направление передвижения пчелы, машущей брюшком, совпадает с направлением к цели (Lindauer, 1956, 1971).

Сигнальные движения гигантских пчел и карликовых сходны. Отличие выражается лишь в том, что гигантские пчелы способны ориентировать направление движения, находясь на вертикальной поверхности. Для этого и тем, и другим необходимо видеть солнце или не закрытый облаками участок небосвода. Затенение гнезда дезориентирует сигнальщиц. Это одна из главных причин, побуждающих карликовых и индийских пчел селиться под открытым небом. При этом достаточно, чтобы с сота был виден лишь участок неба (Roepke, 1930; Lindauer, 1956).

Сигнальные движения индийской и медоносной пчел. Впервые на специфические сигнальные движения пчел, обнаруживших источник пищи, обратил внимание М. Спитцнер (Spitzner, 1788). Глубокие изучения факторов, детерминирующих эту форму поведения пчел, выполнены К. Фришем и его учениками (Frisch, 1965). Их сведения подтверждены и получили развитие в работах многих исследователей (Esch, 1956; Wittekindt, 1960, 1966; Esch, Bastian, 1970; Лопатина, 1971; Левченко, 1976 и др.).

У всех четырех видов рода Apis сигнальные движения имеют сходную структуру. Сходство выражается в наличии маятникообразных движений брюшка в латеральной плоскости и связи

направления перемещения в этой фазе с пространственным положением цели относительно жилища и солнца. Однако поселение индийской и медоносной пчел в укрытиях не позволяет ориентироваться непосредственно по положению солнца. Противоположное от него направление заменяется на вертикальных поверхностях неосвещенных сотов вектором силы тяжести. При такой системе ориентации, если направление к цели совпадает с направлением солнечного азимута, то пчела, машущая брюшком, передвигается головой вверх. Ее передвижение совпадает с вектором силы тяжести, если цель находится в противоположной стороне на одной линии с ульем и направлением на солнце. Отклонение направления движения от вектора силы тяжести в ту или другую сторону соответствует углу между направлением от улья к цели и солнцу.

Сигнальщицы могут ориентироваться, находясь на горизонтальной поверхности. В таком случае направление к цели совпадает с направлением передвижения в фазе виляния брюшком. Но для этого сигнальщице необходимо видеть солнце или участок неба, не закрытый облаками. При этом сигнальщица меняет направление движения на 180°, если ее осветить лучами солнца, отраженными от зеркала, поставив светопроницаемую преграду в поле зрения на Солнце. Это дезориентирует пчел, мобилизуемых сигнальщицей.

Активность сигнальщиц и летная деятельность фуражиров. Связь между активностью сигнальщиц и количеством мобилизуемых ими пчел изучали на семье, в которой во время проведения опыта было 30 ± 2,4 тыс. взрослых и 14 ± 1,8 тыс. развивающихся особей. В гнезде семьи находилось 12 ± 1,6 кг корма. Две небольшие группы пчел (по 49 ± 7 в каждой), помеченные разной краской, одновременно посещали две кормушки, расположенные в 300 м от улья под углом около 90°. В качестве подкормки в разное время использовался 8, 20 или 60%-ный раствор сахарозы. Всех пчел, мобилизованных сигнальщицами, метили в то время, когда они находились на кормушке, а при подлете к летку отлавливали (Еськов, 1981).

Если в одной кормушке находился 8%-ный, а в другой 60%-ный раствор сахарозы, то первую в течение часа посещало 15 ± 0,9 ($Cv = 13\%$) вновь мобилизованных пчел (новичков), вторую – 407 ± 6,7 ($Cv = 4\%$). Активность мобилизации отличалась в 27,1 раза ($P > 0{,}999$). Различие между численностью новичков, подлетающих к кормушкам, уменьшалось до 4,7 раза ($P > 0{,}999$), если 8%-ный раствор в первой кормушке заменяли 20%-ным, а во второй оставляли 60%-ный. На первую стало прилетать 94 ± 6,5 ($Cv = 15\%$) пчелы, на вторую – 439 ± 14,6 ($Cv = 7\%$). Сходный результат получен при замене растворов сахара в той и другой кормушках.

Одновременно с учетом численности новичков довольно большой семьи, прилетавших к кормушкам, следили за поведением сигнальщиц в наблюдательном улье. Сигнальщицы и новички посещали те же самые кормушки. Меченые пчелы наблюдательного улья, посещавшие кормушку с 8%-ным раствором сахара, по возвращении в гнездо отличались довольно низкой локомоторной активностью. Они лишь иногда и в течение непродолжительного времени исполняли сигнальные движения. Те же самые пчелы после посещения кормушки с 20%-ным раствором сахарозы находились в улье 105 ± 7 с ($Cv = 30\%$), исполняя за это время по 19 ± 2 ($Cv = 46\%$) циклов сигнальных движений. После замены 20%-ного раствора на 60%-ный те же сигнальщицы задерживались в улье 61 ± 7 с ($Cv = 47\%$), исполняя по 20 ± 3 ($Cv = 60\%$) циклов сигнальных движений.

Таким образом, сигнальщицы, посещавшие кормушки с 60%-ным раствором сахарозы, тратили на паузы между сигнальными движениями примерно в 2 раза меньше времени, чем при посещении кормушки с 20%-ным раствором. К тому же при 20%-ной концентрации сахара сигнальщицы в 1,7 раза ($P < 0{,}999$) дольше задерживались в улье и соответственно реже посещали кормушку. Сопоставление этого результата с численностью новичков указывает на наличие прямой связи между активностью сигнальщиц и мобилизацией ими членов семьи к кормушкам. Это подтверждает мобилизационное значение сигнальных движений.

Точность указания направления к цели. По наблюдениям за прилетом мобилизуемых пчел к кормушкам, находящимся на одинаковом расстоянии, но под разными углами от улья к кормушке, посещаемой сигнальщицами, выявлена точность определения новичками направления к указываемой цели. Оказывается, что угол отклонения от курса, указываемого сигнальщицей, возрастает с уменьшением расстояния до цели. При посещении сигнальщицами кормушки на расстоянии 150 м от улья новички нередко уклоняются от указываемого курса на угол до 11,9°. С удалением кормушки на 400 м ошибка новичков не превышала 4,2° (Gould, 1975).

Роль направления движения сигнальщицы в пространственной ориентации новичков убедительно доказана опытами Дж. Л. Гоулда (Gould, 1975). Он пользовался переориентацией направления движения части сигнальщиц, освещая их кварцевой лампой мощностью 650 Вт. У части сигнальщиц были закрашены дорсальные глазки. Поэтому они не меняли направление движения при включении лампы. Новичков, мобилизуемых теми и другими сигнальщицами, учитывали на 6 кормушках, находившихся в 150 м от улья. Они располагались под углом 12,5° друг к другу. Оказалось, что пчелы, мобилизуемые сигнальщицами с закрашенными глазками, прилетали к указываемой ею кормушке.

В отличие от этого новички, мобилизуемые интактными сигнальщицами, подлетали к кормушкам в соответствии с изменением направления движения сигнальщиц.

Следовательно, информация о направлении к цели передается, когда передвигающаяся сигнальщица машет брюшком. Все другие фазы цикла движений сигнальщицы не имеют отношения к указанию местоположения цели. Поэтому сигнальщицы стремятся сократить эти переходные (вспомогательные) элементы двигательного цикла. Они сокращаются обычно тем больше, чем дальше цель полета и соответственно продолжительнее фаза, в течение которой сигнальщица машет брюшком. При больших расстояниях пчелы нередко перемещаются по зигзагообразной траектории. Закончив фазу, сопровождаемую колебаниями брюшка, сигнальщицы начинают ее вновь, сместившись на несколько миллиметров в сторону. Поэтому принятое деление циклов сигнальных движений на круговые и восьмерочные носит условный характер.

Контакты между сигнальщицей и мобилизуемыми ею пчелами. Пчелы, проявляющие интерес к сигнальщице, сопровождают ее. Внимание к сигнальщице возрастает с повышением активности семьи, меняющейся в течение дня, и увеличением потребности в корме. При прочих равных условиях количество пчел, окружающих сигнальщицу, бывает наибольшим в утренние часы и снижается во второй половине дня. С увеличением расстояния до цели с 300 до 1500 м количество пчел, окружающих сигнальщицу, увеличивается в среднем с 6,9 до 8,6 (Левченко, 1976). Сигнальщицу может окружать от 1 до 11 пчел. Если же пчелы совсем не обращают внимания на сигнальщицу (не привлекаются ею), то она переходит на другое место или прекращает выполнять сигнальные движения.

В паузах между сигнальными движениями во время остановок сигнальщица вступает в трофические контакты с окружающими ее пчелами, отдавая им корм. В процессе трофических контактов пчелы прикасаются антеннами к сигнальщице, получая таким путем дополнительную информацию о запахе источника пищи (рис. 55). Нередко пчелы, сопровождающие сигнальщицу, останавливают ее звуком. Обычно пчела, остановившая сигнальщицу, первой получает у нее пробу корма (Еськов, 1976).

Звук, используемый для остановки сигнальщицы, содержит один непрерывный импульс длительностью 185 ± 90 мс. В течение первых 25 ± 10 мс спектр звука содержит два диапазона интенсивных составляющих: в полосе 200–400 и 500–580 Гц. Низкочастотные составляющие интенсивнее высокочастотных примерно на 10 дБ. Частотное положение первого спектрального максимума изменяется от начала к окончанию импульса с 200–330 до 250–400 Гц (рис. 56).

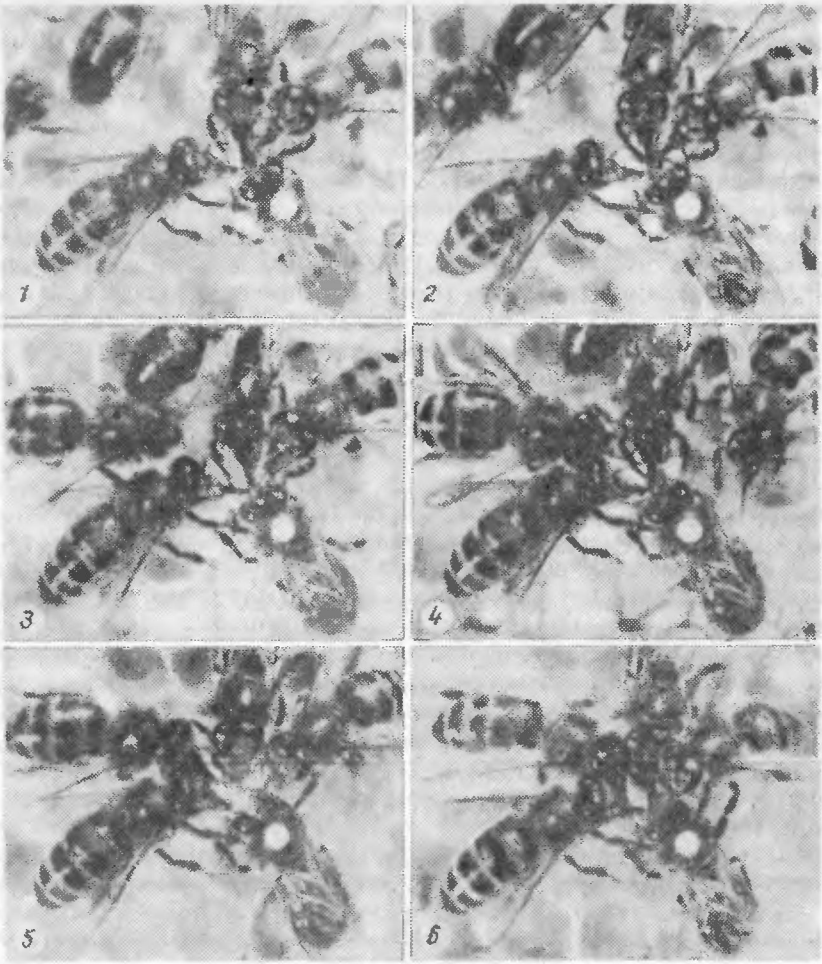


Рис. 55. Трофические и тактильные контакты пчел с пчелой-сигнальщицей (*1–6*), которая помечена белым кружком; интервал между зафиксированными контактами около 0,3 с

Роль звука как средства остановки сигнальщицы подтверждают результаты опытов с использованием деревянной модели пчелы. Ею имитировали движения сигнальщицы. Модель привлекала внимание пчел. Если же на издаваемый ими звук модель продолжала двигаться, то пчелы атаковали ее. Этого не происходило, если

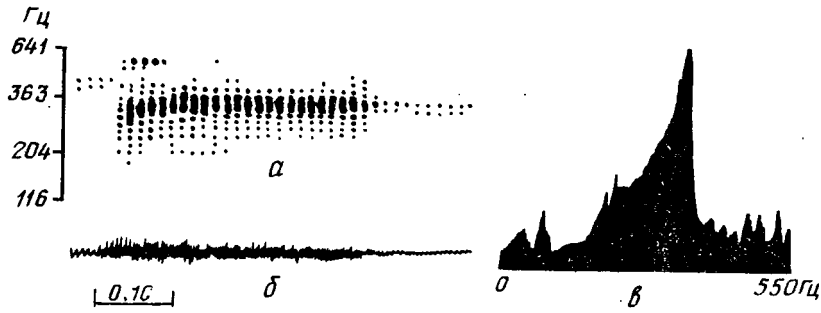


Рис. 56. Звук, останавливающий пчелу-сигнальщицу:
а – динамический спектр; *б* – осциллограмма; *в* – частотно-амплитудный спектр

модель останавливали после того, как окружающие ее пчелы генерировали сигнал остановки сигнальщицы (Esch, 1964 a).

ЭП, генерируемое сигнальщицами. Выше отмечалось (см. главу «Организация индивидуального поведения»), что тело сигнальщицы несет на себе заряд, который почти на два порядка превосходит его у пассивных пчел, находящихся в гнезде. Наличие заряда и колебания брюшком порождают вокруг сигнальщицы изменение напряженности статического поля. Его частота определяется частотой колебаний брюшка, которая не связана с расстоянием до указываемой цели и составляет 14–15 Гц (рис. 57).

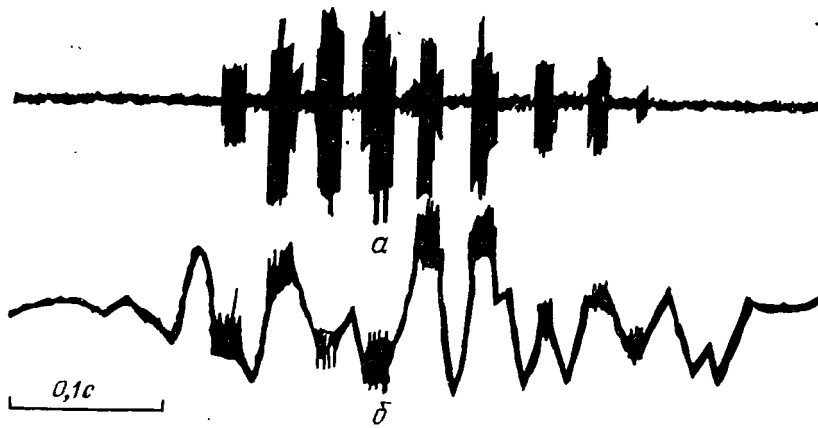


Рис. 57. Осциллограммы звука (*а*) и ЭП (*б*), генерируемых пчелой-сигнальщицей

Механизм восприятия пчелами изменений напряженности электростатического поля основан на притяжении антенн под действием кулоновских сил. Пчелы, противодействуя этим силам, отклоняют антенны от приближающегося брюшка, что связано с увеличением действующей на них силы притяжения. Поэтому при приближении брюшка антенны отклоняются. Это выражается в увеличении угла между ними, а при удалении брюшка антенны сближаются. У пчел, перемещающихся позади сигнальщицы, обе антенны отклоняются то в одну, то в другую сторону соответственно движениям брюшка. Его колебания могут восприниматься также путем отклонения трихоидных сенсилл, расположенных на антеннах и по бокам головы.

Об использовании пчелами ЭП, генерируемого сигнальщицей, свидетельствует их отношение к заряженной или незаряженной модели ее брюшка. Пластмассовую модель, колеблющуюся с частотой 14 Гц в плоскости, параллельной соту, подносили к пчелам, окружающим сигнальщицу. Пчелы совершенно индифферентно относились к незаряженной модели, продолжая сопровождать сигнальщицу. Их поведение менялось, если заряд модели в 2–5 раз превосходил его величину у сигнальщицы. В таком случае пчелы покидали сигнальщицу и двигались за перемещающейся моделью. В свою очередь, сигнальщица прекращала сигнальные движения и нередко начинала перемещаться вместе с другими пчелами за моделью. Однако, не получая пищевого подкрепления, все пчелы вскоре покидали модель. Во время опытов с одной сигнальщицей, посещающей кормушку, новички не посещали ее при использовании заряженной модели, дезориентировавшей их.

Следовательно, ЭП, генерируемое сигнальщицей, необходимо для ее локализации. Изменение напряженности статического поля позволяет ориентироваться пчелам, окружающим сигнальщицу. Благодаря этому пчелы не сталкиваются с ней, поддерживая дистанцию, необходимую для связи. Относительно высокий заряд тела сигнальщицы позволяет пчелам локализовать ее в гнезде среди множества других членов семьи.

РОЛЬ ОЛЬФАКТОРНЫХ СИГНАЛОВ В СИСТЕМЕ ТРОФИЧЕСКОЙ МОБИЛИЗАЦИИ

Отношение шмелей к запаху корма. Роль запаха корма в системе трофического обеспечения шмелей изучали на семьях Bombus agrorum и B. terrestris. По 2–5 особей этих семей, меченных краской, были приучены посещать комушки с 30–50%-ным раствором сахарозы. Кормушки находились на открытой площадке

в 5–10 м от гнезд подопытных семей. Меченые шмели с разными интервалами времени прилетали к кормушкам. Ароматизация раствора сахара экстрактом из цветков клевера, анисовым или гераниевым маслом не влияла на активность меченых фуражиров. За десять дней наблюдений на кормушках не зарегистрировано ни одного новичка. Ароматизация подкормки также не привлекала к кормушкам шмелей, вылетавших в поисках корма.

Для выяснения отношения меченых фуражиров к запаху кома, помещаемого в гнездо, кормушки временно убирали. Их выставляли после того, как меченые шмели прекращали полеты к тому месту, где находилась кормушка. Затем в гнездо помещали 1–5 мл ароматизированного или неароматизированного раствора сахара из кормушки и в течение 2 ч наблюдали за поведением меченых фуражиров. За это время не обнаружено изменения их поведения. Введение в гнездо корма не побуждало находившихся в нем меченых фуражиров возобновлять полеты к кормушке.

Таким образом, запах корма, поступающего в шмелиное гнездо, не побуждает активизацию фуражиров. Он не используется ими в качестве ориентира при поиске источника пищи. По-видимому, запах цветков не запоминается как ориентир при повторных посещениях медоносных растений. Местоположение источников пищи шмели, вероятнее всего, запоминают по форме, цвету и пространственному расположению визуальных ориентиров (Manning, 1956, 1956a; Jacobs-Jessen, 1959).

Ольфакторные сигналы безжалых пчел. У некоторых видов безжалых пчел обнаружен комплекс сигналов, включающих в себя специфические движения, звук, запах корма и выделение пахучих веществ, для мобилизации целенаправленного вылета новичков. Фуражиров Melipona quadrifasciata можно стимулировать после небольших перерывов к повторным посещениям кормушки с известным им запахом корма, расположеннной в 300 м от гнезда, если в него ввести только запах этого корма. Для новичков запах корма служит дополнительным ориентиром при контактах с пчелами-сигнальщицами. Но члены семьи относятся индифферентно к запаху, вводимому в гнездо, если он не ассоциируется у них с кормом (Esch et al., 1965).

Новички Trigona iridipennis, активизируемые сигнальщицами, получив информацию о качестве и запахе корма, вылетают из гнезда. Поиск источника корма ведется по увеличивающейся круговой траектории. При этом запах корма служит, по-видимому, основным ориентиром для мобилизованных пчел. Они прилетают практически в равном количестве ко всем кормушкам, которые расположены на одинаковом расстоянии от гнезда, но в разных направлениях от него. Для этого необходимо, чтобы они были ароматизированы веществом, которое приносит в гнездо сигнальщица, мобилизовавшая новичков (Lindauer, 1956).

T. iridipennis занимается фуражировкой на сравнительно небольшом расстоянии от гнезда. Максимальная удаленность источников пищи, посещаемых этими пчелами, составляет около 120 м. У видов с высоким численным составом семьи для трофического обеспечения необходимы мобильные средства по использованию больших кормовых участков. Это побуждало развитие средств указания местоположения обильных источников пищи. К таким средствам относится мечение пути пахучими выделениями мандибулярных желез. Для этого фуражир по пути в гнездо делает остановки через каждые 1–5 м. Последние метки фуражиры оставляют на расстоянии 1–8 м от гнезда. Минимальный путь, который подвергается мечению, у T. mombica составляет около 2,7 м, у T. capitata 25, у T. rufricus – 35 м (Lindauer, Kerr, 1960).

Ольфакторная ориентация фуражиров медоносной пчелы. Информацию о запахе корма члены семьи получают в процессе тактильных контактов и трофоллаксиса с сигнальщицами. Мобилизованные пчелы запоминают этот запах и пользуются им для поиска источника корма, обнаруженного сигнальщицами, что убедительно доказано опытами К. Фриша (1966). По линии лёта от улья к кормушке с раствором сахара, ароматизированного лавандой, находились пластинки, пропитанные тем же веществом. В разных вариантах опытов кормушка, посещаемая сигнальщицами, находилась на расстоянии 750 или 2000 м от улья. Во время контрольных испытаний учитывали количество новичков, прилетающих к ароматизированным приманкам. Когда кормушка находилась в 750 м, ее посетило 30 новичков, а на пахучие приманки, удаленные на 75, 200, 400, 700, 800, 1000, 2000, 2500 м, – соответственно 4, 0, 5, 17, 12, 2, 0 и 2 пчелы. В опыте с кормушкой, находившейся в 2000 м от улья, ее посетило 92 новичка, а на приманки с запахом корма в 10, 400, 800, 1200, 1600, 2050, 2400, 3000, 4000 и 5000 м – соответственно 0, 0, 2, 1, 14, 28, 27, 2, 0 и 0 пчел.

Вместе с тем запах корма, доставляемого сигнальщицами, используется новичками. Они, подлетев к месту, указанному сигнальщицами, посещают в первую очередь источники ароматизированного корма, запах которого запомнили во время мобилизации. Это подтверждают результаты опытов, в которых пчелам-новичкам предоставлялась возможность выбора цели по запаху (Фриш, 1966). Вначале сигнальщицы посещали букеты альпийских фиалок, обрызганных раствором сахара. Когда начинался вылет мобилизованных пчел, эти букеты убирали, а на их место ставили флоксы, обрызганные раствором сахара. Рядом выставляли фиалки, но без корма. Прилетавшие новички подлетали к фиалкам и искали на них корм, не обращая внимания на флоксы, где можно было найти подкормку. В другом варианте опыта, прове-

денного по такой же методике, сигнальщицы посещали букеты флоксов с раствором сахара. В этом случае новички подлетали вначале к флоксам, не содержавшим подкормки, которая была на фиалках.

Запах корма служит средством дополнительной активизации лётной деятельности фуражиров, что используется в практике пчеловодства для мобилизации пчел на опыление энтомофильных растений (Смарагдова, 1933; Губин, 1947; Пономарева, 1960; Ribbands, 1955, 1956). По данным учета численности пчел на клеверном поле обнаружено, что ароматизация раствора сахара в кормушках экстрактом цветков клевера повышала прилет пчел в 29 раз (Frisch, 1943). Ароматизация корма влияет также на активность пчел, посещающих кормушки. Например, количество пчел-новичков, прилетавших к кормушке, находившейся за каньоном длиной около 1200 и глубиной 200 м, после ароматизации раствора сахара лавандовым маслом возросло примерно в 3 раза (Bagdany, Taber, 1979).

Пчелы, не посещавшие ранее ароматизированный источник корма, не мобилизуется на его поиск, если в улей ввести только соответствующее пахучее вещество. Но на него реагируют пчелы, у которых этот запах ассоциируется с кормом. Пользуясь этим, можно избирательно мобилизовать разные группы пчел одной семьи на посещение определенного источника корма, запах которого им знаком по предшествующей фуражировке (Розов, Сахаров, 1937; Ribbands, 1954). Такой прием наиболее эффективен, если эти пчелы не обнаружили другой обильный источник корма.

Пчелы, мобилизуемые сигнальщицами, интегрируют информацию о запахе корма. Это обнаружено в опытах А. М. Веннера и соавт. (Wenner et al., 1966, 1967). Они учитывали прилет новичков на трех кормушках. Первая из них находилась в юго-западном направлении от улья, вторая – в западном, третья – в северо-западном. Две разные группы фуражиров посещали 1–2 дня первую и третью кормушки с 1,5-молярным раствором сахара, ароматизированным экстрактом из цветков клевера. В последующие 1–2 дня вторую кормушку наполняли раствором сахара, ароматизированным запахом клевера, а первую и третью – неароматизированным. В течение этого времени меченые фуражиры продолжали посещать первую и третью кормушки. Всех новичков, подлетающих к кормушкам, отлавливали и изолировали. На первой кормушке было отловлено 23 новичка, на второй – 183 и на третьей – 31.

Опыты А. М. Веннера и соавт. были повторены с некоторыми дополнениями и изменениями М. Линдауером (Lindauer, 1971). Он также использовал три кормушки, находившиеся в 200 м от улья и в разных направлениях от него. Но в первой и третьей

из них постоянно находился неароматизированный раствор сахара. Во второй он был ароматизирован экстрактом цветков чабреца. Его запах вводили в улей на фильтровальной бумаге. Во время контрольных испытаний на первой кормушке было отловлено 83 пчелы-новичка, на второй – 5 и на третьей – 52. В другом варианте опыта М. Линдауера раствор сахара во всех трех кормушках был ароматизирован чабрецом. При этом вторая кормушка по-прежнему не посещалась сигнальщицами. За меченными фуражирами, посещавшими первую и третью кормушки, вели наблюдение в то время, когда они находились в улье.

Замечено, что одни и те же мобилизуемые пчелы перед вылетом из улья в разное время проявляли интерес к сигнальщицам, посещавшим первую и третью кормушки. Это влияло на выбор направления полета к цели: на первую кормушку прилетело 146 новичков, на вторую – 91 и на третью – 203. Выбор ими цели полета существенно изменился после того, как всех фуражиров первой кормушки отловили. В связи с этим в последующие 30 мин на первую и вторую кормушки прилетело по одной пчеле, а на третью – 55.

Следовательно, пчелы, мобилизуемые разными сигнальщицами, усредняют получаемую от них информацию о координатах цели полета. Запах, не ассоциируемый с кормом, не имеет для пчел сигнального значения. Однако его адсорбция на теле сигнальщиц может дезориентировать новичков. Это происходит в тех случаях, когда сигнальщицы, сохраняя на теле пахучее вещество, посещают неароматизированные источники пищи. Запах может удерживаться на теле пчел в течение 1–2 дней (Lindauer, 197). Сохраняясь на теле сигнальщиц, он воспринимается антеннальными рецепторами и ассоциируется у мобилизуемых пчел с получаемым кормом. Это и усреднение получаемой информации побуждало новичков в опытах Веннера и соавт. искать ароматизированные источники корма в то время, когда в кормушках, посещаемых сигнальщицами, ароматизированный раствор сахара заменяли неароматизированным.

АКУСТИЧЕСКИЕ СИГНАЛЫ ФУРАЖИРОВ

ЗВУКОВЫЕ СИГНАЛЫ ФУРАЖИРОВ БЕЗЖАЛЫХ ПЧЕЛ

У фуражиров некоторых видов безжалых пчел, обнаруживших обильный источник корма, повышенная двигательная активность сопровождается генерацией звуков. Пороговая концентрация раствора сахара, побуждающего генерацию звука, составляет 15–30%. Звук представляет собой серии импульсов. Их дли-

тельность коррелирует с расстоянием до источника корма. У Melipona quadrifasciata, посещающих кормушку рядом с гнездом, каждый импульс продолжается 0,42 ± 0,15 с. С увеличением расстояния до 120, 200, 400 и 700 м продолжительность импульсов возрастает соответственно до 0,81 ± 0,20; 1,00 ± ± 0,31; 1,25 ± 0,30 и 1,51 ± 0,35 с. Величина пауз между импульсами не имеет связи с расстоянием и находится в пределах 0,11–0,12 с. Максимум спектральной энергии в сигналах фуражиров приходится на 300–800 Гц (Esch, 1967).

Сигнальная роль звуков выявлена в серии различных опытов. В одном из них две семьи жили в одном улье и их разделяли в разное время перегородками, отличающимися по звукоизоляции. На расстоянии 5 м от улья в разных направлениях от него находились две кормушки. На одну из них летали меченые фуражиры первой семьи, на другую – второй. Вначале в кормушках был 20%-ный раствор сахара, не побуждавший возвращавшихся в свои гнезда фуражиров генерировать звук. Затем в одной из кормушек 20%-ный раствор сахара заменили 50%-ным, что стимулировало фуражиров генерировать звук. Вслед за этим на кормушках появились новички. Они прилетели только из той семьи, фуражиры которой генерировали звук, когда улей был разделен толстой резиновой перегородкой, и из обеих семей, когда ее заменили тонкой металлической или сетчатой диафрагмой (Lindauer, Kerr, 1958, 1960).

В другом опыте фуражиры также посещали кормушку с низкоконцентрированным раствором сахара в 5 м от гнезда. Они не генерировали звук, и новички не прилетали к кормушке. Их прилеты были отмечены после того, как в гнезде воспроизвели записанные на магнитной ленте сигналы фуражиров, которые ранее посещали кормушку на таком же расстоянии с высококонцентрированным раствором сахара (Esch, 1967).

Способность мелипон по-разному реагировать на длительность сигналов обнаружена при их воспроизведении в гнезде. Для этого две группы меченых фуражиров посещали кормушки на различном расстоянии от улья: одна – в 5–10 м, другая – в 300 м. Затем кормушки убирали и после прекращения прилетов фуражиров в гнезде воспроизводили звук, генерируемый при посещении той или другой кормушки.

Воспроизведение звуков, сопутствующих сигнализации при полетах к ближней кормушке, ранее посещавшие ее фуражиры вылетали из гнезда на известное им место кормления. На этот сигнал не прилетали к кормушке и в том случае, если воспроизводили звук, генерируемый ими после возвращения с известного им места кормления. Эти фуражиры прилетали к кормушкам лишь в том случае, когда вместе с воспроизведением звука в гнездо вводили запах, которым была ароматизирована знакомая

им подкормка. Но для этого достаточно было ввести в улей только запах, ассоциируемый с кормам (Esch et al., 1965; Esch, 1967).

Следовательно, звуковой сигнал служит лишь средством активизации мелипон, хотя они способны различать его по длительности.

АКУСТИЧЕСКИЙ СИГНАЛ ДАЛЬНОСТИ ПОЛЕТА МЕДОНОСНОЙ ПЧЕЛЫ

Пчелиная семья постоянно генерирует звуки. Их интенсивность и спектральная структура зависят от физиологического состояния пчел. Поэтому по звуку можно контролировать их состояние. Указанные звуки являются помехой для внутригнездовой акустической связи.

Интенсивность звуков. Она находится в прямой зависимости от активности пчел, коррелируя с внешней температурой. С нею связано понижение интенсивности звуков в осенне-зимний период и повышение в весенне-летний, когда в гнезде поддерживается высокая температура. В годовом цикле жизни семьи изменение интенсивности звуков семьи из 20–40 тыс. пчел достигает 40–45 дБ.

Суточные колебания интенсивности звуков семьи в весенне-летний период могут достигать 5–7 дБ. Диапазон суточных изменений интенсивности зависит от колебаний температуры и фуражировочной активности пчел. Днем интенсивность звуков обычно выше, чем вечером. Но при доставке большого количества нектара и небольших суточных изменениях температуры интенсивность звуков после прекращения полетов пчел (в 20–22 ч) может быть выше, чем днем (в 11–13 ч), на 5–6 дБ (Еськов, 1970). В дневные часы интенсивность звуков значительно повышается при перегреве гнезда. При нагревании гнезда, когда температура в его центральной части превосходит ее нормальное значение на 1,8° С, интенсивность звуков семьи в составе 25–30 тыс. пчел повышается на 10–13 дБ. Рост интенсивности звуков порождается в основном в результате значительной активизации пчел-вентилировщиц.

Перед ненастной погодой и во время летних похолоданий интенсивность звуков снижается. Нередко приближение грозового фронта снижает интенсивность звуков на 4–6 дБ. Это связано с влиянием электрических разрядов, воспринимаемых пчелами и побуждающих их прекращать лётную деятельность. Изменение атмосферного давления, сопутствующего перемене погоды, не влиет на интенсивность звуков семьи.

Спектральная структура звуков. Спектральные составляющие, различающиеся на 40 дБ, занимают широкий диапазон. Его нижняя граница приближается к инфразвукам, высокочастотная – достигает 8–12 кГц. Максимум спектральной энергии приходится обычно на три диапазона: 75–190, 200–400 и 420–550 Гц. Первый из них связан в основном с аэрацией гнезда и находится в прямой зависимости от активности пчел-вентилировщиц. Интенсивность второго и третьего диапазонов коррелирует с общей активностью пчел и зависит от их физиологического состояния. Поэтому общая спектральная структура звуков пчелиной семьи существенно меняется в годовом цикле ее жизни (рис. 58).

Роль фуражировки. Связь между частотным положением энергетического максимума во втором диапазоне с активностью фуражиров прослежена на семьях, посещавших источник корма на расстоянии 100 м от улья. Трехкратное увеличение численности фуражиров, участвующих в трофическом обеспечении семьи, отражалось на смещении максимума интенсивных спектральных составляющих в среднем с 236 на 247 Гц. При этом их интенсивность возрастала на 5 дБ. Подобно этому меняется интенсивность и спектральная структура звуков второго диапазона, если раствор сахара находится в кормушках, помещенных в улей.

Влияние активности пчел, участвующих в фуражировке, на спектральную структуру звуков пчелиной семьи прослежено в опытах с отделением этих пчел. Опыт проведен во время высокой лётной активности семей, занимающихся пополнением кормовых запасов.

Ульи подопытных семей смещали на 2–3 м в сторону, а на их место ставили такие же с несколькими рамками, частично заполненными медом. В пустых ульях в течение дня собиралось до 50% пчел из отставленных семей. Потеря такого количества активных пчел повлекла за собой смещение интенсивных составляющих во втором диапазоне с 270 на 210 Гц. В гнезде с фуражирами, собравшимися в пустом улье, максимум энергии находился в диапазоне 300–410 Гц. После возвращения семьи на прежнее место спектр звуков приобрел исходную структуру (Еськов, 1970).

Влияние подготовки к размножению семьи. За 3–5 дней до выхода роя интенсивные составляющие второго диапазона смещаются на область 210–240 Гц. Такое изменение характерно для тех случаев, когда пчелы почти или совсем не занимаются фуражировкой.

При активизации же фуражиров во втором диапазоне появляется два энергетических максимума. Наличие и повышение интенсивности низкочастотных составляющих во втором диапа-

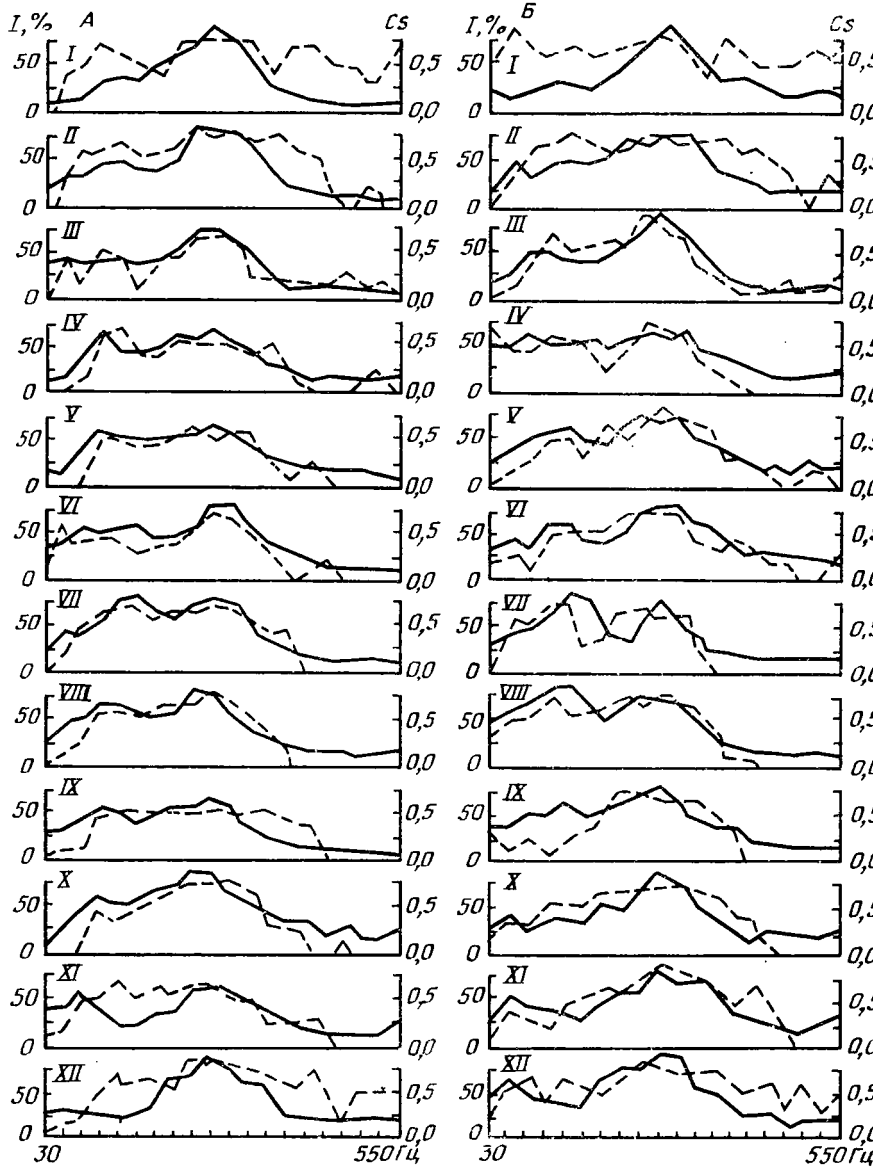


Рис. 58. Годовой цикл (*I–XII*) изменений спектра звуков пчелиной семьи в дневные часы (*А*) и ночные (*Б*) (*I* – нормированная интенсивность; *Cs* – стабильность)

зоне по мере приближения роения сопряжено с накоплением в улье малоактивных пчел, готовящихся покинуть семью.

Повышенная активность роя после поселения в новое жилище отражается на смещении энергетического максимума во втором диапазоне в высокочастотную область. В первые дни освоения нового жилища роем энергетический максимум второго диапазона бывает обычно в области 300–325 Гц. В дальнейшем его частота снижается.

Роль матки. Потеря семьей матки, нарушающая гомеостаз семьи, отражается на структуре звуков семьи. В течение первых 3–4 ч интенсивность спектральных составляющих безматочной семьи в диапазоне 330–390 Гц возрастает на 5–7 дБ, что свидетельствует о возбуждении пчел. Спектр полностью нормализуется лишь с началом запечатывания маточников. Их уничтожение стимулирует такие же изменения звуков, которые происходят при потере семьей матки (Еськов, 1970).

Значительные изменения звуков, характер которых зависит от состояния семьи, побуждает введение в безматочную семью новой матки. При положительном отношении к ней (матка принимается пчелами) генерируются пульсирующие звуки частотой $17 \pm 0{,}5$ Гц (P для интервала ± 5 Гц $< 0{,}999$). Спектр этих звуков характеризуется наличием двух диапазонов интенсивных составляющих: первый в области 165–240 Гц, второй – 340–470. Интенсивность первого превосходит второй на $4{,}5 \pm 0{,}12$ дБ ($Cv = 19\%$).

При отрицательном отношении к новой матке пчелы генерируют звук с интенсивными составляющими на частотах 110–220 и 300–440 Гц. В этих звуках второй диапазон превосходит по интенсивности первый на $4 \pm 0{,}21$ дБ ($Cv = 30\%$). Интенсивность низкочастотных звуков при отрицательном отношении к матке ниже, чем при положительном, на 16–20 дБ, а высокочастотных – на 11 дБ (Еськов, 1971).

Вибрации опорного субстрата. Максимум спектральной энергии колебаний сотов в летнее время находится в диапазоне 80–165 Гц. Спад интенсивности колебаний на область высоких частот составляет 10–18 дБ на октаву. Эти колебания порождаются в основном соприкосновением пчел с сотом, воздействием на него интенсивных низкочастотных звуков и воздушного потока, порождаемого пчелами-вентилировщицами. Интенсивность этих звуков и соответственно колебаний сотов находится в прямой зависимости от температуры.

Возбуждение вибраций сотов связано также с жизнедеятельностью развивающихся членов пчелиной семьи. Не упорядоченные по временной структуре вибрации сотов возникают, когда особи, закончившие развитие, прогрызают крышечки ячеек. Небольшие вибрации возбуждают личинки. Они перемещаются в ячейках

в процессе развития. Активизацию движений личинок побуждает голод.

Голодные личинки начинают активно передвигаться в ячейках, что сопровождается генерацией звуковых импульсов интенсивностью 12–17 дБ. Они порождаются трением частей тела личинки друг о друга и стенки ячейки. Так ведут себя 5–6-дневные личинки рабочих пчел через 3–4 ч их изоляции.

Время начала активизации уменьшается на 30–40 мин при повышении температуры с 34–35 до 37–38° С. Если 5–6-дневных личинок изолировать, то они через 3–4 ч выползают и вываливаются из ячеек (рис. 59).

Слабая интенсивность звуков, сопутствующих движению голодных личинок, не может восприниматься фонорецепторами пчел. Поэтому акустическая связь личинок с взрослыми пчелами возможна лишь по опорному субстрату. Его колебания могут восприниматься субгенуальными органами пчел, находящихся на соте вблизи сигнализирующих личинок. Сходная фома сигнальной связи между личинками и взрослыми членами семьи обнаружена у бумажных ос (Еськов, 1979). В этом выражается явление параллелизма сигнального поведения личинок ос и пчел.

Временная структура сигнала дальности. Пчела-сигнальщица, обнаружив источник корма, генерирует звук в той фазе сигнального цикла, когда машет брюшком. Однако латеральные движения брюшка не имеют отношения и не связаны с генерацией звука (Еськов, 1969). Сигнал представляет собой упорядоченный по амплитуде и частоте следования пакет импульсов. Каждый импульс состоит большей частью из четырех звуковых периодов и длится около 15 мс. Паузы между импульсами имеют примерно такую же величину. Длительность каждого пакета импульсов прямо коррелирует с расстоянием до цели (Esch, 1961; Wenner, 1962; Еськов, 1970, 1979; Лопатина, 1971; Левченко, 1976).

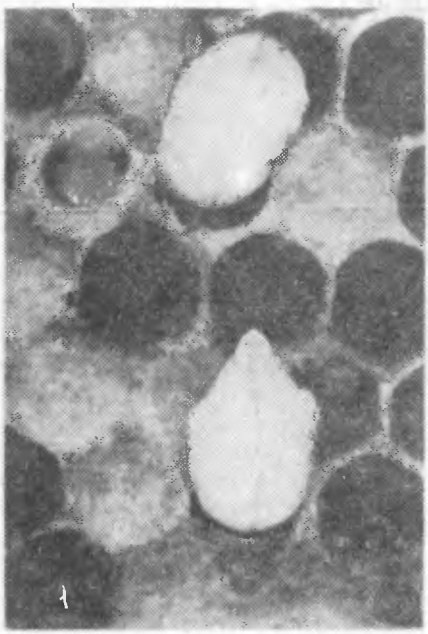


Рис. 59. Голодные личинки, выползающие из ячеек

Роль энергозатрат на полет. Влияние энергозатрат.

связанных с полетом к цели, на структуру сигнала дальности изучали на пчелах, посещавших кормушку с 60%-ным раствором сахарозы на расстоянии 200 м от улья. Во время нахождения пчел на комушке у них подрезали одно крыло. При этом ставилась задача ответить на два вопроса: определить, влияют ли затраты энергии крыловой мускулатуры на структуру сигнала, и если влияют, то определить роль затрат на полет к кормушке и обратно в улей. Для этого вначале были записаны звуки интактных сигнальщиц, затем после частичной ампутации крыла – только при полете к улью и, наконец, от улья к кормушке и обратно.

Опыт был завершен отлавливанием сигнальщиц. У них измерили величину укороченных крыльев и определили нагрузку медовых зобиков. Массу медовых зобиков измерили одновременно у группы интактных пчел.

Оказалось, что укорачивание крыла на 16,8 ± 1,2% ($Cv = 37\%$) повлияло на длительность пакета звуковых импульсов и их количество в цикле сигнального движения. Длительность сигнала интактных пчел составляла 609 ± 11 мс ($Cv = 14\%$). Каждый сигнал содержал 18 ± 0,5 импульсов ($Cv = 21\%$). У пчел, прилетавших с укороченным крылом от кормушки к улью, длительность сигнала возросла в 1,5 раза ($P > 0{,}999$), достигнув 906 ± 16 мс ($Cv = 14\%$). Количество импульсов в нем увеличилось до 25,1 ± 0,52 ($Cv = 15\%$). У сигнальщиц, летавших в дальнейшем с укороченным крылом от улья к кормушке и обратно, длительность сигнала составляла 864 ± 19 мс ($Cv = 16\%$). В нем содержалось по 21,6 ± 0,41 импульса ($Cv = 16\%$).

Пчелы интактные и с укороченным крылом приносили неодинаковое количество корма. У первых масса медового зобика составляла 58 ± 2 мг ($Cv = 10\%$), у вторых – 41 ± 1 мг ($Cv = 19\%$). По-видимому, масса доставляемого корма не менялась во время первого визита к улью после укорачивания крыла. Это происходило лишь при последующих посещениях кормушки.

В естественных условиях пчелы в течение одного вылета посещают большое количество цветков. Перелеты от цветка к цветку сопряжены с затратами энергии. Чтобы определить влияние этих затрат на сигнал дальности, его анализировали у пчел, берущих в одном и том же месте раствор сахара из кормушки или пыльцу, насыпанную на кормовом столике. Во время наполнения зобиков раствором сахара пчелы сидели на кормушке, а при фомировании пыльцевой ноши на третьей паре ног многократно взлетали. Время, в течение которого пчела, формируя пыльцевую ношу, находилась в воздухе, составляло 112 ± 9 с ($Cv = 18\%$). Это многократно превосходило время на

полет к улью, занимавшее всего 6–10 с. Несмотря на значительные различия в затратах энергии крыловой мускулатурой, сигналы сборщиц пыльцы и углеводного корма не имели статистически достоверных различий: у первых сигнал продолжался 160 ± 12 мс ($Cv = 24\%$) и содержал 4,3 ± 0,43 импульса ($Cv = 26\%$), у вторых – соответственно 148 ± 10 ($Cv = 23\%$) и 4,7 ± 0,43 ($Cv = 29\%$).

Результаты опытов с укорачиванием крыльев и данные анализа структуры сигналов пчел, доставляющих пыльцу и углеводный корм, полностью согласуются. Они позволяют заключить, что длительность и количество импульсов в сигнале дальности детерминируются исключительно затратами энергии на полет от цели к улью. За начальную точку отсчета пчелами принимается место завершения фуражировки.

Затраты энергии ножной мускулатурой. Пчелы затрачивают немало энергии ножной мускулатурой на перемещение из гнезда к летку и обратно. На равный отрезок пути, преодолеваемого таким способом и в полете, затраты энергии существенно отличаются. На передвижение по трехметровому лабиринту пчела затрачивает такое же количество энергии, как на 60-метровый перелет (Scholze et al., 1964). Чтобы выяснить влияние затрат ножной мускулатуры на структуру сигнала дальности, пчел вынуждали проходить по затемненному летковому лабиринту разной длины. Сигнальщицы посещали кормушку на расстоянии 200 м от улья (Еськов, 1973).

Длительность сигнала пчел, проходивших по летковому лабиринту длиной 0,1 м, составляла 609 ± 15 мс ($Cv = 14\%$). Сигнал содержал 16,3 ± 0,3 импульса ($Cv = 15\%$). У пчел, преодолевавших лабиринт длиной 3,5 м, длительность сигнала равнялась 593 ± 14 мс ($Cv = 15\%$). Он включал в себя 15,7 ± 0,9 импульса ($Cv = 22\%$). Небольшое различие по длительности сигналов и количеству импульсов в них не выходит за пределы среднестатистической ошибки. Длина лабиринта повлияла лишь на продолжительность пауз между циклами сигнала: при 0,1 м они составляли 1,7 ± 0,05 с ($Cv = 19\%$), при 3,5 м – 1,3 ± 0,031 с ($Cv = 15\%$).

Важно отметить, что пчелы небезразличны к расстоянию, которое им приходится преодолевать из гнезда до летка. Пчелы, жившие в наблюдательных ульях, подыскивали места для поселения и покидали жилища с большим летковым лабиринтом.

Серые горные кавказские пчелы покидали ульи при длине леткового лабиринта 2,5–3 м. Этот инстинкт имеет значение при выборе мест для поселения во время размножения и переселения пчел.

Качество корма. От него зависит активность фуражиров. Скудные запасы корма низкого качества не побуждают сигналь-

ной активности пчел. Порог концентрации сахара, стимулирующий фуражиров сигнализировать о нем, отличается у разных экологических популяций. Серые горные кавказские и краинские пчелы начинают сигнализировать, когда концентрация раствора сахарозы в кормушке достигает 6,0–6,5%. Среднерусским пчелам для этого необходима 30%-ная концентрация (Лопатина, 1971). Порог концентрации сахара, побуждающий сигнализацию, меняется в зависимости от трофической обеспеченности семьи и предшествующего состояния кормовой базы. Недостаток корма снижает порог концентрации, стимулирующий сигнализацию.

Влияние на временную структуру сигнала ароматизации раствора сахарозы и ее концентрации изучали на группе меченых серых горных кавказских пчел, посещавших кормушку в 200 м от улья. В течение 3 дней при 30%-ной концентрации неароматизированного корма длительность сигнала составляла 685 ± 13 мс ($Cv = 14\%$), частота следования импульсов – 29,2 ± 0,85 Гц ($Cv = 17\%$). В течение 10–15 мин после изменения концентрации с 30%-ной на 60%-ную эти показатели сигнала находились в пределах 660 ± 21 мс ($Cv = 20\%$) и 33,0 ± 0,72 Гц ($Cv = 12\%$). В течение двух последующих часов в кормушке находился 60%-ный раствор сахарозы. В это время длительность сигнала составляла 671 ± 28 мс ($Cv = 22\%$), частота следования импульсов – 33,3 ± 1,32 Гц ($Cv = 13\%$).

В другом варианте опыта в кормушках находился 20, 40 или 60%-ный раствор сахарозы. Его заменяли в разной последовательности через каждые 2 ч. Опыт проведен в течение трех дней при сходных погодных условиях. Изменение концентрации сахара в 2 или 3 раза не оказывало влияния на структуру сигнала (табл. 16). Он не изменялся также при замене неароматизированного корма ароматизированным, для чего в растворы добавляли пахучие вещества или одну кормушку убирали, а на ее место ставили другую.

Величина семьи. Исследование выполнено на одних и тех же меченых пчелах, посещавших кормушку с 50%-ным раствором сахарозы в 20 м от улья (Еськов, 1979). Исходно пчелы жили в 12-рамочном улье, содержавшем около 25 тыс. рабочих особей. Возвращавшиеся в гнездо фуражиры генерировали сигналы длительностью 255 ± 15 мс ($Cv = 32\%$), содержавшие по 8,0 ± 2,5 импульса ($Cv = 31\%$). Затем улей отставили в сторону, взяв из него одну рамку с маткой, расплодом и пчелам (около 3,5 тыс. пчел). Ее поместили в однорамочный наблюдательный улей. Звуки, генерируемые мечеными фуражирами, продолжавшими посещать кормушку, регистрировали в течение 14 дней. Длительность их сигналов составляла 295 ± 12 мс ($Cv = 31\%$). Небольшие различия в структуре сигналов пчел, живших в семьях, отличающихся по численности примерно в 7 раз, не имели статисти-

16. Структура сигнала дальности при посещении пчелами кормушек с ароматизированным и неароматизированным раствором сахарозы различной концентрации

Корм	Характеристика сигнала			
	Длительность, мс		Количество импульсов	
	$M \pm m$	Cv, %	$M \pm m$	Cv, %
Неароматизированный раствор сахарозы концентрацией, %				
20	259 ± 12	10	17,5 ± 0,4	13
40	257 ± 16	13	17,5 ± 0,4	12
60	654 ± 16	13	18,1 ± 0,4	13
60%-ный раствор сахарозы:				
неароматизированный	664 ± 19	20	22,1 ± 0,6	20
амортизированный тминным маслом	644 ± 29	14	22,5 ± 1,2	18
аромотизированный мятным маслом	651 ± 15	11	21,5 ± 0,6	13

Корм	Характеристика сигнала			
	Частота следования импульсов, Гц		Длительность пауз между сигналами, с	
	$M \pm m$	Cv, %	$M \pm m$	Cv, %
Неароматизированный раствор сахарозы концентрацией, %				
20	26,5 ± 0,6	12	1,36 ± 0,04	13
40	26,8 ± 0,4	8	1,36 ± 0,04	13
60	27,7 ± 0,4	7	1,46 ± 0,03	13
60%-ный раствор сахарозы:				
неароматизированный	33,4 ± 0,6	12	1,44 ± 0,06	14
амортизированный тминным маслом	35,9 ± 0,9	8	1,49 ± 0,05	9
аромотизированный мятным маслом	32,9 ± 0,6	9	1,43 ± 0,04	17

чески достоверных различий. Их не обнаружено также в других опытах на семьях, отличавшихся по численному составу рабочих особей более чем в 10 раз (Еськов, 1972а, 1973).

Возраст сигнальщиц. Для наблюдения в течение длительного времени за пчелами определенного возраста 1–2-дневных рабочих особей одной экологической популяции помещали в семьи другой популяции. В частности, в семье итальянских пчел находилась группа краинских, а в семье украинских – группа итальянских. С 14–17-дневного возраста их приучали посещать

кормушки на расстоянии 200 м от улья. В результате не обнаружено влияния возраста на длительность сигнала. У 21–25-дневных итальянских пчел она составляла 638 ± 16 мс ($Cv = 16\%$) и у 40–52-дневных – 647 ± 16 мс ($Cv = 14\%$). Не обнаружено также возрастной изменчивости в длительности сигнала краинских пчел.

Наследственная изменчивость. Длительность и количество импульсов изменяются неодинаково в сигналах пчел разных экологических групп с увеличением расстояния от улья до источника корма (Еськов, 1968, 1969а, 1970а; Левченко, 1979; Лопатина, 1971; Лопатина, Пономаренко, 1972). Например, с увеличением расстояния до цели полета с 30 до 200 м количество импульсов в сигналах итальянских пчел возрастает в среднем на 12, серых горных кавказских – на 11, краинских – на 3. Соответственно увеличивается и длительность сигнала (рис. 60).

Чтобы выяснить, существует ли передача сигнального опыта, пчел одной экологической популяции с начала имагинальной или личиночной стадии содержали в семьях другой популяции. Для этого использовали итальянских и краинских пчел, отличающихся по окраске покровов тела. Установлено, что жизнь в семьях других экологических популяций не влияет на структуру их сигналов. Они соответствуют таковым у пчел, развивавшихся и

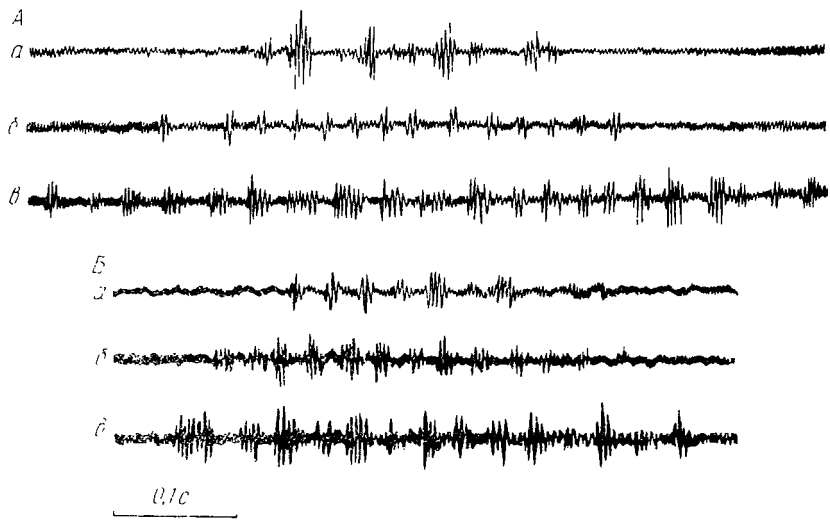


Рис. 60. Временная структура сигналов дальности итальянских (*А*) и украинских (*Б*) пчел, посещающих кормушки на расстоянии 30 м (*а*), 100 (*б*) и 200 м (*в*) от улья (по Еськову, 1970а)

17. Сигналы дальности пчел, воспитанных и живущих в семьях своей или другой экологической популяции и посещающих равноудаленный источник корма (Еськов, 1972а)

Показатель	Пчелы воспитаны и живут в семье своей популяции			
	итальянские		краинские	
	$M \pm m$	Cv, %	$M \pm m$	Cv, %
Длительность импульсов, мс	635±13	18	434±11	19
Количество импульсов	21,2±0,4	16	12,9±0,3	23
Частота следования импульсов, Гц	33,7±0,4	11	30,3±0,6	15
Число периодов в импульсе	3,4±0,03	32	3,6±0,04	30

Показатель	Пчелы воспитаны и живут в семье другой популяции			
	итальянские		краинские	
	$M \pm m$	Cv, %	$M \pm m$	Cv, %
Длительность импульсов, мс	609±10	11	441±12	23
Количество импульсов	20,9±0,4	15	13,4±0,4	28
Частота следования импульсов, Гц	34,1±0,7	14	30,2±0,5	15
Число периодов в импульсе	3,4±0,04	31	4,0±0,05	31

постоянно живших в семьях своих популяций (табл. 17). Следовательно, временна́я структура сигнала детерминирована наследственной программой поведения и выступает в роли популяционного изолирующего механизма.

Роль термофактора. Температура существенно влияет на временну́ю структуру сигналов одиночноживущих насекомых. Например, частота следования импульсов в сигнале кузнечика с увеличением температуры с 8 до 26° С возрастает в среднем в 3 раза (Frings H., Frings M., 1957). У сверчка количество импульсов в сигнале увеличивается с 46 до 144 с повышением температуры от 9,5 до 23,5° С (Bartley, 1966).

Поскольку пчелы регулируют внутригнездовую температуру, то влияние термофактора на структуру сигнала изучали на пчелах, содержавшихся в терморегулируемой камере. В одном из вариантов опыта температура в ней постоянно поддерживалась на уровне 33–34° С, в другом – изменялась от 16–17 до

36–37°. Пчелы жили в однорамочном наблюдательном улье. Одновременно с регистрацией звука контролировали температуру воздуха на расстоянии 0,5–1,5 см от сигнальщиц (Еськов, 1979).

Длительность сигнала серых горных кавказских пчел, посещавших кормушку на расстоянии 100 м от улья, при постоянной температуре в камере не зависела от изменений внешней температуры. При 17–19° длительность сигнала составляла 463 ± 10 мс ($Cv = 18\%$), при 23–24° – 433 ± 11 мс ($Cv = 18\%$) и при 29 – 31° – 477 ± 23 мс ($Cv = 23\%$), а количество импульсов – соответственно 13,5 ± 0,5 ($Cv = 18\%$), 12,5 ± 0,4 ($Cv = 25\%$) и 14,3 ± 0,7 ($Cv = 22\%$).

Влияние изменений врутригнездовой температуры прослежено при внешней температуре 25–28° С. Пчелы посещали кормушку на расстоянии 200 м от улья. Оказалось, что понижение внутригнездовой температуры с 26–37 до 16–17° повлияло на уменьшение частоты следования импульсов в сигнале на 4,6 Гц ($P < 0{,}998$). Вместе с этим на 11,5% ($P = 0{,}99$) возросла длительность импульсов в результате увеличения в них количества звуковых периодов. Длительность сигнала при 16–17° составляла 605 ± 25 мс ($Cv = 15\%$), при 26–37° – 561 ± 19 мс ($Cv = 12\%$). При изменении температуры от 31 до 37° структура сигнала практически не менялась.

Пространственное положение сота. Пчелы могут сигнализировать как на вертикальной, так и на горизонтальной поверхности сота. Влияние его положения на структуру сигнала изучали на пчелах, живших в однорамочном наблюдательном улье, летковое отверстие которого совпадало с осью вращения. Поворот сота из вертикального в горизонтальное положение не влиял на структуру сигнала, если пчела видела Солнце или часть небосвода: в вертикальном положении длительность сигнала равнялась 526 ± 16 мс ($Cv = 12\%$), в горизонтальном – 550 ± мс ($Cv = 15\%$), а количество импульсов – соответственно 15,3 ± 0,5 ($Cv = 11\%$) и 15,7 ± 0,6 ($Cv = 14\%$).

Горизонтальное положение сота дезориентировало сигнальщицу, если улей находился в светонепроницаемой камере. Она часто останавливалась на различных фазах сигнального цикла движений. Одновременно резко возрастала вариабельность временной структуры сигнала. Из-за частых прекращений сигнализации длительность сигнала значительно сокращалась. У пчел, находившихся на вертикальной поверхности, длительность сигнала составляла 503 ± 19 мс ($Cv \pm 8\%$), на горизонтальной – 341 ± 50 мс ($Cv = 37\%$), а количество импульсов в нем – 14,7 ± 0,4 ($Cv = 9\%$) и 9,5 ± 2,5 ($Cv = 65\%$).

Спектральная структура сигналов дальности. Максимум энергии в спектре сигнала дальности приходится на область

160–600 Гц. В ней выделяется два диапазона интенсивных составляющих на частотах 200–350 и 400–600 Гц. Первый из них интенсивнее второго на 10–20 дБ. Спад интенсивности спектральных составляющих в области высоких частот составляет около 11 дБ на октаву. Спектральная структура сигнала не зависит от расстояния, но подвержена влиянию звуковых помех и может меняться от импульса к импульсу (рис. 61).

Внутриульевые помехи. Влияние акустических помех семьи на спектр сигнала дальности изучали сравнительным анализом этих звуков. Звуки, генерируемые сигнальщицами, посещавшими кормушку в 200 м от улья, записывали на магнитную ленту. Микрофон подносили к сигнальщице, располагая его на расстоянии 8–12 мм от поверхности крыльев. В результате на ленте записывались звуки сигнальщиц и семьи. Участки ленты с записью сигналов и фоном в паузах между сигналами вырезали и раздельно анализировали их спектры (Еськов, 1972б, 1972в).

Интенсивность сигнала на расстоянии 8-12 мм от пчелы обычно превосходит фоновые звуки. В семьях, находящихся в относительно спокойном состоянии, интенсивность спектральных составляющих в диапазоне 200–350 Гц превосходит соответствующую фоновую область на 15–18 дБ. Высокочастотные составляющие превосходят совпадающие с ними по частоте фоновые на 3–6 дБ. При возбуждении семьи интенсивность генерируемых ею звуков повышается и может достигать, а иногда превосходить по интенсивности сигнал дальности.

Частотное положение сигнальных спектральных составляющих зависит от фоновых и от соотношения интенсивностей сиг-

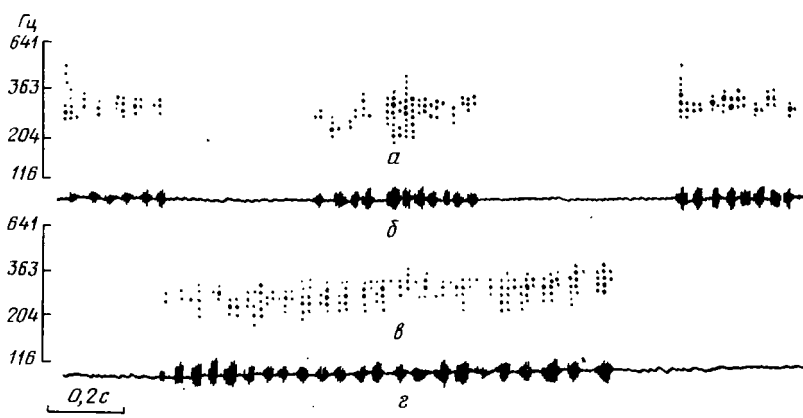


Рис. 61. Динамические спектры (*а*, *в*) и осциллограммы сигналов дальности (*б*, *г*) при мобилизации к цели, расположенной на расстоянии 30 м (*а*, *б*) и 200 м (*в*, *г*) от улья (по Еськову, 1979)

нал – фон. При значительном превышении сигнала над фоном, достигающем 17 дБ и выше, диапазоны их интенсивных составляющих совпадают (рис. 62, *Б*, *а*, *б*). С понижением соотношения сигнал – фон до 3–6 дБ интенсивные спектральные составляющие сигнала смещаются в высокочастотную область примерно

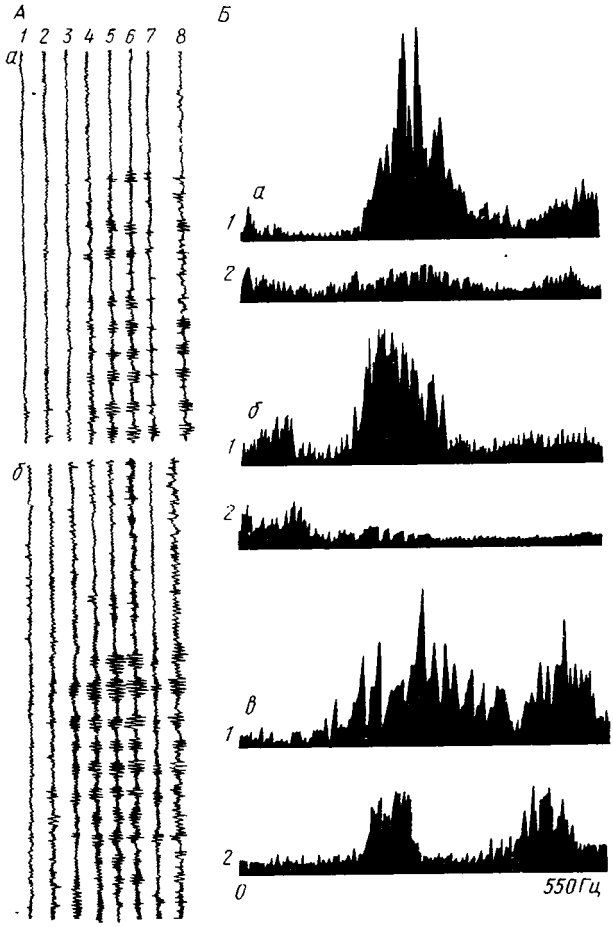


Рис. 62. Изменение спектральной структуры сигналов дальности под влиянием звуков пчелиной семьи:

А – осциллограммы сигнала в полосах, выделяемых полосопропускными фильтрами, настроенными на частоты 175 Гц (*1*), 192 (*2*), 220 (*3*), 254 (*4*), 307 (*5*), 352 (*6*), 450 Гц (*7*) и в полосе от 20 до 2500 Гц (*8*); *а* – слабые помехи; *б* – интенсивные помехи; *Б* – спектры сигнала (*1*) и сопутствующие звуки пчелиной семьи (*2*), отличающиеся по интенсивности и частоте (*а–в*)

на 50 Гц. Это выражается в более пологом спаде высокочастотной части сигнала по сравнению с фоном: в сигнале – около 3 дБ на октаву, в фоне – 10 дБ. По мере сближения интенсивностей фона и сигнала его спектр расширяется. Это происходит в значительной мере за счет изменения частотного положения энергетических максимумов от импульса к импульсу. При этом значительно увеличивается диапазон интенсивных составляющих сигнала, не совпадающих с фоновыми (рис. 62, *А*, *б*; *Б*, *в*). В результате происходит локализация энергетического максимума сигнала в диапазоне, наиболее свободном от интенсивных фоновых составляющих.

Посторонние помехи. Интенсивные посторонние звуковые помехи, как и естественный фон улья, побуждают пчел корректировать спектральную структуру сигналов дальности. Помехи, занимающие небольшую полосу и имеющие невысокую интенсивность, могут частично перекрываться сигнальными составляющими. Например, звуковая помеха частотой 70–160 Гц накладывается на низкочастотный участок спектра сигнала. Повышение частоты помехи побуждает смещение сигнальных составляющих в высокочастотную область (рис. 63, *А2*).

На помехи с несколькими интенсивными составляющими, приходящимися на сигнальные, пчелы реагируют расширением диапазона генерируемых ими звуков. Например, помеха с энергетическим максимумом на частотах 80, 170, 300 и 460 Гц побуждает смещение интенсивных составляющих в спектре сигнала в область 360–420 Гц. При этом в 2–3 раза расширяется диапазон его интенсивных составляющих (рис. 63, *А4*).

Кодирование информации о расстоянии до цели полета. Выше показано, что длительность и количество импульсов в звуке, генерируемом сигнальщицами, прямо коррелируют с расстоянием до цели. На основании этого можно предположить, что в указанных элементах сигнала кодируется информация о расстоянии. Косвенным подтверждением такого предположения служат результаты опытов на семьях, в которых жили итальянские и краинские пчелы. Небольшие группы этих пчел в разное время посещали одну из двух кормушек, расположенных на расстоянии 120 или 160 м от улья. Вначале в кормушках находился низкоконцентрированный раствор сахара, не побуждавший сигнальной активности возвращавшихся в гнездо фуражиров. В это время новички не прилетали к кормушкам. Они начинали прилетать к ним после того, как низкоконцентрированный раствор заменяли высококонцентрированным. Новичков учитывали на двух контрольных кормушках, расположенных по линии лёта фуражиров. Первая из них находилась в 20 м перед кормушкой, посещаемой фуражирами, вторая – на таком же расстоянии позади нее (Stesche, 1954; Boch, 1957).

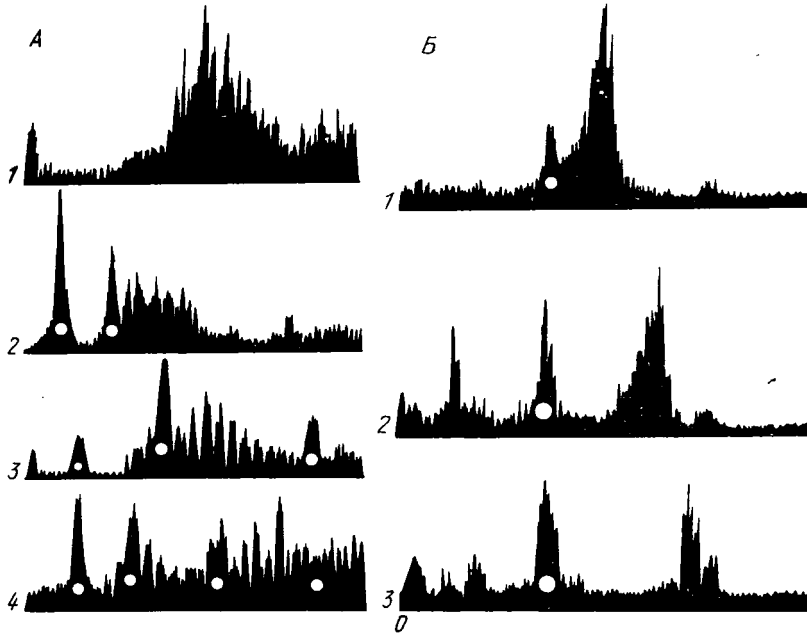


Рис. 63. Коррекция спектров звуковых сигналов под влиянием помех (отмечены кружками):

А – сигналы о дальности полета пчел; *Б* – сигналы маток (пояснение в тексте)

В то время, когда фуражиры итальянской популяции посещали кормушку в 120 м от улья, на второй (дальний) контрольный пункт краинских пчел прилетало примерно в 12 раз больше, чем на первый (ближний). В противоположность этому сигнальщицы краинской популяции на первую кормушку мобилизовали в 2,2 раза больше итальянских пчел, чем на вторую (Stesche, 1954). Фуражиры краинской популяции, посещавшие кормушку в 160 м от улья, мобилизовали итальянских пчел на первую кормушку в 1,9 раза больше, чем на вторую (Boch, 1957).

Результаты этих опытов можно объяснить различием в длительности и количестве импульсов в сигналах итальянских и краинских пчел, посещающих равноудаленные источники пищи. Действительно, длительность сигналов краинских пчел, посещающих кормушки в 120 м и 160 м от улья, соответственно на 60 и 150 мс короче, чем у итальянских (Еськов, 1968, 1969а). Поэтому итальянские пчелы воспринимали сигналы краинских как сообщение о меньшем расстоянии и наоборот.

Прямым доказательством сигнальной роли звуков, генерируемых сигнальщицей, служит отношение мобилизуемых пчел к

увеличению длительности сигнала (Еськов, 1972в). Его увеличивали с помощью акустической системы, включающей в себя микрофон и два звуковых излучателя. Длительность сигнала увеличивалась за счет воспроизведения его окончания магнитофоном МЭЗ-28А, снабженным двумя усилителями, один из которых подключен к записывающему, другой – к воспроизводящему каналу.

В качестве звукового датчика применялся конденсаторный микрофон МК-5А, обладающий линейной частотной характеристикой в диапазоне звуков, генерируемых сигнальщицей. Зонд микрофона, выполненный в виде трубки с внутренним диаметром 7 мм, располагался над сигнальщицей. Генерируемые ею звуки воспроизводили двумя звуковыми излучателями, один из которых подключался к выходу микрофонного усилителя, другой – к каналу воспроизведения магнитофона. Время звуковой эмиссии первым излучателем практически совпадало со времени генерации звука пчелой, а вторым – задерживалось на 200 мс (время движения ленты от записывающей головки магнитофона до воспроизводящей).

Сигналы первого и второго излучателей, уравненные по интенсивности, по звукопроводам (трубкам) поступали в тройник, выполнявший роль звукового смесителя. От него отходили две трубки с внутренним диаметром 4 мм, выполнявшие роль звукопроводов. Они были укреплены на зонде микрофона. При этом стремились к тому, чтобы по крайней мере выходное отверстие одного из звукопроводов находилось над пчелой, мобилизуемой сигнальщицей.

По данным спектрального и временного анализа, эта акустическая система, увеличивая длительность сигнала на 200 мс, не искажала его структруру. Звуковой сигнал на выходах звукопроводов по интенсивности соответствовал или на 3–4 дБ превосходил звук сигнальщицы.

Меченые сигнальщицы посещали кормушку в 150 м от улья. Путь к ней пересекал лесополосу и реку. Влияние увеличения длительности сигнала оценивали по количеству новичков, подлетающих к кормушке, посещаемой сигнальщицами, и к двум другим, расположенным вдоль линии лёта. Одна из них находилась в 100 м, другая – в 200 м от улья. Всех пчел, мобилизованных сигнальщицами, отлавливали и уничтожали. В перерывах между опытами в кормушке была 10%-ная сахароза, во время опытов – 60%-ный раствор сахарозы.

Сигнал, увеличенный на 200 мс, соответствовал таковому у итальянских пчел (на них проведено это исследование) при посещении кормушки на расстоянии 200 м от улья. Опыт проведен в четырехкратной повторности. В трех повторностях использованы одни и те же сигнальщицы. В разные дни опыт начи-

нали с увеличения длительности сигнала или с контрольного испытания, в течение которого акустическая система не включалась.

Продолжительность учета прилетающих новичков в том и другом случае была одинакова.

Увеличение длительности сигнала повлияло на уменьшение количества пчел-новичков, прилетавших к кормушкам в 100 и 150 м от улья, соответственно в 1,4 и 1,2 раза. При этом число пчел, мобилизованных на кормушку в 200 м, возрастало в 3,1 раза ($P < 0{,}99$). Общее количество пчел, отреагировавших на изменение длительности сигналов, составило 17%. Это соответствует тому их количеству, которое могло воспринимать измененный сигнал. В частности, вокруг сигнальщиц находилось в среднем по 7 пчел, а удлиненный сигнал действовал всего на 1–2 пчелы, находившиеся под выходными отверстиями звуководов. К тому же примерно в 30% случаев одновременно в улье находились две сигнализировавшие пчелы, а сигнал увеличивали у одной из них.

Следовательно, информация о расстоянии до цели полета кодируется в длительности пульсирующего сигнала. Количество импульсов в цикле сигнала и их структурная организация, по-видимому, не имеют существенного значения. На это указывает невысокая стабильность этих показателей, обнаруженная у сигнальщиц итальянских пчел. Нарушение стабильности временной структуры прослеживается у пчел старших возрастных групп, а именно они занимаются преимущественно фуражировкой. К возрастной дестабилизации структуры сигнала относится увеличение длительности импульсов, достигающей у некоторых пчел в возрасте 40–52 дней 80–130 мс (рис. 64). Это примерно в 6 раз превосходит среднюю продолжительность импульса. Одновременно с увеличением импульсов возрастает вариабельность и уменьшается продолжительность пауз между ними.

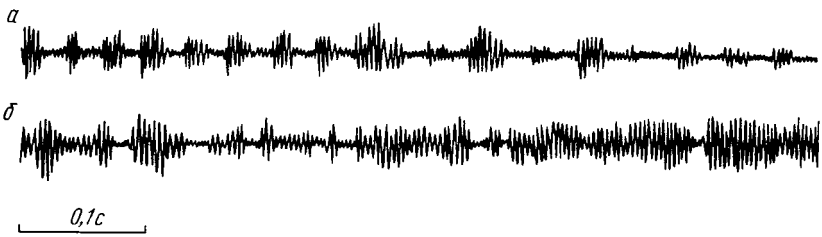


Рис. 64. Осциллограммы сигналов о дальности полета итальянских пчел в возрасте 27–28 дней (*а*) и 48–49 дней (*б*)

ПЕРЕСЕЛЕНИЕ И РАЗМНОЖЕНИЕ ПЧЕЛИНЫХ СЕМЕЙ

Пчелиные семьи размножаются делением. Отделяющаяся от материнской семьи часть пчел (рой) вместе с маткой переселяется в новое место гнездования. Процесс размножения сопряжен с той или иной степенью панмиксии, выражающейся в свободном скрещивании молодых маток с трутнями своей или другой популяции. Поскольку размножение семей связано с вылетом большого количества пчел, это явление в пчеловодстве называют «роением», что неточно отражает сущность биологического процесса. В энтомологии под роением подазумевается скопление больших групп летающих насекомых, включающих однополых или разнополых особей. Пчелиное роение далеко не всегда связано с размножением семей. Образование роев характерно для переселяющихся семей. Рои пчел нередко сопровождают маток, вылетающих на спаривание. Поэтому роением правильнее называть скопления летающих пчел, а деление семей – их размножением.

РАЗМНОЖЕНИЕ ПЧЕЛИНЫХ СЕМЕЙ

Факторы, детерминирующие и сопряженные с размножением. Ряд факторов, побуждающих размножение и переселение пчелиных семей, совпадает. К переселению чаще всего побуждает несоответствие жилища биологическим потребностям семьи и(или) интенсивное воздействие неблагоприятных биотических факторов. Например, пчелиные семьи нередко покидают свои жилища при высокой степени поражения варроатозом. Для роения же необходимо специфическое изменение физиологического состояния семьи. Отличаются также конечные результаты размножения и переселения: в первом случае происходит увеличение их численности в популяции, во втором – только изменение местообитания.

Сезонный цикл размножения. У популяций, обитающий в условиях умеренного и холодного климата, размножение пчелиных семей имеет выраженный циклический характер. Время начала и окончания размножения во многом зависит от погодных условий. Обычно чем раньше начинается весна, тем выше вероятность ранней подготовки семей к размножению. Весенне-летние похолодания могут и активизировать, и затормаживать активность размножения.

От погодных условий и состояния кормовой базы зависит продолжительность периода размножения. Его обычно стимулирует скудная кормовая база и теплая или жаркая погода. По наблюдениям за 29 142 пчелиными семьями в разных воеводствах

Польши, 31,9% размножались до цветения акации белой, 40% – во время ее цветения и 23,1% – после окончания цветения. Во время цветения рапса озимого размножались семьи в количестве 15,1% (Gromisz, 1976). В окрестностях Нью-Йорка в течение 6 лет наблюдали два примерно 2-недельных периода роения: первый, наиболее интенсивный – в июне и второй – в конце августа – начале сентября (Fell et al., 1977).

Состав семьи и репродуктивная активность матки. С началом активной жизни семьи репродуктивная функция матки возрастает. В результате увеличивается численный состав семьи и меняется соотношение между количеством взрослых и развивающихся пчел. Относительное количество пчел младших возрастных групп увеличивается. Семьи выращивают также большое количество трутней, что характерно для семей, готовящихся к размножению. Поэтому для селекции пчелиных семей на понижение репродуктивной активности рекомендуется выбраковывать те из них, в которых количество трутневого расплода весной достигает 5% (Berry, 1978).

За 10–15 дней до того, как часть пчел покинет размножающуюся семью, репродуктивная активность матки резко снижается. Например, в группе размножавшихся семей ко времени роения число взрослых пчел превосходило их число на стадии личинки в 8 раз, а у неразмножавшихся – всего в 3 раза (Miszynska, 1980). Однако искусственная интродукция в семьи, готовящиеся к размножению, расплода из других семей, как правило, не предотвращает этот процесс. Его также не стимулирует добавление яиц и (или) расплода (Simpson, 1953).

Подготовке семей к размножению сопутствует строительство маточников. Это характерно для многих семей в начале активного периода годового цикла их жизнедеятельности. Однако многие семьи, приступив к строительству маточников, завершают его на самых начальных стадиях (прекращают отстройку маточников совсем или на некоторое время). Иногда пчелы, отстроив маточники, уничтожают их вместе с развивающимися в них матками. Например, по наблюдениям, проводившимся в течение 4 лет за 81 пчелиной семьей, 50% из них не использовали отстраиваемые маточники для выращивания маток. Всего в 19% семей были выращены матки до стадии имаго. При этом в 16% семей были заменены старые и только в 3% матки приняли участие в размножении семей (Allen, 1965). В семьях с молодыми матками активность строительства маточников ниже, чем в семьях со старыми (Simpson, 1957).

Количество маточников, используемых для выращивания маток, существенно отличается у пчел разных экологических популяций. Европейские популяции выращивают обычно от 3–7 до нескольких десятков маток. В семьях египетской пчелы

A. mellifera lamarckii количество маточников с развивающимися матками при подготовке к размножению достигает примерно 400 (Руттнер, 1976), а у сицилийской – 650 и более (Alber, 1978).

Численность пчел и объем гнезд. Размножение семей приходится обычно на время, когда количество взрослых членов семьи и особей, находящихся на завершающих стадиях постэмбрионального развития, достигает максимума. Это характерное, но не обязательное условие для размножения. Действительно, нередко на одной и той же пасеке размножаются сравнительно небольшие семьи (14–16 тыс. рабочих особей) и не размножаются те, численность пчел в которых в 2–3 раза больше (Еськов, 1981).

Небольшой объем гнезда, сдерживающий развитие семьи и заготовку корма, стимулирует размножение. Важная роль в этом принадлежит повышению плотности населения семьи, осложняющей регуляцию внутригнездового микроклимата. В результате этого в гнезде повышается концентрация диоксида углерода, с чем связана необходимость увеличения затрат энергии на аэрацию. Отсутствие свободного пространства не позволяет пчелам строить новые соты. Их «старение», связанное с многократным использованием для выращивания расплода, приводит к уменьшению объема ячеек и размера развивающихся в них пчел.

Несмотря на важность объема гнездовой полости, ее величина сама по себе не является причиной размножения. По наблюдениям, проведенным на пчелах, содержащихся в ульях с достаточно большим объемом гнезда, в разные годы размножались от 10 до 40% пчелиных семей (Simpson, 1957). Значительное пополнение семей запечатанным пчелиным расплодом, что приводит к увеличению численности рабочих пчел, далеко не всегда побуждает к размножению (Simpson, 1953; Батлер, 1980). Заметного повышения активности размножения не обнаружено также в случае сокращения объема улья на 25 и 50% (Caron, 1981). Однако искусственное разделение семей в весенне-летний период значительно снижает вероятность их естественного размножения.

Состояние кормовой базы. Подготовке к размножению сопутствует снижение активности фуражиров. Их участие в трофическом обеспечении снижается в наибольшей мере при скудной кормовой базе, что служит адаптивной реакцией, способствующей экономии энергетических ресурсов семьи. Повышение продуктивности кормовой базы активизирует пчел. Обильное выделение нектара может повлиять на отсрочку и(или) полное прекращение подготовки к размножению, если она находится на самых начальных стадиях (до появления в гнезде развивающихся маток). Поэтому состояние кормовой базы может выступать в

роли одного из стимулов ускорения реализации или торможения инстинкта размножения.

Физиологические изменения у пчел. Снижение активности участия пчел во вне- и внутриульевых работах и особенно уменьшение нагрузки, связанной с выкармливанием расплода, задерживает процесс физиологического старения особей. По этой причине содержание белкового секрета в гипофарингиальных железах и их размер увеличиваются (Halberstadt, 1967). Возрастает также содержание резервных питательных веществ в теле. У пчел, покидающих материнскую семью, содержание азота в брюшном отделе примерно в 1,2 раза, а жира – в 2,8 раза выше, чем у рабочих особей семей, не готовящихся к размножению (Жеебкин, Яковлева, 1970).

С уменьшением в семье открытого расплода во время подготовки к размножению у рабочих пчел начинают развиваться овариолы (Перепелова, 1928; Коптев, 1957). Такие пчелы приступают к овуляции, оставшись в материнской семье, только в том случае, если после роения семья остается без матки. Появление и прогрессирующее увеличение в семье пчел с развитыми овариолами относится к характерным, но не обязательным признакам подготовки семьи к размножению. Такие пчелы нередко появляются в семьях, не готовящихся к размножению, что наблюдается после того, как интенсивная репродуктивная функция матки резко снижается. В таких случаях в семье может находиться до 54–84% пчел с развитыми овариолами (Коптев, 1957).

Гормональный гомеостаз. В поддержании гормонального гомеостаза пчелиной семьи важная роль принадлежит феромонам, выделяемым маткой. Они стимулируют секрецию рабочими пчелами воска, но подавляют развитие у них овариол, препятствуют строительству маточников и выращиванию маток (Butler, Gibbns, 1958; Butler, Simpson, 1958; Pain, 1961; Butler et al., 1962). В состав маточного феромона входят транс-9-оксодецен-2-овая кислота и другие биологически активные вещества (см. «Возникновение социальности и структурная организация пчелиной семьи»). Количество этой кислоты прямо коррелирует с репродуктивной функцией матки (Shearer et al., 1970; Pain et al., 1972). Синтетическая транс-9-оксодецен-2-овая кислота сдерживает строительство маточников в безматочных семьях, но не предотвращает выращивание маток во время подготовки к размножению (Boch, Lensky, 1976).

Активность строительства маточников в гнездах семей с матками возрастает с увеличением плотности пчел на сотах. Например, с уменьшением объема гнезда с 80 960 до 20 240 мл количество маточников, отстраиваемых пчелами, возрастало в среднем с 1,5 до 7,7. Замечено также, что в семьях с повы-

шенной плотностью пчел маточники редко отстраиваются в нижней части сотов (Lensky, Slabczki, 1981). Это, по-видимому, связано с ограничением проникновения матки в нижнюю часть гнезда.

Недостатком маточного феромона объясняется наличие связи между повышением вероятности размножения семей и возрастом их маток. Вместе с тем известно, что замена старых маток на молодых может побуждать размножение. Оно происходит обычно в течение первых 2–3 нед после замены маток. Это объясняется отчасти тем, что молодые матки, заменившие старых, выделяли меньше феромона. Его дефицит при стечении других обстоятельств, побуждающих к размножению, активизировал его развитие (Еськов, 1981). Подтверждением того, что количество феромона не служит самостоятельной причиной размножения, свидетельствует то, что его количество в семьях, готовящихся и не готовящихся к размножению, не имеет достоверных отличий (Butler, 1960; Seeley, Fell, 1981).

ПОВЕДЕНИЕ ПЕРЕСЕЛЯЮЩИХСЯ ПЧЕЛ

Подготовка к переселению. Жизнеспособность переселяющихся пчелиных семей зависит от того, в какой мере новое место поселения соответствует их биологическим потребностям. Поэтому отбор благоприятствовал развитию сложной стратегии переселения, основанной на использовании инстинктов выбора оптимальных мест для гнездования и обеспечения запасами корма. Инстинкты переселения отличаются у разных видов социальных пчел.

Безжалые пчелы. В типичном ареале обитания размножение и расселение безжалых пчел может происходить в любое время года, за исключением периода засухи. Например, у представителей рода Hypotrigona, обитающих в Габоне, размножение происходит с середины ноября до конца мая и прекращается лишь в июле – августе из-за понижения температуры и ухудшения кормовой базы. В это время пчелиные семьи находятся в относительно пассивном состоянии (Darchen, 1977).

Подготовка к размножению у безжалых пчел начинается с поиска ими подходящей гнездовой полости. Обнаружив ее, пчелы старших возрастных групп приступают к сооружению укрытия и входного лабиринта из гнездовых материалов материнской семьи. Затем прилетают относительно молодые пчелы. Они сооружают ячейки для корма и затогавливают его. Строительство ячеек для расплода начинается после прилета молодой матки. Этому предшествует значительное увеличение в гнезде численности молодых пчел. Матка спаривается обычно в течение двух суток с трутнями, которые караулят ее у выхода из гнезда (Michener, 1946; Kerr, Krause, 1950; Darchen, 1977).

В дальнейшем связь между отделяющейся и материнской семьей ослабляется. Однако она может поддерживаться до 3 мес (Imperatriz-Fonseca, 1975).

Медоносная пчела. Подготовка к размножению и переселению у медоносной пчелы, как и у безжалых пчел, начинаются с поиска подходящей полости для сооружения гнезда. Пчелы, занимающиеся поиском мест гнездования (квартирмейстеры), активизируются после начала строительства семьей маточников. Обнаружив подходящие места для поселения, квартирмейстеры запоминают их, но никаких подготовительных работ не проводят. Весь запас корма содержится в медовых зобиках пчел, заполняемых пред тем, как покинуть материнское гнездо. После отделения переселяющейся части пчел никакой связи с материнской семьей не поддерживается. Итак, конвергентное сходство поведения размножающихся семей безжалых и медоностной пчел прослеживается лишь на самых начальных фазах этого процесса, что выражается в заблаговременном поиске подходящих мест для гнездования.

Внутригнездовая сигнализация. При переселении все пчелы, а при размножении примерно половина взрослых особей покидают гнездо. Сигнализация, используемая в том и другом случае, не имеет отличий.

Стимуляция вылета. Вылету пчел предшествует резкое повышение их двигательной активности, побуждаемой прогрессивно увеличивающейся группой пчел-сигнальщиц. Они подобно сигнальщицам-фуражирам, обнаружившим обильный источник корма, совершают стереотипные движения и машут брюшком, генерируя пульсирующий звук. Но в отличие от фуражиров, сигнализирующих обычно на ограниченном участке сота, эти сигнальщицы быстро перемещаются по всему гнезду. При этом они наряду с пульсирующим звуком генерируют специфический сигнал, существенно отличающийся от звуков, используемых в других ситуациях. По воздействию на взрослых членов семьи отмеченную форму сигнального поведения можно квалифицировать как массовую мобилизацию вылета (Еськов, 1976).

Специфический звуковой сигнал, используемый в системе массового вылета, представляет собой не упорядоченные по частоте следования импульсы. Каждый импульс с резким подъемом и постепенным спадом амплитуды продолжается 400–500 мс. Его спектр характеризуется наличием трех диапазонов интенсивных составляющих, меняющих свое частотное положение. Первый из них в начале сигнала находится в полосе от 300 до 450 Гц. В течение примерно 150 мс он смещается в область 450–600 Гц. В этом диапазоне энергетический максимум сохраняется до окончания сигнала. Второй диапазон интенсивных составляющих появляется с задержкой по отношению к первому

на 15–25 мс. Он изменяет свое частотное положение примерно за то же время, что и первый, с 720–870 до 900–1000 Гц. Интенсивные спектральные третьего диапазона появляются через 20–30 мс от начала генерации сигнала. Смещение энергетического максимума в нем происходит за 20–60 мс с 1050–1150 до 1150–1300 Гц (рис. 65).

К началу массового вылета пчел их активность достигает максимума. При переселении она охватывает всех пчел, вылетающих из гнезда. Этому сопутствует увеличение интенсивности спектральных составляющих в диапазоне 400–550 Гц. Их интенсивность достигает уровня составляющих частотой 210–330 Гц, а во время вылета превосходит его. Бо́льшая часть пчел, активизированных сигнальщицами, перемещается к выходу из гнезда и генерирует звуки с интенсивными спектральными составляющими на частотах 150–220 и 370–490 Гц. Первый диапазон интенсивнее второго на 4 ± 0,3 дБ ($Cv = 39\%$).

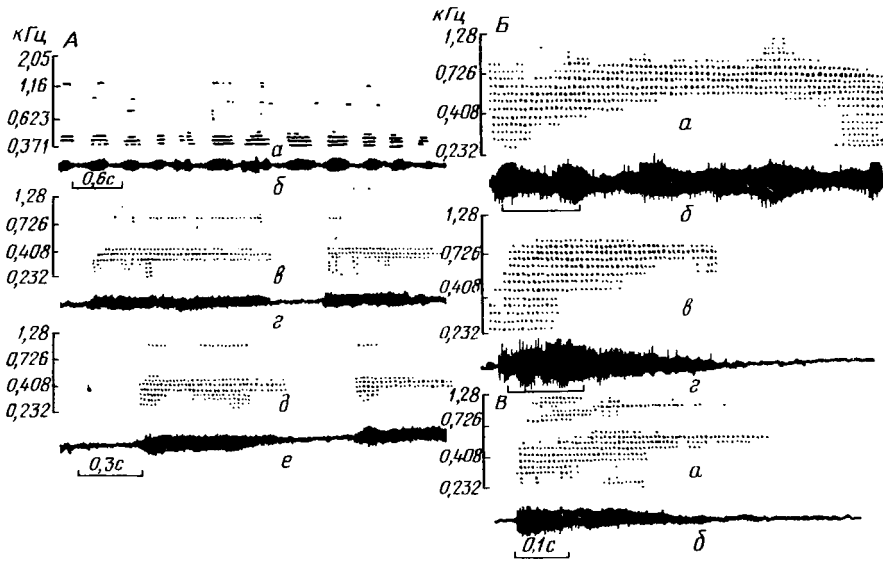


Рис. 65. Звуковые сигналы связи маток и пчел при переселении и размножении (по Еськову, 1976):

А – сигналы маток: *а*, *в*, *д* – динамические спектры; *б*, *г*, *е* – осциллограммы; *Б* – сигналы сбора пчел на грозди: *а*, *в* – динамические спектры; *б*, *г* – осциллограммы; *В* – сигнал, предшествующий вылету пчел из гнезда; *а* – динамический спектр; *б* – осциллограмма

Вылет матки стимулируют специфически контактирующие с ней пчелы. Они при сближении с маткой примерно в течение 5 с генерируют звук. Его интенсивные спектральные составляющие понижают частоту от начала к окончанию контакта примерно с 500 до 200 Гц (Esch, 1967). Матка выходит из гнезда, увлекаемая потоком выходящих пчел.

Сигналы связи маток. В гнезде семьи медоносной пчелы, характеризующейся экстремальной моногамией, наличие двух овулирующих маток встречается очень редко во время естественной замены старой на новую. В период размножения в гнезде может одновременно находиться большое количество взрослых и развивающихся маток. Многие из них не доживают до стадии имаго. К их уничтожению пчелами причастны взрослые матки. Они, проникнув к маточникам, прогрызают в них отверстие. Вслед за этим пчелы примерно в течение 3 ч уничтожают маточник вместе с развивающейся маткой. Роль такого отверстия в судьбе развивающейся матки подтверждена опытами, в которых маточники изолировали или проделывали в них отверстия. В первых матки доживали до стадии имаго, во вторых – уничтожались пчелами (Garon, Greve, 1979). При встрече двух взрослых маток одна убивает другую ужалением.

Инстинкт доминирования маток, связанный с антагонизмом между ними, реализуется в процессе столкновений. В результате взаимного уничтожения в семье остается одна матка, которая приступает после спаривания с трутнями к выполнению репродуктивной функции. Вслед за этим начинается нормализация физиологического состояния размножающейся семьи. Поэтому естественный отбор благоприятствовал развитию средств быстрого обнаружения и локализации матками своих соперниц. К таким средствам относится использование матками акустического сигнала связи.

О коммуникационой роли звуковых сигналов, генерируемых матками, свидетельствует их ответная сигнализация на воспроизведение или имитацию этих звуков (Hansson, 1959; Wenner, 1962 а, 1964; Еськов, 1968, 1979). При имитации сигнала наибольшей эффективностью воздействия обладают чистые тона частотой от 600 до 2000 Гц (Wenner, 1962 а). Вместе с тем воспроизведение сигнала действует сильнее, чем его имитация. Например, матки, находящиеся в изоляции с 5–10 пчелами при температуре 32–34° С, отвечают на воспроизведение 1–3 полных циклов сигнала средней длительности. На его имитацию модуляцией чистого тона частотой 1000 Гц матки отвечали после подачи 7–9 циклов сигнала. Следовательно, для стимуляции соперниц имеет значение как временна́я, так и спектральная структура сигналов связи маток (Еськов, 1968, 1979).

Сигнал матки включает в себя 6–20 импульсов. Наибольшей длительностью, достигающей 1,0–1,5 с, отличаются первые 2–3 импульса, чаще первый. Длительность последующих импульсов находится в пределах 0,25–0,60 с. Паузы между импульсами составляют 0,15–0,25 с. Частотное положение максимумов концентрации спектральной энергии изменяется внутри импульсов и от импульса к импульсу (см. рис. 65, *А*). Сигналы связи «перекликающихся» маток всегда отличаются по спектру. Например, на сигнал с интенсивными составляющими в диапазоне 350–450 Гц отвечающая матка чаще всего генерирует звук с максимумом энергии в области 230–300 Гц. Если к двум сигнализирующим маткам подключается третья, то ее интенсивные спектральные составляющие, как правило, занимают более высокочастотную область (Еськов, 1979).

На частотное положение энергетических максимумов в спектрах сигналов связи маток влияют посторонние звуковые помехи, интенсивные составляющие которых попадают в полосу сигнальных. При этом их частотное положение определяется соотношением сигнал : помеха. Когда оно находится на уровне 7–8 дБ, помеха с максимумом энергии в области 185–225 Гц частично перекрывается низкочастотной областью спектральных составляющих сигнала (см. рис. 63, *Б*1). С уменьшением соотношения сигнала и помех до 2–3 дБ энергетический максимум сигнальных составляющих смещается на область 283–336 Гц (см. рис. 63, *Б*2). Когда помехи по интенсивности достигают или немного превосходят сигнал, его интенсивные составляющие перемещаются в полосу 370–420 Гц (рис. 63, *Б*3).

Сигнализирующая матка прижимается тораксом к опорному субстрату. Благодаря этому сигналы связи маток хорошо воспринимаются вибродатчиком и субгенуальными органами пчел. Воспроизведение этих сигналов виброизлучателями активизирует маток. Они отвечают генерацией звука и направляются в сторону излучателя. Рабочие же пчелы реагируют на колебания опорного субстрата под действием сигналов связи маток резким торможением двигательной активности. Такую же реакцию у пчел стимулирует имитация сигнала модуляцией чистого тона частотой 1000 ± 500 Гц, если он подается контатирующим с сотом виброизлучателем. Торможение двигательной активности пчел способствует значительному снижению акустических помех, распространяющихся по опорному субстрату. Это и коррекция частотной характеристики сигналов связи маток под влиянием помех обеспечивают им высокую надежность.

Звуковые сигналы овулирующих рабочих пчел. При потере матки размножающейся семьей находящиеся в ней пчелы с развитыми овариолами приступают к овуляции. Этому сопутствует значительное повышение агрессивности между рабочими пчелами.

Замечено, что овулирующие пчелы подвергаются нападению после генерации ими звука (Ohtani, Kamada, 1980). По сигнальному значению звуковая связь у овулирующих особей имеет некоторое сходство с акустической сигнализацией у маток. Сходство выражается в том, что в том и в другом случаях звук стимулирует агрессивность. Но у пчел в отличие от маток столкновение не завершается гибелью атакующей или атакуемой особи.

Сигнализирующая пчела принимает специфические позы, среди которых в одном сигнальном акте четко выделяются две фазы. Во время первой из них продолжительностью 0,4–0,9 с пчела поднимает вверх брюшко, прижимается тораксом к соту и генерирует звук. Во второй фазе длительностью 0,5 с пчела опускает брюшко и всем телом прижимается к соту. Генерируемй звуковой сигнал имеет импульсную структуру. Продолжительность импульсов находится в пределах 0,6 ± 0,12 с. Максимум энергии в спектре сигнала приходится в среднем на 350 Гц с относительно интенсивными составляющими на частотах 700 и 1400 Гц. Частотное положение энергетических максимумов нередко смещается в начале генерации импульса в сторону повышение частоты на 240–350 Гц, а к окончанию она немного снижается (Ohtani, Kamada, 1980).

Состав роя. Он образуется как при размножении, так и при переселении пчелиных семей, отличаясь в том и другом случае по своему составу. При переселении семьи в состав роя входят почти все взрослые пчелы и матка. Без нее семья не переселяется. В гнезде остаются расплод и пчелы, неспособные к полету (самые молодые и с недоразвитыми крыльями). С ними могут оставаться в небольшом количестве самые старые пчелы. Трутни могут присоединяться к переселяющемуся рою, оставаться в покидаемом гнезде или разлетаться в соседние семьи.

Рой переселяющейся семьи образуется примерно из половины ее взрослых рабочих пчел. Минимальное их количество составляет 1750–2400, максимальное – 41 000–50 750 (Avitabile, Kassinskas, 1977; Fell et al., 1977). Около 90% пчел составляют особи в возрасте до 24 дней (Musbynska, 1976). В рое переселяющихся пчел и в рое размножающейся семьи не может быть особей, неспособных к полету. В небольшом количестве в него входят также пчелы старших возрастных групп.

Трутни обычно присоединяются к рою размножающейся семьи. Их количество составляет в среднем 1,06% от общего числа отделяющихся от семьи пчел. Но в некоторых роях трутней не было обнаружено. Даже во вторую половину дня, когда лётная аткивность трутней наиболее высокая, их присоединение к рою в количественном отношении практически не меняется. По наблюдениям за 16 семьями, роившимися в первой и второй по-

ловине дня, количество трутней в роях составляло 1,2% (Avitabile, Kasinskas, 1977).

С первым роем размножающейся семьи европейских популяций медоносной пчелы обычно улетает одна старая матка. Во втором и последующих роях может находиться по нескольку молодых неспарившихся маток. В отличие от этого у африканских популяций медоносной пчелы в первом большом рое содержится несколько десятков молодых маток (Alber, 1978).

Молодые и старые матки в рое отличаются по массе тела. У первых в разных популяциях она составляет 176,4–185 мг, у вторых – 195,9–203,4 мг (Burgett, Marse, 1974; Fell et al., 1977). Но данное различие намного меньше, чем в неразмножающихся семьях (Еськов, 1983). Объясняется это тем, что подготовке к размножению семей сопутствует значительное снижение репродуктивной функции маток, в результате чего уменьшается их масса.

Сигнализация роящихся пчел. Пчелы, покидающие гнездо при размножении или переселении семьи, летают вначале невдалеке от него. Спектр звуков летающего роя пчел характеризуется наличием двух интенсивных составляющих на частотах 225 ± 40 и 470 ± 40 Гц. Первый диапазон интенсивнее второго на 6,5 ± 1 дБ (рис. 66, *а*). Интенсивность звуков вблизи летающего роя, содержащего 15 ± 1 тыс. пчел, достигает 85 дБ.

Полетав некоторое время, пчелы собираются невдалеке от гнезда, образуя одно или несколько скоплений. Они объединяются в одно скопление, если роение завершается переселением пчел на новое место. Образуемая роевая гроздь –

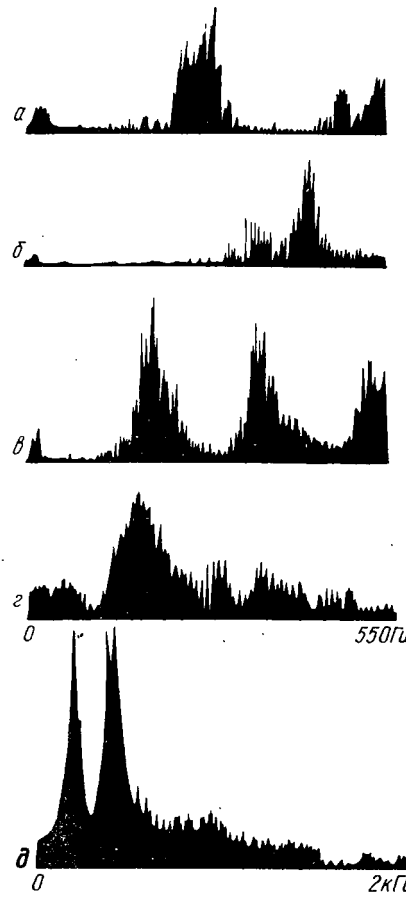


Рис. 66. Спектры звуков, генерирумых роящимися пчелами (пояснения в тексте)

временная стоянка. Она необходима для сбора всех переселяющихся пчел. Продолжительность существования роевой грозди колеблется в широких пределах. Она может распасться, и пчелы улетают всего через несколько минут после образования скопления. Но иногда оно остается на одном месте в течение нескольких часов или дней. Длительное существование роевой грозди возможно благодаря способности образующих ее пчел экономно расходовать энергетические ресурсы путем регуляции тепловыделения и тепловых потерь. На охлаждение пчелы реагируют повышением плотности скопления, что снижает энергозатраты на тепловыделение. Скопление пчел уплотняется и во время дождя. В этом случае пчелы уплотненного верхнего слоя располагаются головой вверх, используя крылья как защитную оболочку от дождя. Длительное пребывание пчел на одном месте побуждает их к пополнению индивидуальных кормовых запасов. Соты пчелы сооружают при очень долгом задерживании на одном месте.

Сигналы пчел-квартирмейстеров. После формирования роевой грозди пчелы-квартирмейстеры разлетаются к обнаруженным ими ранее местам гнездования. Посетив их, квартирмейстеры возвращаются к грозди и информируют других пчел о своих находках. Если сформировавшуюся роевую гроздь сразу же дислоцировать на несколько километров в неизвестное пчелам место, то сигнализация квартирмейстеров задерживается на время, необходимое для обнаружения новых мест гнездования.

Пчелы-квартирмейстеры подобно фуражирам сигнализируют о месте положения обнаруженной цели в процессе исполнения стереотипных циклически повторяющихся движений. Расстояние до цели полета кодируется в длительности пульсирующего звукового сигнала. При одинаковом расстоянии от грозди до указываемого жилища и кормушки сигналы квартирмейстеров и фуражиров практически не отличаются. Например, длительность сигналов у фуражиров, информирующих о цели в 10 м от грозди, составляет 256±12 мс, в 50 м – 278±31, в 200 м – 571±34 мс, а у квартирмейстеров – соответственно 242±34, 269±36 и 564 ± ± 39 мс. Количество импульсов в сигналах тех и других пчел, информирующих о цели в 10 м, составляет 6,2±0,4, в 50 м – 9,7±0,6 и в 200 м – 14,8±0,8. Направление к указываемой цели на горизонтальной поверхности грозди определяется и у фуражиров, и у квартирмейстеров по ее положению по отношению к солнцу. На вертикальной поверхности в качестве одного из ориентиров используется вектор гравитационной силы.

Сигнальщицы меняют направление движения на 180° под действием наведенных на них лучей, отраженных от солнца. Поведение квартирмейстеров отличается от фуражиров лишь по продолжительности сигнализации. Фуражиры обычно улетают после

нескольких сигнальных циклов движения, совершаемых в определенной части гнезда. Квартирмейстеры продолжают сигнальные движения в течение 5 и более мин, перемещаясь по роевой грозди из одной ее части в другую (Еськов, 1979).

На роевой грозди сигнализирует о размещении мест для гнездования одновременно большое число квартирмейстеров. Это позволяет пчелам сопоставить свойства обнаруженных мест и выбрать то из них, которое в наибольшей мере соответствует биологическим потребностям семьи. О способности пчел оценить и выбрать оптимальное место поселения свидетельствуют результаты наблюдения за естественным поселением роев в дупла деревьев или борти. Обнаружено, что при возможности выбора пчелы вселяются преимущественно в полости, ранее занимаемые другими семьями. Предпочитаемый объем полости находится в пределах 30–80 л. Пчелы в состоянии оценить экологическую обстановку у выбираемого жилища, на что указывает поселение их на опушке леса и других освещаемых солнцем местах, а также вблизи водоемов. В большинстве случаев пчелы выбирают дупла на высоте до 3 м с входными отверстиями, обращенными на юго-запад (Seeley, Morse, 1976, 1978; Avitabile et al., 1978; Caron, 1979; Петров, 1980).

Прежде чем рой покинет свою временную стоянку, все или большинство квартирмейстеров успевают оповестить друг друга об известных им местах гнездования. Их сопоставление и оценка происходит, по-видимому, в процессе взаимных посещений. На это указывает то, что перед слетом роя сотни квартирмейстеров, как правило, информируют об одной и той же цели полета. Слет роя задерживается, когда большие группы квартирмейстеров информируют о разных местах для поселения.

Сигналы, координирующие сбор пчел и слет роя. После отлета роя на новое место поселения на месте его стоянки обычно не остается пчел. Если рой, не подготовившийся к слету, убрать, то на его стоянке через некоторое время соберется большое количество пчел, занимавшихся фуражировкой и обследованием мест для гнездования. Это указывает на то, что пчелы заранее готовятся к слету, благодаря чему предотвращаются их потери в переселяющейся группе.

Сигналы сбора генерируют пчелы-квартирмейстеры после многократных посещений места, выбранного для поселения роя. Интенсивные спектральные составляющие сигнала находятся в диапазоне 300–600 Гц (см. рис. 66, *б*). Положение энергетического максимума изменяется в разных фазах генерации сигнала. Вначале интенсивные составляющие находятся в области 300–400 Гц. Затем в течение 50–100 мс смещаются в область 500–660 Гц. Окончание сигнала обычно характеризуется понижением его частоты (см. рис. 65, *б*).

Сигнал сбора пчелы начинают подавать примерно за 40 мин до слета роя. С этого времени все или большинство квартирмейстеров посещают одно выбранное место для жилища. Генерация сигнала демобилизует фуражиров. Они прекращают полеты и до слета роевой грозди остаются на ней. Однако иногда начавшаяся сигнализация прекращается. В таком случае слет роя задерживается.

За 3–5 мин до взлета роя пчелы начинают генерировать звуки с тремя диапазонами интенсивных составляющих на частотах 175±35, 350±35 и 525±35 Гц. Первый из них интенсивнее последующих на 0,9 и 2,5 дБ (см. рис. 65, *в*). Сигнальщицы быстро перемещаются по поверхности грозди и машут крыльями, что активизирует всех пчел и они начинают взлетать.

Перед началом массового взлета спектр звуков, генерируемых пчелами, в значительной мере утрачивает выраженную дискретную структуру. Он складывается в это время из сигналов сбора, активизации взлета и звуков, генерируемых летающими пчелами. Интенсивные составляющие спектра этого комплекса звуков занимают широкий диапазон с максимумом интенсивности в полосе 150±30 Гц (см. рис. 65, *г*). Структура звуков взлетающего роя аналогична таковой во время его формирования.

Координация полета роя. Взлетевшие пчелы улетают в направлении выбранного жилища. Полетом управляют пчелы-квартирмейстеры. Однако переселение происходит только в присутствии матки.

Значение матки. Если она не улетает с пчелами, то рой, отлетев примерно на 75 м, за 3–8 мин возвращается и вновь образует роевую гроздь там, где осталась матка (Morse, 1963). Если матка останавливается во время полета роя, то пчелы прекращают полет и образуют вокруг нее роевую гроздь. Иногда на одной из таких остановок пчелы сооружают гнездо. Если вблизи имеется подходящая полость в дереве или земле, то пчелы занимают ее, увлекая туда матку. При отсутствии мест для гнездования соты сооружаются под открытым небом. Для их прикрепления используются ветки деревьев или кустарников, на которых собрался рой.

Обнаружение матки. В опытах с изоляцией маток установлено, что ее присутствие в рое пчелы обнаруживают по запаху. Например, если матку, заключенную в сетчатую клетку, после взлета роя перенести на 2–3 м от места его предшествующего сбора, то возвращающиеся пчелы собираются вокруг нее за такое же время, как и на то место, где она находилась перед взлетом. Но пчелы не находят матку на таком же удалении от места стоянки роя, если ее во время взлета переселить из сетчатой клетки в стеклянную пробирку, закрытую резиновой

пробкой. При этом пчелы не собираются у пробирки, хотя многие из них пролетают на расстоянии нескольких сантиметров от нее (Еськов, 1981). На основании этого можно заключить, что визуальная ориентация не используется пчелами для локализации матки.

В опытах с использованием экстракта маток выявлено влияние выделяемого ею феромона на поведение пчел. Экстракт наносили на брюшко и торакс 3–15 пчел во время взлета роя. Образующие его пчелы продолжали полет в направлении выбранного жилища. К матке, заключенной в клетку, в таком случае возвращалось в течение часа не более 500 пчел. При использовании транс-9-оксодецен-2-овой кислоты, которую наносили на пластинки по линии лета роя, большая часть пчел в течение 10 мин возвращалась к матке, заключенной в сетчатую клетку.

Опознавание пчелами своей матки. Пчелы роя способны отличать свою матку от чужой. В опытах с использованием чужой матки, которую помещали на расстоянии 130 м от места взлета роя, ею привлекалось от 65 до 90% пчел. Остальные пчелы возвращались к своей матке (Avitabile et al., 1975). Пчелы безматочного роя предпочитают матку, сходную с собственной по возрасту и репродуктивной активности. Например, если с роем вылетела старая матка, то пчелы предпочитали ее молодой, неспарившейся матке, предъявляемой взамен собственной, и наоборот (Ambrose et al., 1979). Внешние признаки матки, по-видимому, не имеют значения для ее опознавания. Во всяком случае укорачивание крыльев матки, что обычно побуждает пчелиную семью заменять травмированную матку, не меняет к ней отношения роящихся пчел (Boch, Morse, 1979).

Управление полетом роя. Несмотря на важную роль матки, она не может существенно повлиять на направление полета роя. Действительно, если матку заключить в сетчатую клетку и перемещать по направлению полета роя, то он собирается на месте ее остановок. Но, всякий раз взлетая, рой направляется в сторону места поселения, выбранного на роевой грозди. Полет роя направляется пчелами-квартирмейстерами (Еськов, 1981).

Ориентиром для пчел служат выделяемые квартирмейстерами феромоны. При этом важная роль принадлежит пахучему секрету насоновой железы. Так, аналог феромона, содержащий гераниол, цитрал и гераниевую кислоту, растворенные в парафиновом масле в соотношении 1 : 2 : 4 : 4, привлекает пчел роя. Они вместе с маткой могут летать по круговой и зигзагообразной траектории за перемещающимся субстратом, пропитанным этой смесью (Avitabile, 1975).

Поселение в новое жилище. Подлетев к новому месту поселения, рой летает около него в течение нескольких минут.

Заселение начинается после того, как несколько десятков пчел-квартирмейстеров сядут у входа в заселяемую полость. Они принимают позы, напоминающие позы пчел-вентилировщиц: стоят головой в сторону летка с поднятым брюшком, открытой насоновой железой и машут крыльями.

Пчелы-квартирмейстеры, привлекающие роящихся, генерируют интенсивные звуки. Они четко выделяются на фоне звуков, генерируемых летающими пчелами. Спектр звуков квартирмейстеров, севших у летка, имеет два диапазона практически равных по интенсивности составляющих на частотах 200±40 и 400±50 Гц (см. рис. 66, *д*). Несмотря на сходство поз этих пчел с позами вентилировщиц, спектры их звуков существенно отличаются. В частности, у пчел-вентилировщиц спектр звуков характеризуется наличием трех диапазонов интенсивных составляющих на частотах 150±25, 300±25 и 450±25 Гц. Первый из этих диапазонов интенсивнее последующих соответственно на 12 и 23 дБ.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изолированные группы рабочих особей образуют скопления (агрегации). Стремление к ним и скорость их образования возрастают с увеличением численности пчел. Увеличение плотности скопления пчел снижает затраты энергии на тепловыделение. В результате жизнеспособность возрастает с увеличением численности пчел в группе. С численностью прямо коррелирует устойчивость к гипотермии.

Термоадаптации пчел включают в себя сложный этолого-физиологический комплекс. Один из его физиологических механизмов основан на использовании запасов медового зобика, концентрацию углеводов, в котором пчелы могут менять в широких пределах за счет метаболической воды. Гипертермия, интенсифицируя испарение, приводит к повышению концентрации сахаров в зобике, что побуждает потребность в воде, которая тем выше, чем дольше пчелы подвергаются действию высокой температуры. Охлаждение уменьшает содержание сахаров, расходуемых на поддержание теплового гомеостаза.

Механизмы регуляции внутригнездовой температуры семьей после прекращения выращивания расплода и в изолированных группах во многом совпадают. В том и другом случае охлаждение побуждает пчел к скоплению, с чем связано повышение плотности и уменьшение занимаемого ими объема. Это отражается на уменьшении тепловых потерь в результате ограничения воздухообмена между внутригнездовым пространством и внешней средой. Одновременно сокращается теплоотдача за счет излуче-

ния, так как уменьшается соотношение между площадью поверхности и объемом, занимаемым пчелами.

С понижением воздухообмена связано повышение концентрации диоксида углерода (углекислого газа). Он выступает в роли дополнительного стимула активизации пчел, находящихся в тепловом центре. Этому в значительной степени способствует совмещение одними и теми же рецепторами функции восприятия повышения концентрации диоксида углерода и внешней температуры. Поэтому всякое снижение внешней температуры активизирует пчел, находящихся в тепловом центре, в результате чего его разогрев повышается. Это побуждает пчел мигрировать из теплового центра на периферию. Миграционный поток встречает наименьшее сопротивление в верхней части гнезда, где температура выше, чем внизу. Благодаря этому пчелы из нижней части имеют возможность переходить в тепловой центр, а выходящие из него разогретые пчелы занимают их место на периферии.

В летнее время при наличии в гнезде расплода пчелы также реагируют скоплением на охлаждение гнезда. Это снижает теплопотери семьи и защищает расплод от охлаждения. В механизме регуляции стабильной температуры на расплоде важная роль принадлежит теплу, выделяемому развивающимися членами семьи. К термогенезу пчел побуждает, вероятно, наличие температурного градиента между вентральной и дорсальной частью их тела. При положительном термотаксисе вентральная часть тела пчелы обычно ориентирована к области повышенной температуры. Поэтому температура расплода, по-видимому, выполняет роль «опорного» сигнала. Превышение температуры в вентральной части над дорсальной побуждает пчел генерировать тепло.

Эффективным средством охлаждения гнезда служит аэрация с помощью летательного аппарата. Частота взмахов крыльями и соответственно скорость создаваемого воздушного потока возрастают с повышением температуры. К активному аэрированию в гнезде побуждают температурные градиенты. Пчела начинает аэрировать, когда дорсальная часть претерпевает больший нагрев, чем вентральная, находящаяся в зоне температурного оптимума или близкого к нему. Звук, генерируемый пчелами-вентилировщицами, имеет сигнальное значение в системе терморегуляции.

Защита гнезда от неблагоприятных биотических факторов среды основана на использовании пассивных и активных средств защиты. Пассивным средством защиты служит укрытие, в котором размещается гнездо. Его обнаружение и оценка защитных свойств представляет собой реализацию наследственной программы гнездового поведения, сформировавшейся в филогенезе вида в результате отбора наиболее благоприятных форм реагирования на типичные условия среды. От выбора места поселения

зависит жизнеспособность семьи. При этом важное значение имеют теплофизические свойства жилища, его прочность и объем. Эти качества лимитируют накопление кормовых запасов и численный состав семьи. Поэтому пчелы не поселяются в полостях небольшого размера. Прочность конструкции жилища не обеспечивает полной безопасности семьи от неблагоприятных биотических факторов, что стимулировало развитие комплекса защитных реакций, который включает в себя систему сигнализации об опасности. Ее надежность обеспечивается дублированием химических, визуальных и акустических сигналов. Факторы, сопутствующие нападению на семью, приобрели для пчел значение сигналов опасности. В свою очередь, защитные реакции пчел способствуют повышению безопасности и жизнеспособности семьи.

Пчелы воспринимают и используют электрические поля. Один из механизмов восприятия низкочастотного ЭП основан на раздражении наведенными токами, протекающими в местах контактирования пчел друг с другом и(или) токопроводящими поверхностями. Частотная характеристика чувствительности к ЭП детерминируется в основном величиной наводимого им тока и эффективностью его контактного действия. Поскольку ток наводится в покровах тела, характеризующихся высоким сопротивлением, то величина наводимого тока нелинейно связана с частотой ЭП. Вероятнее всего, наводимый ток достигает максимума на частоте около 500 Гц, что согласуется с областью наибольшей чувствительности к ЭП. Ее снижению с повышением частоты способствует уменьшение чувствительности к току. Поэтому с повышением частоты за пределы 500 Гц порог восприятия поля резко возрастает. Высокая чувствительность к току на частотах ниже 500 Гц определяет относительно низкий порог к ЭП. Под действием постоянного ЭП ток не наводится. Поэтому пчелы не реагируют на ЭП постоянного тока.

Довольно высокая вариабельность чувствительности к ЭП связана с комплексом случайных факторов. К ним относится изменчивость величины контактного тока. Она во многом зависит от электропроводности контактирующих поверхностей, которая определяется их свойствами и состоянием. В местах контакта могут находиться вещества различной электропроводности: корм, частицы пыли, воска, прополиса и т. п. Кроме того, с увеличением общей массы пчел возрастает величина наводимого в ней тока. В зонах скопления пчел создаются значительные локальные градиенты напряженности, которые можно рассматривать как вторичные поля, выступающие в роли дополнительных стимуляторов возбуждения. По этой причине взаимные ужаления происходят в местах больших скоплений пчел. Повышению их агрессивности способствует наличие в ЭП токопрово-

дящих тел. Рефлекс ужаления стимулирует изолированный проводник, на который подается напряжение, составляющее всего несколько десятков вольт.

Запасы корма, накапливаемые в гнездах эусоциальных видов пчелиных, определяют продолжительность существования семей в периоды с неблагоприятными экологическими условиями. Большие запасы корма не имеют столь важного значения лишь для видов, способных диапаузировать. С этим в значительной мере связано то, что сезонные семьи шмелей могут обходиться сравнительно небольшими запасами корма. Им целесообразнее прекращать существование с наступлением холодов, чем тратить энергию на выращивание расплода и поддержание активного состояния взрослых членов.

Количество корма, которое может запасти семья, при прочих равных условиях зависит от мобильности и экономичности системы трофического обеспечения. Ее совершенствование побуждалось высокой изменчивостью продуктивности кормового участка. Простейшая форма регуляции активности фуражировки – ориентация по запасам корма в гнезде. Его недостаток служит стимулом для поиска и доставки корма у всех пчелиных. Но трофическая мобилизация не происходит, если фуражир не контактирует с членами семьи. Такая форма поведения характерна для трофического обеспечения у шмелей, ориентирующихся лишь по количеству кормовых запасов. У видов с высокосовершенной системой трофической мобилизации она не используется, если корма мало или он низкого качества, что биологически целесообразно, так как предотвращаются нерациональные затраты энергии семьи, связанные с непродуктивной летной деятельностью большого числа ее членов. Ограниченное участие количества пчел в поиске источников корма также способствует экономии энергии семьи. Вовлечение в процесс заготовки корма большого числа пчел целесообразно в случае обнаружения обильного источника корма достаточно высокого качества.

В мобилизации рабочих членов семьи на доставку корма важная роль принадлежит трофоллаксису и тактильным контактам. Этим обеспечивается простейшая форма мобилизации потенциальных сборщиков корма. Их активизации способствует повышенная локомоторная активность фуражиров. Упорядоченность их движений происходит в процессе совершенствования системы трофической мобилизации. Целенаправленность и стереотипность движений, связанных с местоположением обнаруженного источника корма, позволяет использовать их для передачи информации о координатах цели полета. Но мобилизуемые особи медоносной и индийской пчел не могут пользоваться этими движениями сигнальщиц непосредственно, так как визуальная связь в их жилищах невозможна. Колебательные (маятникообразные) движения

брюшком благодаря статическому заряду, возникающему на теле, обеспечивают возможность локализации сигнальщицы. Это, а также звук, генерируемый сигнальщицей, позволяют мобилизуемым пчелам определить направление ее сигнального движения в то время, когда она машет брюшком. Находясь на вертикальной поверхности, пчелы определяют направление к цели, сопоставляя положение своего тела по отношению к сигнальщице и вектору гравитационной силы.

Запах корма способствует повышению надежности оповещения о координатах источника пищи у видов, пользующихся активными средствами трофической мобилизации. Но пахучие вещества используются только в тех случаях, когда они ассоциируются с кормом. Поэтому пчелы, ранее не посещавшие ароматизированные источники корма, не мобилизуются их запахом. Способность покровов тела адсорбировать пахучие вещества может дезориентировать мобилизуемых пчел. Это происходит в течение некоторого времени, когда вновь обнаруженный сигнальщицами источник корма не ароматизирован или имеет слабый запах.

Внутригнездовая акустическая сигнализация у пчел основана на использовании в качестве линий связи воздуха или опорного субстрата, что зависит в основном от способа генерации звука. Если звуковой аппарат контактирует с субстратом или акустические колебания возникают при воздействии на него, то связь осуществляется через субстрат. Сигналы, генерация которых не сопряжена с непосредственным воздействием на опорную поверхность, передаются через воздух. Наличие независимых рецепторов, избирательно реагирующих на колебания воздуха или опорного субстрата, обеспечивает возможность связи, минуя энергетические потери на переходы звука через различные акустические среды. Благодаря этому достигается высокая экономичность акустической связи.

В зависимости от информационной нагрузки акустические сигналы различаются по спектрально-временно́й структуре. Ряд сигналов имеет выраженную пульсирующую структуру. Однако характер пульсаций, по-видимому, не имеет существенного значения. Основная информационная роль принадлежит общей длительности сигнального цикла, детерминируемого функциональным состоянием насекомого. Акустическое поведение не связано с приобретением и передачей индивидуального опыта. Оно формируется в филогенезе вида в ходе отбора и интеграции безусловных рефлексов, выступая у различных экологических популяций в качестве этологического механизма изоляции.

Помехоустойчивость акустической связи достигается специфичностью спектрально-временно́й структуры сигналов, их многократным повторением и коррекцией частоты в зависимости от характера звуковых помех. Надежности акустических коммуника-

ций между матками, использующими в качестве линии связи опорный субстрат, способствует торможение двигательной активности пчел под действием звуковых сигналов, распространяющихся по сотам и стенкам жилища. Благодаря этому уменьшается интенсивность помех и повышается надежность локализации сближающихся маток.

Спектр звуков пчелиной семьи имеет четко выраженную дискретную структуру, частотное положение энергетических максимумов которого связано с физиологическим состоянием пчел. Спектральная упорядоченность указывает на стремление пчел к синхронизации частот генерируемого ими звука. Это способствует объединению членов семьи в единую взаимосвязанную биосистему.

Переселение и размножение пчелиных семей основано на реализации сложного инстинктивного комплекса, побуждаемого биотическими и абиотическими факторами. Чаще всего переселение побуждается состоянием жилища, не удовлетворяющего биологическим потребностям семьи. Причиной переселения могут служить также накопление инвазии и интенсивное воздействие со стороны вредителей. Любой из этих факторов может выступать в роли самостоятельной причины, стимулирующей пчел к переселению.

Инстинкт размножения основан на реализации безусловнорефлекторной программы переселения, включающей дополнительно репродукцию семьей маток. Репродукция маток побуждаеся нарушением гормонального гомеостаза семьи, что происходит из-за недостатка феромона, продуцируемого маткой, и снижения ее репродуктивной функции. Это приводит к изменению физиологического состояния пчел. В их теле накапливаются резервные питательные вещества, развиваются овариолы, что обеспечивает потенциальную возможность к овуляции. В результате доминирующая функция матки ослабляется. Ее подготовка к переселению с частью пчел выражается в уменьшении овариол. Вполне возможно, что этому способствуют феромоны рабочих особей, готовых к овуляции, а также выделения развивающихся маток.

При переселении гнездо покидают все члены семьи, способные к перелету. Если в покидаемом гнезде не остается развивающихся маток и(или) расплода младших возрастных групп, то оставшаяся в нем часть семьи обречена на гибель. Приверженность пчел к своему гнезду и наличие развивающихся маток или личинок рабочих пчел послужили основой для превращения инстинкта переселения в инстинкт размножения. Он приобрел неодинаковую выраженность у пчел разных экологических популяций, что можно рассматривать как адаптивную реакцию популяций вида на типичные условия среды. Инстинкт размножения стимулировало высокое давление естественного отбора в усло-

виях, побуждающих сильную конкуренцию и интенсивную элиминацию биотическими и абиотическими факторами среды. В противоположность этому при обитании в сбалансированных биоценозах с относительно невысокой конкуренцией инстинкт размножения менее выражен. В таких условиях виду целесообразнее поддерживать постоянную численность. К факторам, ограничивающим (сдерживающим) размножение семей, относится недостаток подходящих мест для гнездования.




УКАЗАТЕЛЬ ЛИТЕРАТУРЫ

Батлер К. Г. Семья медоносной пчелы и ее эволюция. – В кн.: Пчела и улей. – М.: Колос, 1969. – С. 45–79.

Батлер К. Дж. Мир медоносной пчелы. – М.: Колос, 1980. – С. 232.

Благовещенская Н. Н. Изучение диких пчелиных в природе и лаборатории. – Изд-во Ульяновского пединститута, 1983. – С. 80.

Бойтлер Р. Дальность полета пчел. – В кн.: Новое в пчеловодстве. – М.: Сельхозгиз, 1958. – С. 306–327.

Бочкарев Н. Г. Магнитное поле в космосе. – М.: Наука, 1985. – С. 30.

Вейткявичене Г. Б. Некоторые свойства нейронов дейтоцеребрума пчел на раздражение феромонами пчелиной матки. – В кн.: Химические сигналы животных. – М.: Наука, 1982. – С. 168–178.

Винников Я. А. Цитологические и молекулярные основы рецепции. – М.: Наука, 1971. – С. 372.

Гайдак М. Г. Жизнедеятельность медоносных пчел. – В кн.: Пчела и улей. – М.: Колос, 1969. – С. 80–148.

Грибакин Ф. Г. Ультраструктурная организация фоторецепторных клеток сложного глаза пчелы Apis mellifera//Журн. эвол. биохим. и физиол. – 1967. – Т. 3. – С. 66–73.

Грибакин Ф. Г. Механизмы фоторецепции насекомых. – Л.: Наука, 1981. – С. 214.

Губин А. Ф. Медоносные пчелы и опыление красного клевера. – М.: Сельхозгиз, 1947.

Гэри Н. Е. Поведение при спаривании у пчел – новейшие данные. – В кн.: XXII Межд. конгресс по пчеловодству, 1969. – Бухарест: Апимондия, 1971. – С. 115–117.

Данилевский А. С. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. – Изд-во ЛГУ, 1961. – С. 243.

Демирчоглян Г. Г., Нариманян В. А. Некоторые данные о чувствительности разных члеников антенны у насекомых. – В кн.: Хеморецепция насекомых: Материалы 2-го Всесоюзного симпозиума по хеморецепции насекомых. – Вильнюс, 1975. – С. 111–115.

Долгов Л. А. Особенности биологии шмелей, заселяющих искусственные гнезда. – В сб.: Насекомые-опылители сельскохозяйственных культур. – Новосибирск, 1982. – С. 83–86.

Дуо Д., Роже Б., Пень Ж. Сравнение при помощи радиоизотопного обмена кормом между пчелами (Apis mellifera ligustica S.) трех каст. – В сб.: 25-й Международный конгресс по пчеловодству. – Гренобль: Апимондия, 1975. – С. 295–297.

Елизаров Ю. А. Хеморецепция насекомых. – М.: Изд-во МГУ, 1978. – С. 232.

Еськов Е. К. Звуковая компонента в «танцах» пчел разных рас//Пчеловодство. – 1968. – № 11. – С. 25.

Еськов Е. К. Звуковой аппарат пчел Apis mellifera L.//Биофизика. – 1969. – Т. 14. – № 1. – С. 158–166.

Еськов Е. К. К доказательству информационной роли звуковой компоненты мобилизационных «танцев» пчел//Журн. общей биологии. – 1969а. – Т. 30. – С. 317–323.

Еськов Е. К. Звуковой фон пчелиной семьи//Зоол. журн. – 1970. – Т 49. – № 2. – С. 241–248.

Еськов Е. К. Звуковая сигнализация медоносных пчел//Вестник НИИ пчеловодства. – Рязань, 1970а. – № 19. – С. 80.

Еськов Е. К. Сигналы «приема» и «отвергания» матки, используемые пчелами безматочных семей//Докл. ВАСХНИЛ. – 1971. – № 11. – С. 40–41.

Еськов Е. К. Структура звукового фона пчелиной семьи//Зоол. журн. – 1972. – Т. 51. – С. 1018–1024.

Еськов Е. К. К характеристике акустического сигнала дальности, используемого медоносными пчелами//Журн. общей биологии. – 1072а. – Т. 33. – С. 217–222.

Еськов Е. К. Коррекция пчелами акустического сигнала дальности под влиянием звуковых помех//Докл. АН СССР. – 1972б. – Т. 202. – № 1. – С. 211–213.

Еськов Е. К. Кодирование медоносными пчелами информации об удаленности цели полета//Пробл. передачи информации. – 1972в. – Т. 8. – № 2. – С. 83–89.

Еськов Е. К. Роль звука, передаваемого по воздуху и через субстрат, в коммуникациях общественных насекомых//Журн. общей биологии. – 1973. – Т. 34. – № 6. – С. 861–871.

Еськов Е. К. К доказательству существования у пчел механизма частотной дискриминации//Биофизика. – 1973а. – Т. 18. – № 1. – С. 111–115.

Еськов Е. К. К выявлению факторов, детерминирующих временную структуру сигнала дальности пчел//Бюлл. МОИП. – 1973б. – № 6. – С. 126–128.

Еськов Е. К. Звуковые сигналы пчел-«танцовщиц»//Пчеловодство. – 1973в. – № 3. – С. 13–16.

Еськов Е. К. Фонорецепторы медоносных пчел//Биофизика. – 1975. – Т. 22. – С. 646–651.

Еськов Е. К. Электрофизиологическое доказательство слуха у медоносных пчел//Зоол. журн. – 1975а. – Т. 54. – № 8. – С. 1264–1266.

Еськов Е. К. Специфичность динамической структуры спектров акустических сигналов связи общественных насекомых//Журн. общей биологии. – 1976. – Т. 37. – № 6. – С. 891–896.

Еськов Е. К. Связь микроклимата пчелиного жилища с физиологическим состоянием его обитателей и условиями внешней среды//Зоол. журн. – 1977. – Т. 56. – № 6. – С. 870–880.

Еськов Е. К. Акустическая сигнализация общественных насекомых. – М.: Наука, 1979. – С. 209.

Еськов Е. К. Поведение медоносных пчел. – М.: Колос, 1981. – С. 184.

Еськов Е. К. Пчелиные ароматы//Химия и жизнь. – 1982. – № 8. – С. 59 – 61.

Еськов Е. К. Терморежим шмелиного гнезда и механизм его регулирования. – В сб.: Насекомые-опылители сельскохозяйственных культур. – Новосибирск, 1982а. – С. 43–45.

Еськов Е. К. Этологические аномалии у пчел и ос, порождаемые действием электрических полей//Экология. – 1982б. – № 6. – С. 76–78.

Еськов Е. К. Использование низкочастотного электрического поля для стимуляции двигательной активности пчел//Докл. ВАСХНИЛ. – 1982в. – № 5. – С. 34–36.

Еськов Е. К. Микроклимат пчелиного жилища. – М.: Россельхозиздат, 1983. – С. 191.

Еськов Е. К. Температура максимального переохлаждения у медоносных пчел и ее филогенетическая специфичность//Изв. АН СССР, сер. биол. – 1984. – № 4. – С. 535–542.

Еськов Е. К., Муравьева М. С., Селиванова Т. В., Баранова Т. В. Микроструктура фонорецептора медоносной пчелы Apis mellifera L.//Докл. АН СССР. – 1986. – Т. 288. – № 1. – С. 239–242.

Еськов Е. К., Сапожников А. М. Генерация и восприятие электрических полей пчелами (Apis mellifera)// Зоол. журн. – 1974. – Т. 53. – № 5. – С. 800– 801.

Еськов Е. К., Сапожников А. М. Механизмы генерации и восприятия электрических полей медоносными пчелами//Биофизика. – 1976. – Т. 21. – № 6. – С. 1097–1102.

Еськов Е. К., Сапожников А. М. Об отношении пчел к электрическому полю//Известия АН СССР, сер. биол. – 1979. – № 3. – С. 395–400.

Еськов Е. К., Бабкина Н. Г. Возрастная и сезонная изменчивость температуры максимального переохлаждения содержимого различных частей тела медоносной пчелы//Изв. АН СССР, сер. биол. – 1990. – № 5. – С. 728–736.

Еськов Е. К., Бабкина Н. Г., Муравьева М. С. и др. Морфологические изменения у рабочих особей медоносной пчелы, порождаемые действием гипо- и гипертермии//Деп. в ВИНИТИ, 1989. – № 4357-В89. – С. 12.

Еськов Е. К., Бабкина Н. Г., Муравьева М. С. и др. Связь между устойчивостью медоносной пчелы к высокой температуре и морфофизиологическими изменениями ее средней кишки//Узбекский биол. журн. – 1989а. – № 4. – С. 22–24.

Еськов Е. К., Брагин Н. И. Этолого-физиологические аномалии у пчел, порождаемые действием электрических линий электропередачи//Журн. общей биол. – 1986. – Т. 67. – № 6. – С. 823–833.

Еськов Е. К., Брагин Н. И. Пчелы под ЛЭП//Пчеловодство. – 1986а. – № 2. – С. 9–10.

Еськов Е. К., Кострова Г. А. Отношение пчел к качеству углеводного корма//Деп. в ВИНИТИ, 1991. – С. 23.

Еськов Е. К., Миронов Г. А. Сравнительный анализ действия на пчел низкочастотного электрического поля и сопутствующих ему физических факторов. – Экология. – 1990. – № 6. – С. 81–84.

Еськов Е. К., Миронов Г. А. Факторы, детерминирующие отклонение волоска фонорецептора пчелы в низкочастотном электрическом поле//Биофизика. – 1990а. – Т. 35. – № 4. – С. 675–678.

Еськов Е. К., Миронов Г. А. Механизмы восприятия пчелой низкочастотных электрических полей//Зоол. журн. – 1990б. – Т. 69. – № 5. – С. 53–59.

Жеребкин М. В., Яковлева И. Н. О роевых пчелах//Пчеловод- ство. – 1970. – № 3. – С. 9–11.

Иванов В. П. Ультраструктурная организация хеморецепторных сенсилл антенн жука-плавунца Acillius sulcatus//Журн. эвол. Биохимии и физиологии. – 1966. – Т. 2. – № 3. – С. 464–472.

Императрис-Фонсека В. Л. О роении мелипон. – В сб.: XXV Межд. конгр. по пчеловодству. – Бухарест: Апимондия, 1975.

Калинский Я. Чем поет матка?//Русск. пчеловодный листок – 1890. – № 12. – С. 378–379.

Коптев В. С. Пчелы-трутовки и роение пчелиных семей//Пчеловод- ство. – 1957. – № 6. – С. 31–32.

Левенець І. П. Про умовні рефлекси вджіл на пісце разташування вулика//Вісник сільськогос. науки (Укр. акад. сільскогос. наук). – 1959. – № 7. – С. 83–85.

Левченко И. А. Значение ориентиров для пчел при возвращении в гнездо//Пчеловодство. – 1969. – № 11. – С. 33–35.

Левченко И. А. Передача информации о координатах источника корма у пчелы медоносной. – Киев: Наукова думка, 1976. – С. 252.

Левченко И. А., Шалимов И. И. Железа Насонова у пчел-сборщиц//Пчеловодство. – 1975. – № 9. – С. 26–27.

Лопатина Н. Г. Сигнальная деятельность в семье медоносной пчелы. – Л.: Наука, 1971. – 156 с.

Лопатина Н. Г., Пономаренко В. В. Расовая изменчивость сигнальной деятельности медоносной пчелы в связи с рядом физиологических признаков. – В сб.: XXIII Межд. конгресс по пчеловодству. – Бухарест: Апимондия, 1972. – С. 429–432.

Мазохин-Поршняков Г. А. Зрение насекомых. – М.: Наука, 1965. – С. 264.

Мазохин-Поршняков Г. А. Цветовое зрение медоносной пчелы (Apis mellifera L.) и проблема адаптивного значения окрасок цветков растений//Современные проблемы и функции нервной системы насекомых. – 1969. – Т. 53. – С. 222–237.

Мазохин-Поршняков Г. А., Граевская Е. Э. Узнаваемые насекомыми сочетания окрасок и сравнение этой способности у пчел и ос//Журн. общей биол. – 1966. – Т. 27. – С. 112–116.

Мазохин-Поршняков Г. А., Семенова С. А., Сердюкова И. Р. Загадки восприятия формы медоносной пчелой Apis mellifera L. (Hymenoptera, Apidae)//Энтомол. обозрение. – 1978. – Т. 57. – № 4. – С. 722–730.

Малышев С. И. Жизнь и инстинкты цератин (Hymenoptera Apidae)//Тр. Русск. энтомол. общ-ва. – 1913. – Т. 40. – № 8. – С. 1–58.

Малышев С. И. История жизни шмелиной общины//Пчеловодное дело. – 1928. – № 6. – С. 292–296.

Мясникова Е. Н. Объективное распознавание звуков речи. – М.: Энергия, 1967. – С. 148.

Назин С. Н. Продолжительность полета трутней. – В сб.: Селекция и репродукция районированных пород пчел. – Рыбное, 1987. – С. 178–185.

Нариманян В. А. К изучению обонятельной рецепции насекомых электрофизиологическим методом. – В кн.: Хеморецепция насекомых: Материалы I Всес. симп. по хеморецепции насекомых. – Вильнюс, 1971. – С. 117–125.

Павлович С. А. Магнитная восприимчивость организмов. – Минск: Наука и техника, 1985. – С. 110.

Пень Ж., Роже Б., Дуо П. Радиоизотопы и сезонная изменчивость обмена кормом у пчел. – В сб.: XXV Межд. конгресс по пчеловодству. – Бухарест: Апимондия, 1975. – С. 171.

Перепелова Л. Трутовки, червление, матки и роение//Опытная пасека. – 1928. – № 5–6. – С. 214–217.

Петров Е. М. Башкирская бортевая пчела. – Уфа, 1980. – С. 216.

Петров Е. М. Башкирская бортевая пчела. – Уфа, 1983. – С. 200.

Песенко Ю. А. Люцерновая пчела-листорез Megachile rotundata и ее разведение для опыления люцерны. – М.: Наука, 1982. – С. 136.

Пономарева Е. Г. Сравнительное изучение различных приемов привлечения пчел на опыление красного клевера. – В сб.: Опыление сельскохозяйственных растений пчелами. – М., 1960. – С. 295–305.

Попов В. В. Перепончатокрылые – Hymenoptera. – В кн.: Животный мир СССР. Лесная зона. – М.; Л., 1953. – Т. 4. – С. 317–328.

Радченко В. Г. Новый тип гнезда, обнаруженный у пчелы Metallinella atrocaerules (Hymenoptera Megahilidae)// Энтомол. обозрение. – 1978. – Т. 53. – № 3. – С. 515–519.

Радченко В. Г. Гнездование пчелы Nominoides muinutissmus (Rossi) (Hymenoptera, Halictidae)//Энтомол. обозрение. – 1979. – Т. 58. – № 4. – С. 762–765.

Райт Р. Х. Наука о запахах. – М.: Мир, 1966. – С. 224.

Расницин А. П. Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых. – М.: Наука, 1980. – С. 191.

Расницин А. П. Отряд Vcapidae. Перепончатокрылые. – В кн.: История развития класса насекомых. – М.: Наука, 1980а. – С. 122–126.

Риббэндс К. Р. О летной деятельности медоносных пчел. – В кн.: Новое в пчеловодстве. – М.: Сельхозгиз, 1958. – С. 135–164.

Розов С. А., Сахаров М. К. Как дрессировать пчел//Пчеловодство. – 1937. – № 2. – С. 18–21.

Руттнер Ф. Породы пчел Африки. – В сб.: XXV Межд. конгресс по пчеловодству. – Бухарест: Апимондия, 1976. – С. 330–349.

Свидерский В. Л. Нейрофизиология полета насекомых. – Л.: Наука, 1973. – С. 216.

Скиркявичюс А. В. Феромонная коммуникация насекомых. – Вильнюс: Мокслас, 1986. – С. 292.

Скиркявичюс А., Багдонас Ю. С., Рожинскас Б. Изучение влияния некоторых экзогенных факторов на взаимокормовую связь у рабочих медоносных пчел (Apis mellifera L.) с помощью корма, меченного ^{131}I//Хеморецепция насекомых. – 1975. – № 2. – С. 185–191.

Скиркявичюс А., Буда В. Распределение плакоидных сенсилл на антенне рабочей пчелы (Apis mellifera L.) и возможная его роль в ольфакторной ориентации//Хеморецепция насекомых. – 1975. – № 2. – С. 85–93.

Сингх С. Поведение медоносных пчел при сборе нектара и пыльцы. – В кн.: Новое в пчеловодстве. – М.: Сельхозгиз, 1958. – С. 242–306.

СитькоП. О., Сверчков А. Н., Кузьменко Н. В. Влияние ионизированного воздуха на оплодотворение яиц и жизнеспособность зародышей тутового шелкопряда//Электрон. обработка материалов. – 1971. – № 6. – С. 63–67.

Смарагдова Н. П. Использование рефлекторной деятельности пчел при опылении растений. – В сб.: Опыление красного клевера и пути клеверного семеноводства. – М.: Жизнь и знание, 1933. – С. 262–273.

Стрельников И. Д. Температура тела медоносной пчелы//Пчеловодство. – 1949. – № 10. – С. 21–24.

Татьянскайте Л. И. Некоторые особенности выделения полового феромона самками бабочек яблоневой плодожорки (Laspeyresia pomonella L.)//Хеморецепция насекомых. – 1979. – № 4. – С. 101–112.

Тыщенко В. П. Основы физиологии насекомых. Ч. 2. Физиология информационных систем. – Изд-во ЛГУ, 1977. – С. 303.

Тыщенко В. П. Физиология фотопериодизма насекомых. – Л.: Наука, 1977а. – С. 156.

Фабр Ж. А. Жизнь насекомых. – М.: Учпедгиз, 1963. – С. 459. Фейман Р., Лейтон Р., Сэндс М. Феймановские лекции по физике. – М.: Мир, 1966. – С. 207.

Францевич Л. И. Электрические реакции нейронов зрительного отдела мозга медоносной пчелы Apis mellifera L. – В кн.: Физиология и биохимия беспозвоночных. – Л.: Наука, 1968. – С. 105–110.

Францевич Л. И. Зрительный анализ пространства у насекомых. – Киев: Наукова думка, 1980. – С. 288.

Фриш К., Линдауэр М. Значение небесных и земных ориентиров для пчел. – В кн.: Новое в пчеловодстве. – М.: Сельхозгиз, 1958. – С. 198–226.

Фриш К. Из жизни пчел. – М.: Мир, 1966. – С. 200.
Фриш К. Из жизни пчел. – М.: Мир, 1980. – С. 216.
Цветков И. В помощь пчеловодам колхозов и совхозов. – Рязанское кн. изд-во, 1962. – С. 96.
Чернышев В. Б. Суточные ритмы активности насекомых. – Изд-во МГУ, 1984. – С. 216.
Чижевский А. Л. Влияние ионизации воздуха на моторную и половую деятельность животных. – В сб.: Труды практической лаб. по зоопсихологии. – М., 1928. – Вып. 1. – С. 42–47.
Adams J., Rothman E. D., Kerr W. E., et al. Estimation of the number of alleles and queen matings from diploid male frequencies in a population of Apis mellifera//J. Genet. – 1977. – V. 86. – P. 1–105.
Alber M. Früherkennung von Bienenkrankheiten. – Der Imkerfreund. – 1978. – Bd. 33. – № 8. – S. 252–254.
Alford D. V. The incipient etages of development of bumblebee colonies//Insectes sociaux. – 1970. – V. 17. – № 1. – P. 1–10.
Alford D. V. Egg laying by bumle bee queens at the beginning of colony development//Bee World. – 1971. – V. 52. – № 1. – P. 11–18.
Allen L. Do bees keep watch of the sun?//Gleanings bee Cult. – 1953. – V. 81. – № 5. – P. 303.
Allen M. D. The production of queen cups and queen cells in relation to the general development of honeybee colonies, and its connection with swarming and supersedure//J. Apicult. Res. – 1965. – V. 4. – № 3. – P. 121–141.
Altmann G., Warnke U. Einfluss unipolar geladener Luftionen auf die motorisce Altivität der Honigbienen//Apidologie. – 1971. – Bd. 2 – № 4. – S. 309–317.
Ambrose J. T., Morse R. A., Boch R. Queen discrimination by honey bee smars//Ann. Entomol. Soc. Amer. – 1979. – V. 72. – № 5. – P. 673–675.
Anderson A. M. Visual scanning in the honey bee//J. Comp. Physiol. – 1979. – V. A130. – № 2. – P. 173–182.
Anderson R. H. The laying worker in the Cape honeybee, Apis mellifera capensis//J. Apic. Res. – 1963. – V. 2. – № 2. – P. 85–92.
Anzenberger G. Ethological study of African corpenter bees of the genud Xylocopa (Hymenoptera, Anthophoridae)//Z. Tierpsychol. – 1977. – V. 44. – № 4. – P. 337–374.
Armbruster L. Uber Bienentöne, Bienensprache und BienengehTr//Arch. Bienenk. – 1922. – Bd. 4. – S. 221–259.

Arnold G. Mécanismes mis en oeuvre dans l'effet de groupe ches l'abeille//C. r. Acad. sci. – 1976. – V. D283. – № 12. – P. 1433–1435.

Arnold G. Les variations annuelles l'effet des isolУes//Insect. sociaux. – 1978. – V. 25. – № 1. – P. 39–51.

Arnold G. Quelques effets de l'isolement chez l'abeille//Rev. granc. Apic. – 1980. – V. 390. – P. 467–468.

Avitabille A., Kasinskas J. R. The drone population of natural honeybee swarms//J. Apicult. Res. – 1977. – V. 16. – № 3. – P. 145–149.

Avitabile A., Morse R. A., Boch R. Swarming honey bees guided by pheromones//Ann. Entomol. Soc. Amer. – 1975. – V. 68. – № 6. – P. 1079–1082.

Avitabile A., Stafstrom D. P., Donovan K. J. Natural nest sities of honeybee colonies in trees in Connecticut, USA//J. Apicult. Res. – 1978. – V. 17. – № 4. – P. 222–226.

Aytrym H. Uber zeitliches Auflösungvermögen im Insektenauge//Naturwissenschaften. – 1952. – Bd. 39. – S. 290–297.

Autrum H., Schneider W. Vergleichende Untersuchungen über den Erschütterungssinn der Insekten//Zeit. vergl. Rhusiol. – 1948. – Bd. 31. – № 1. – S. 77–78.

Autrum H., Stumpf H. Das Bienenauge als Analysator für polarisiertes Licht//Z. Natirforsch. – 1950. – Bd. 5. – S. 116–122.

Autrum H., Zwehl V. Zur spectral Empfindlichkeit einzelner Sehzellen der Drohne (Apis mellifica)//Z. vergl. Physiol. – 1962. – Bd. 46. – S. 8–12.

Autrum H., Zwehl V. Die spektrale Empfindlichkeit einzelner Sehzellen des Bienenauges//Z. vergl. Physiol. – 1964. – Bd. – 48. – S. 357–384.

Bachman W. W., Waller G. D. Honeybee reponses to sugar solutions of different compositions//J. Apicult. Res. – 1977. – V. 16. – № 4. – P. 165–169.

Bagdany F. J., Taber S. The significance of odor for bees orienting across a canyon//Apidologie. – V. 10. – № 1. – P. 55–62.

Bährmann R. Zur Evolution der Sozialstrukturen bei Bienen (Apoidea, Hymenoptera)//Biol. Rdsch. – 1972. – Bd. 10. – № 4. – S. 243–263.

Balkwill D. L., Maratea D., Blakemore R. P. Ultrastructure of a magnetotactic spirillum//J. Bacteriol. – 1980. – V. 141. – № 3. – P. 1399–1408.

Bartley C. The relation of temperature to the chirprate of male snow tree crickets, Oecanthus fultoni (Orthoptera: Gryllidae)//Ann. Entomol. Soc. Amer. – 1966. – V. 59. – P. 56–59.

Batler C. G. The significance of queen substance in cwarming and supersedure in honeybee (Apis mellifera L.) colonies//Proc. Roy. Entomol. Soc. London. – 1960. – V. A35. – № 7-9. – P. 129–132.

Batler C. G., Callkw R. K., Johnston N. C. The isolation and synthesis of queen substance, 9-oxodec-trans-2 enoic acid, a honeybee pheromone//Proc. Roy. Soc. – 1962. – V. B155. – № 960. – P. 417–432.

Batler C. G., Gibbons D. A. The inhibition of qieen rearing by feeding qneenless worker honeybees (A. mellifera) with an extract of «queensubstance»//J. Insect. Physiol. – 1958. – V. 2. – № 1. – P. 61–64.

Batler C. G., Simpson J. The source of the queen substance of the honey-bee (Apis mellifera L.)//Proc. Roy. Entomol. Soc. London. – 1958. – V. A33. – № 7–9. – P. 120–122.

Batra S. W. T. Behavior of the alkali bee, Nomia melanderi, within the nest (Hymenoptera: Halictidae)//Ann. Entomol. Soc. Amer. – 1970. – V. 63. – № 2. – P. 400–406.

Batra S. W. T. Nest of the solitary bee, Anthophora antiope, in Punjab, India//J. Kans. Entomol. Soc. – 1980. – V. 53. – № 1. – P. 112–114.

Becker L. Untersuchugrn über das Heimfinevermögen der Bienen//Zeit. vergl., Physiol. – 1958. – Bd. 41. – № 1. – S. 1–25.

Beckmann H.-E., Chaplain R. A. Effects of fructose-1,6-diphosphate administration on learning efficiency and time sense of the nohey bee, Apis mellifica carnica//Brain Res. – 1976. – V. 144. – № 3. – P. 461–470.

Beling I. Uber das Zeitgedächtnis der Bienen//Zeit. vergl. Physiol. – 1929. – Bd. 9. – S. 259–338.

Bell W. J. Factors controlling initiation of vitellk-genesis in a primitively social bee, Lasioglossum zephyrum (Hymenoptera: Halictidae)//Insect. Sociaux. – 1973. – V. 20. – № 3. – P. 253–260.

Beier W., Lindauer M. Der Sonnenstand als Zeitgeber für die Biene//Apidologie. – 1970. – Bd. 1. – № 1. – S. 5–28.

Bergström G., Svensson B. G., Appelgren M. et al. Complexity of bumble bee matking pheromones: biochemical ecological and systematical interpretation. – Systematics Association Special. Biosystematical of Social Insects (Ed. P.

S. Howse, J.-L. Glement)//Acad. Press, London, N.-Y. – 1981. – V. 19. – P. 175–183.

Berland L., Berland F. Ordre des Hymenoperes dans Grasse//Traité de zoologie. – 1951. – V. 10. – P. 771–1276.

Bernard G., Wehner R. Intracllular opticsl physiology of the bee's eye. I. Spektral sensitivity//J. Comp. Physiol. – 1980. – V. A137. – № 3. – P. 193–203.

Berry I. Supering and Swarm control//N. Z. Agriculture. – 1978. – V. 137. – № 11. – P. 66–68.

Boch R. Rassenmässige Unterschiede bei den Tänzen der Honigbiene (Apis mellifica L.)//Zeit. vergl. Physiol. – 1957. – Bd. 40. – S. 289–320.

Boch R., Lensky Y. Pheromonal control of queen rearing in honeybee colonies//J. Apicult. Res. – 1926. – V. 15. – № 2. – P. 52–62.

Boch R., Morse R. A. Individual recognition of queens by honey bee swarms//Ann. Entomol. Soc.Amer. – 1979. – V. 72. – № 1. – P. 51–53.

Boch R., Shearer D. A. Production of geraniol by honey bees of various ages//J. Ins. Physiol. – V. 9. – № 4. – P. 431–434.

Boch R., Ahearer D. A. Alarm in the beehive// Amer. Bee J. – 1965. – V. 105. – P. 206.

Boch R., Ahearer D. A. Fatty acids in the heads of worker honeybee of various ages//J. Apicult. Res. – 1982. – V. 21. – № 2. – P. 122–125.

Bonelli B. Osservazioni etoecologiche sugli Imenotteri aculeati dell 'Etiopia. VII. Xylocopa (Mesotrichia) combusta Smith (Hymenoptera-Anthophridae)//Boll. Ist. entomol. Univ. studi Bologna. – 1977. – V. 33. – P. 1–31.

Breed M. D., Gamboa G. J. Control of worker activites by queen behavior in a primitively eusocial bee. – 1977. – V. 195. – № 4279. – P. 694–696.

Brian A. D. Brood development in Bombus arorum//Entomol. Month. Magazine. – 1951. – V. 87. – P. 207–212.

Brian A. D. Division of labour and foraging in Bombus agrorum Fabricius//J. Anim. Ecol. – 1952. – V. 21. – P. 223–240.

Burgett D., Morse R. The time of natural Swarming in honeybees//Ann. Entomol. Soc. Amer. – 1974. – V. 67. – № 4. – P. 719–720.

Butani D. K. An Apis dorsata colony in New Delhi//Indian Bee J. – 1950. – № 12. – P. 115.

Butler C. G. Pheromones of queen honeybees//Rep. Pothamsted Exp. Sta. – 1969. – Part 1. – 1970. – P. 256.

Caron D. M. Swarm emergence date and cluster location

in honey bees//Amer. Bee J. – 1979. – V. 119. – № 1. – P. 24–25.

Caron D. M. Congestion, seasonal cycle and queen rearing as the relate to Swarming in Apis mellifera L.//Ann. Entomol. Soc. Amer. – 1981. – V. 74. – № 1. – P. 134–137.

Caron D., Greve C. Destruction of queen cells placed in queenright Apis Mellifera colonies//Ann. Entomol. Soc. Amer. – 1979. – V. 72. – № 3. – P. 405–407.

Collins A. Effect of age theresponse to alarm pheromones by caged honey bees//Ann. Entomol. Soc. Amer. – 1980. – V. 73. – № 3. – P. 307–309.

Collins A. M., Rothenbuhler W. C. Laboratory test of the response to alarm chemical, isopentyl acetate, by Apis mellifera//Ann. Entomol. Soc. Amer. – 1978. – V. 71. – № 6. – P. 906–909.

Cooper P. D., Schaffer W. M., Buchmann S. L. Temperature regulation of honey bees (Apis mellifera) foraging in the sonoran desert//J. Exp. Biol. – 1985. – V. 114. – № 1. – P. 1–15.

Costa L. A. M. Ultra-Structura do ciclo secretor das Glandulas mandibulares de operarias de Apis mellifera L. (Hymenoptera, Apidae)//Rev. Brasil. – 1981. – V. 41. – № 2. – P. 307–316.

Crewe R. M., Hastings H. Production of pheromones by workers of Apis mellifera adonsoni//J. Apicult. Res. – 1976. – V. 15. – № 3–4. – P. 149–154.

Dade H. A. The flight of the honeybee//Bee World. – 1962. – V. 43. – № 1. – P. 12–20.

Dade H. A. Anatomy and dissection of the honey-bee London, 1962a.

Darchen R. Sur la biologie de Trigona (Apotrigona) nebulata komiensis Cock//I. Biol. gabon. – 1969. – V.5. – № 3. – P. 151–187.

Darchen R. Trigona (Axestotrigona) oyani Darchen (Apidae, Trigoninae), une nouvelle espéce d'abeille africaine//Description du nid inclus dans une fourmiliére, Biologia Gabinica. – 1971. – V. 7. – № 4. – P. 407–421.

Darchen R. Ethologie comparative de léconomie des matériaux de construction chez divers apides sociaux//Rev. Comp. Anim. – 1972. – V. 6. – № 3. – P. 201–206.

Datchen R. Essai d'interprétation du déterminisme castes chez les trigones et les melipones//C. r. Acad. sci. – 1973. – D. 276. – № 4. – P. 607–609.

Darchen R., Darchen-Delage B. Nouvells expériences concernant le determinisme des castes cher les

Mélipones (Hyménopteres apides)//C. r. Acad. sci. – 1974. – V. D278. – № 7. – P. 907–910.

Darchen R., Delage-Darchen B. Contribution à l'étude d'une abeille du Mexique Melipona beechii B. (Hymenoptére: Apidae)//Apidologie. – 1975. – V. 6. – № 4. – P. 295–339.

Dhaliwal H., Sharma P. Foragina range of the Indian honeybee//J. Apic. Res. – 1974. – V. 13. – № 2. – P. 137–141.

Diets A., Anderson L. M. Fractografic studies of the honey bee pore plate organ by scandning election microscopy. – Proc. 31 st Ann. Meet. Electron Micros. Soc. Amer., New Orleans, La, 1973. Baton Rouge. – 1973. – P. 514-515.

Dostal B. Riechfähigkeit und Zalf der Riechsinneselemente bei der Honigbiene//Zeit. vergl. Physiol. – 1958. – Bd. 41. – № 2. – S. 179–203.

Dutton R., Simpson J. Producing honey wiht Apis florea in Oman//Bee world. – 1977. – V. 58. – № 2. – P. 71–76.

Elbert R. Honey bee foraging behavior: responses to queens, larvae, and extracts of larvae. – Ann. Entimol. Soc. Amer. – 1970. – V. 63. – № 6. – P. 1689–1694.

Eickwort G. C. Biology of European Mason bee Hoplitis antbocopoides (Hymenoptera: Megachilidae), in Hew York State//Search Agricult. Entomol. (Ithaca). – 1973. – V. 3. – № 2. – P. 1–30.

Eickwort G. C., Eickwort K. R. Aspects of the biology of Costa Rican Pelictine bees V. Augochlorella edentata (Hymenoptera: Halictidae)//J. Kans. Entomol. Soc. – 1973. – V. 46. – № 1. – P. 3–16.

Eisen J. S., Youssef N. N. Fine structural aspects of the developing compound eye of the honey bee Apis mellifera L.//J. Ultrastruct. Res. – 1980. – V. 71. – № 1. – P. 79–94.

Erber J. The dynamic of learning in the honey bee (Apis mellifera carnica) I. The time dependence of the choice reaction//J. Comp. Physiol. – 1975. – V. A99. – № 3. – P. 231–242.

Esch H. Analyse der Schwänzelphase im Tanz der Bienen//Naturwissenschaften. – 1956. – Bd. 43. – S. 207.

Esch H. Uber die Körpertemperatiren und den Wärmehaushalt von Apis mellifica//Zeit. vergl. Phusiol. – 1960. – Bd. 43. – S. 305–335.

Esch H. Uber die Schallerzeugung beim Werbetanz der Honigbiene//Zeit. vergl. Physiol. – 1961. – Bd. 45. – S. 1–11.

Esch H. Uber den Zusammenhang zwischen Temperatur, Actionspotentialen und Thorazbewegungen bei der Honigbiene (Apis mellifica L.)//Zeit. vergl. Physiol. – 1964. – Bd. 48. – S. 547–551.

Esch H. Beiträge zum Problem der Entfernungsweisung in den Schwänzeltanzen der Honigbiene//Zeit. vergl. Physiol. – 1964a. – Bd. 48. – S. 534–546.

Esch H. Die Bedeutung der Lauterzeugung für die Verständigung der stachellosen Bienen//Zeit. vergl. Physiol. – 1967. – Bd. 56. – S. 199–220.

Eech H. Body temperature and flight performance of honey bees in a servo-mechanically controlled wind tunnel//J. Comp. Physiol. – 1976. – V. A109. – № 3. – P. 265–277.

Esch G., Bastian J. A. How do newly recruted honey-bees approach a food site?//Zeit. vergl. Physiol. – 1970. – V. 68. – P. 175–181.

Esch H., Esch I., Kerr W. E. Sound: an element common to communication of stingless bees to the honeybee//Science. – 1965. – V. 149. – P. 320–321.

Eskov E. K. Akustische Organe bei sozialen Insekten. – Wissensch. Zeit. pädagogischen Hochschule «Dr. Theodor Neubauer». – Erfurt-Mülehausen. – 1986. – Heft 2. – S. 59–69.

Esslen J., Kaissling K. E. Zahl und Verteilung antennaler Sensillen bei der Honigbiene (Apis mellifera L.). – Zoomorphologie. – 1976. – Bd. 83. – S. 227–251.

Fell R. D., Ambrose J. T., Burtgett D. M. et al. The seasonal cycle of swarming in honeybees//J. Apicult. Res. – 1977. – V. 16. – № 4. – P. 170–173.

Ferguson A. W., Free J. B. Queen pheromone transfer within honeybee colonies//Physiol. Entomol. – 1980. – V. 5. – № 4. – P. 359–366.

Frankel R. B., Blakemore R. P., Wolfe R. Navigational compass in magnetic bacteria//J. Magn. Mater. – 1980. – V. 15–18. – P. 1562–1564.

Free J. B. The stimuli releasing the stinging response of honeybees//Animal Behav. – 1961. – V. 9. – № 3–4. – P. 193–196.

Free J. B. Effect of flomer shapes and nectar guides on the behaviour of foraging honeybees//Behaviour. – 1970. – V. 37. – № 3–4. – P. 269–285.

Free J. B., Williams I. H. The role of the Nassonov glangs pheromone in grop communication by hineybees (Apis mellifera L.)//Behaviour. – 1972. – V. 41. – № 4. – P. 314–318.

Frings H., Frings M. The loci of contact chemo-

receptors in insects. A review with new evidence//Amer. Midl. Nat. – 1949. – V. 41. – P. 602–658.

Frings H., Frings M. The effects of temperature of chirprate of male cone-headed grasshoppers, Neoconocephalus ensiger//J. Exp. Zool. – 1957. – V. 134. – P. 411–425.

Frisch B. Die Bewertung von Helligkeiten durch Ocellen und Komplexaigen bei phototakitschen Reaktionen der Honigbiene (Apis mellifera carnica)//Zool. Jahrb. Abt. allg. Zool. und Physiol. Tiere. – 1986. – Bd. 90. – № 1. – S. 101–114.

Frisch K. von. Uber den Geschmackssinn der Biene. Ein Beitrag zur vergleichenden Physiologie des Geschmacks//Zeit. vergl. Physiol. – 1934. – Bd. 21. – S. 1–156.

Frisch K. von. Versuche über die Lenkung des Bienenfluges durch Duftstoffe//Naturwissenschaften. – 1943. – Bd. 31. – S. 445–460.

Frisch K. von. Die Sonne als Kompa, im Leben der Bienen//Experimentia. – 1950. – Bd. 6. – S. 210–221.

Frisch K. von. Sprechende Tanze im Bienenvolk. Verlag der Bayerschen Acad. – Wissenschaften. München. – 1955. – S. 27.

Frisch K. von. Tanzsprache und Orientirung der Bienen. – Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New-York. – 1965. – S. 578.

Frisch K. von., Lindauer M. Himmel und Frode in Konkurrenz bei der Orientirung der Bienen//Naturwissenschaften. – 1954. – Bd. 41. – S. 245–253.

Frisch K. von., Lindauer M. Uber die Fluggeschwindigkeit der Bienen und uber ihre Richtungsweisung bei Seitenwind//Naturwissenschaften. – 1955. – Bd. 42. – № 13. – S. 377–385.

Frisch K. V., Lindauer M. Uber die «Missweisung» bei den richtungsweisenden Tänzen der Bienen//Naturwissenschaften. – 1961. – Bd. 48. – S. 585–594.

Frisch K. v., Rösch G. A. Neue Versuche über die Bedeutung von Duftorgan und Pollenduft für die Verständigung im Bienenvolk//Zeit. vergl. Physiol. – 1926. – Bd. 4. – S. 1–21.

Fuchs S., Koeniger N. Schallerzeugung im Dienst der Verteidigung der Beienenvolkes (Apis cerana Fabr.)//Apidologie. – 1974. – Bd. 5. – S. 271–278.

Garofalo C. A. Onthe bionomics of Bombus (Fervidobombus) Morio (Swederus). I. Cell construction and oviposition behavior of the queen (Hymenoptera, Apidae)//Rev. brasil. biol. – 1978. – V. 38. – № 1. – P. 227–236.

Garofalo C. A. Bionomics of Bombus (Fevidobombus) morio. 2. Body size, lenght of live of workers//J. Apicult. Res. – 1978a. – V. 17. – № 3. – P. 130–136.

Gary N. E. Observations of mating behaviour in the honeybee//J. Apic. Res. – 1963. – V. 2. – P. 1–13.

Gerber H. S., Klostermeyer S. C. Faktors affecing the sex ratio and nesting behavior of the sifalfa leafcutter bee. Waschington: Agric. Exper., Station. (Techn. Bull.73), 1972. – P. 11.

Goldsmith T. H. The visual system of honey bee//Proc. Nat. Acad. Sci. USA. – 1958. – V. 44. – P. 123–126.

Goldsmith T. H. The nature of the retinal action and the spectral sensitivities of ultraviolet and green receptor systems of the compound eye of the worker honeybee//J. Gen. Physiol. – 1960. – V. 43. – P. 775–799.

Goldsmith T. H. Fine structure of the retinulae in the compound eye of the honey-bee. – J. Cell. Biol. – 1962. – V. 14. – P. 489–494.

Goldsmith T., Ruck Ph. The spektral sensitivities of the dorsal ocelli of cockroaches and honey bees//J. Gen. Physiol. – 1958. – V. 41. – P. 1171–1185.

Gooding S. Recent research on bees and beekeeping//J. Roy. Soc. Arts. – 1951. – V. 99. – P. 597–616.

Gould J. L. Honey bee recruitment the dance-lan-guage controversy//Science. – 1975. – V. 189. – № 4204. – P. 685–693.

Gould J. L., Kirschvink J. L., Deffeyes K. S. Bees have magnetic remanence//Science. – 1978. – V. 201. – № 4360. – P. 1026–1028.

Gromisz M. Gaty i nasilenie rojek w pasiekach// Pszczelarstwo. – 1976. – V. 27. – № 12. – P. 2–4.

Grossman K. E. Belohnungsverzögerung beim Erlernen einer Farbe an einer künstlichen Futterstellt durch Honigbienen//Z. Tierpsychol. – 1971. – Bd. 29. – № 1. – S. 28–41.

Grozdanic S. Bioloska ispitivanya na pcelama (Apoidea) – Osmia rufohirta Latr.//Глас. Природ. Муселја Београду. – 1969. – V. 24. – С. 63–71.

Grozdanic S. Biologische Untersuchungen an den Bienen. – Halictus sajoi (blüthgen) – (Apoidea, Hymenoptera)//Глас. Природ. – Myseja Београду. – 1971a. – V. 26. – S. 151–157.

Guy R. G., Goodman L. J., Mobbs P. G. Visual interneurons in the bee brain: synaptic organisation and transmission by graded potentials//J. Comp. Physiol. – 1979. – V. A134. – № 3. – P. 253–264.

Halberstadt C. I. Uber die Proteine der Hypopharynxynxdruse der Bienenarbeiterin. II. Electrophoretische Untersuchung der Sekretproteine bei Schwarmbienen und Arbeiterinen aus brutschwachen Völkern//Ann. Abeille. – 1967. – Bd. 10. – № 2. – S. 119–132.

Hansson A. Bidrottningarnas manamde och ondra biljud//Bitidningen. – 1959. – Bd. 58. – S. 212–214.

Heine E. Beeinflussen luftelektrische Faktoren-insbesondere Ionen. Konzentrationswechsel der Luft-Periodizitätserscheinungen im Häuten der Blattläuse?//Zeit. angew. Entomol. – 1962. – Bd. 50. – № 2. – S. 222–232.

Heinrich B. Thermoregulation of African European honeybees during foraging, attack, and hive exits and returns//J. Exp. Biol. – 1979. – V. 80. – P. 217–229.

Heinrich B. Keeping a cool head: honeybee thermoregulation//Science. – 1979a. – V. 205. – № 4412. – P. 1269–1271.

Heran H. Wahrnehmung und Regelung der Flugeigeschwindigkeit bei Apis mellifica L.//Zeit. vergl. Physiol. – 1959. – Bd. 42. – S. 103–163.

Hertel H. Cromatic propertiers of identified interneurons in the optic lobes of the bee//J. Comp. Physiol. – 1980. – V. A137. – № 3. – P. 215–231.

Hertel H., Ventura D. Spectral sensitivity of photoreceptors in the compound eye of stingless tropical bees//J. Insect. Physiol. – 1985. – V. 31. – № 12. – P. 931–935.

Hertz M. Die Organisation des optischen Feldes bei der Biene. I.//Zeit. vergl. Physiol. – 1929. – Bd. 8. – S. 693–748.

Hoffman C., Langer H. Die spektrale Augenempfindlichkeit der Mutante «chalky» von Calliphora erythrocephala//Naturwissenschaften. – 1961. – Bd. 48. – S. 605.

Honk C. G. J. van, Velhuis H. H. W., Röseler P.-F. et al. The mandibular glands of Bombus

terrestris queens as a source of queen pheromones//Entomol. exp. et appl. – 1980. – V. 28. – № 2. – P. 191–198.

Horridge G. A., Meinertzhagen J. A. The exact, neural projection of the visual fields upon the first and second ganglia of the insect eye//Z. vergl. Physiol. – 1970. – Bd. 60. – S. 369–378.

Houston T. E. Discovery of on apparent male soldier caste in a nest of a halictine bee (Hymenoptera: Halictidae), with notes on the nest//Austral J. Zool. – 1970. – V. 18. – P. 345–351.

Houston T. E. Nesting biology of three allodapine bees in the subgenus Exoneurella Michener (Hymenoptera: Anthophoridae)//Trans. Roy. Soc. S. Austral. – 1977. – V. 101. – № 2–4. – P. 99–113.

Ihering R. Biologie der stachellosen Honigbienen Brasiliens//Zool. Jahrb. Abt. System. – 1903. – Bd. 19. – S. 179–287.

Ihering R. Biologische Beobachtungen an brasilianischen Bombus-Nestern//Allgem. Zs. Entomol. – 1903a. – Bd. 8. – S. 447–453.

Imms A. D. Textbook of entomology. – London. – 1935.

Imperatriz-Fonseca V. L. Studies on Paratrigona subnuda (Moure) (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). I. Members of the colony//Rev. brasil. Entomol. – 1976. – V. 20. – № 2. – P. 101–112.

Jacobs-Jessen Una F. Zur Orientierung der Hummeln und einiger anderer Hymenopteren//Zeit. vergl. Physiol. – 1959. – Bd. 4. – S. 597–641.

Janzen D. H. The ecological significance of an arboreal nest of Bombus pullatus in Costa Rica//J. Kans. Entomol. Soc. – 1971. – V. 44. – № 2. – P. 210–216.

Jay S. C. Sun position as a possible factor in the disorientation of honey bees (Apis mellifera) (Hymenoptera: Apidae)//Canad. Entomol. – 1971. – V. 103. – № 8. – P. 1111–1114.

Jay S. C., Harris L. Loss and drifting of honeybees from hives moved outside after indoor wintering. 1. Effect of various environmental factors//J. Apicult. Res. – 1979. – V. 18. – № 1. – P. 52–56.

Kaiser F. Riesenhonigbiene im Flugkäfig besucht// Allg. Dt. Imker.-Ztg. – 1976. – Bd. 10. – № 3. – S. 93–97.

Kaissling K. S., Renner M. Antennale Rezeptoren für Queensubstance und Sterzelduft bei der Honigbiene//Zeit. vergl. Physiol. – 1968. – Bd. 59. – S. 357–361.

Kapil R. P., Dhaliwal J. S. Defence of nest by

the female of Xylocopa fenestrata Fab. (Xylocopinae, Hymenoptera)//Insectes sociaux. – 1968. – V. 15. – P. 419–422.

Katayama E. Egg-laying habits and brood development in Bombus hypocrita (Hymenoptera, Apidae). I. Egg-laying habits of queens and workers//Jap. J. Entomol. – 1974. – V. 42. – № 4. – P. 416–438.

Kerr W. E. Sex determination in bees. III. Caste determination and genetic control in Melipona//Insect. sociaux. – 1974 (1975). – V. 21. – № 4. – P. 357–367.

Kerr W. E., Krause W. Contribuicao para o couhecimento da bionomia dos Meliponi Facundacao de rainha em Melipona quadrifasciata//Zep. Dusenia. – 1960. – V. 1. – P. 275–282.

Kerr W. E., Sakagami S. F., Zucchi R. et al. Observacões sobre a arquitetura dos ninhos e comportamento de algumas espécies de abelhas sem ferrao das vizinhancas de Manaus, Amazonas (Hymenoptera, Apoidea). – Atlas do simp. sobre a Biota Amasonica, Conselho Nacional de Pesquisas, Rio de Janerio, 5 (Zool.). – 1967. – P. 255–303.

Kiechе H. Die soziale Regulation der Wassersammeltätigkeit im Bienenstaat und deren physiologische Grundlage//Zeit. vergl. Physiol. – 1961. – Bd. 45. – S. 154–192.

Kieniger N. Die Arten der Honigbiene//Allg. Dt. Imker-Ztg. – 1976. – Bd. 10. – № 3. – S. 89, 91–92.

Koeniger N., Fuchs S. Kommunikative Schallerzeugung von Apis cerana Fabr. im Bienenvolk//Naturwissenschaften. – 1972. – Bd. 59. – S. 169.

Koeniger N., Fuchs S. Zur Kolonieverteidigung der asiatischen Honigbienen//Zeit. Tierphysiol. – 1975. – Bd. 7. – S. 99–106.

Knaffl H. Uber die Flugweite und Entfernungsmeldung der Bienen//Zeit. Bienenforschung. – 1953. – Bd. 2. – № 4. – S. 131–140.

Knerer G. Biologie und Sozialverhalten von Bienenarten der Gattung Halictus Latreille (Hymenoptera; Halictidae)//Zool. Jahrb. Abt. Syst. Okol. und Geogr. Tiere. – 1980. – Bd. 107. – № 4. – S. 511–536.

Knerer G., Schwarz M. Halictine social evolution: the Australian enigma//Science. – 1976. – V. 194. – № 4263. – P. 445–448.

Knerer G., Schwarz M. Beobachtungen an australkischen Furchenbienen (Hymenoptera: Halictinae)//Zool. Anz. – 1978. – Bd. 200. – № 5–6. – S. 321–333.

Kresak M. Co podmienuje dlzku vciel//Vcelar. – 1977. – V. 51. – № 6. – P. 124–125.

Kubišová S., Haslbachová H. Effect of larval extracts on development of ovaries in caged worker honey bee//Acta entomol. bohemosl. – 1978. – V. 75. – № 1. – P. 9–14.

Kuwabara M., Jakeda K., Сейри Сэймой.//Physiol. and Ecol. – 1956. – V. 7. – № 1. – P. 1–6.

Labhart T. Specialized photoreceptors at the dorsal rim of the honeybees compound eye: polarizational and angular sensitivity//J. Comp. Physiol. – 1980. – V. A141. – № 1. – P. 19–30.

Lacher V. Electrophysiologische Untersuchungen an einzelnen Receptoren für Geruch, Kohlendioxyd, Luftfeuchtigkeit und Temperatur auf Antennen der Arbeitsbiene und der Drohne//Zeit. vergl. Physiol. – 1964. – Bd. 48. – № 6. – S. 587–623.

Lacher V. Verhaltensreaktionen der Biebebarbeiterin bei Dressur auf Kohlendioxid//Zeit. vergl. Physiol. – 1967. – Bd. 54. – S. 75–84.

Landois H. Die Ton- und Stimmapparate der Insekten in anatomisch-physiologischer und akustischer Beziehung//Z. Wiss. Zool. – 1867. – Bd. 17. – S. 107–186.

Leanardo A. M. C. Developmental cycle of the mandibular glands of Apis mellifera workers. 2. Effects of queenlessness//J. Apicult. Res. – 1985. – V. 24. – № 2. – P. 76–79.

Lehner M., Wehner R., Srinivasan M. Visual scanning behavior in honeybees//J. Comp. Physiol. – 1985. – V. A157. – № 4. – P. 405–415.

Lemasson N. D. Estudos bionomicos am colonias de Meliponinae (Hymenopera, Apoidea)//Bol. zool. – 1977. – № 2. – P. 7–106.

Lensky Y., Slabezki Y. The inhibiting effect of the queen bee (Apis mellifera L.) foot-print pheromone on the construction of swarming queen cups//J. Insect. Physiol. – 1981. – V. 27. – № 5. – P. 313–323.

Leppik E. E. The struggle of bees//Gl. Bee Cult. – 1954. – V. 82. – № 11. – P. 662–663.

Lin N., Michener C. D. Evolution of sociality in insects//Quart. Rev. Biol. – 1972. – V. 47. – № 2. – P. 131–159.

Lindauer M. Ein Beitrag zur Frage der Arbeisteilung im Bienenstaat//Zeit. vergl. Physiol. – 1952. – Bd. 34. – S. 299–345.

Lindauer M. Uber die Verständigung bei indischen Bienen//Zeit. vergl. Physiol. – 1956. – Bd. 38. – № 6. – S. 521–557.

Lindauer M. Communication among social bees. – Cambridge, Mass: Harvard Univ. Press. – 1961. – P. 143.

Lindauer M. The functional significance of the honeybee waggle dance//Amer. Natur. – 1971. – V. 105. – № 942. – P. 89–96.

Lindauer M. Die Orientierung der Bienen als Lernprozess//Imkerfreund. – 1975. – Bd. 30. – № 1. – S. 20–22.

Lindauer M., Kerr W. E. Die gegenseitige Verständigung bei den stachelosen Bienen//Zeit. vergl. Physiol. – 1958. – Bd. 41. – S. 405–434.

Lindauer M., Kerr W. E. Communication between the workers of stinglees bees//Bee World. – 1960. – V. 41. – P. 29–41, 65–71.

Lindauer M., Martin H. Uber die Orintierung der Biene im Duftfeld//Naturwissenschaften. – 1963. – Bd. 50. – S. 509–514.

Lindauer M., Martin H. Die Schwereorientierung der Bienen unter dem Einflu des Erdmagnetfeldes//Zeit. vergl. Physiol. – 1968. – Bd. 60. – S. 219–243.

Little H. F. Reaction of the honeybee, Apis mellifera L., to artificial sounds and vibrations of known frequencies//Ann. Entomol. Soc. Amer. – 1962. – V. 55. – P. 82–89.

Loh W., Heran H. Wie gut können Bienen Sachorose, Glucose, Fructose und Sorbit Flugstoffwechsel verwrten// Zeit. vergl. Physiol. – 1970. – Bd. 67. – № 4. – S. 436–452.

Maciel A. C. M. L. Notes sur la biologie d'Heriades truncorum L. (Hymenoptera Megachilidae)//Apidologie. – 1976. – V. 7. – № 2. – P. 169–187.

Maciel A. C. M. L. Fluctuations de populations naturelles chez les gunres Chelostoma te Heriades (Hymenoptera Megachilidae)//Apidologie. – 1976. – V. 7. – P. 189–195.

Maciel A. C. M. L. Sur l'origine des résines empéoyées par Heriades truncorum L. (Hymenoptera Megachilidae) pour la construction de ses nids//Apidologie. – 1977. – V. 8. – № 2. – P. 101–109.

Maeta Y. Tohoku nogyo schikenjo kenеyu hokoku//Bull. Tohoku Nat. Agr. Exp. Stat. – 1979. – № 61. – P. 59–68.

Manning A. The effect of honey-guides//Behaviour – 1956. – V. 5. – P. 114–130.

Manning A. Some aspects of the foraging behaviour-bumblegees//Behaviour. – 1956. – V. 9. – P. 164–203.

Martin H. Zur Nahorientierung der Biene im Duftfeld,

zugleich ein Nachweis für die Osmotropotaxis bei Insekten// Zeit. vergl. Physiol. – 1964. – Bd. 48. – S. 481–533.

Martin H. Leistungen des topochemischen Sinnes bei der Honigbiene//Zeit. vergl. Physiol. – 1965. – V. 50. – S. 254–292.

Maszynska J. Troche o trutniach//Pszczelarstwo. – 1979. – V. 30. – № 7. – P. 5–6.

Mayer D. F., Jahansen C. A. Biological observations on Anthophora urbana Cresson (Hymenoptera: Anthophoridae)//Pan-Pacif. Entomol. – 1976. – V. 52. – № 2. – P. 120–125.

Mc Indo N. E. The auditory sense of the honeybee//J. comp. Neurol. – 1922. – V. 34. – P. 173–199.

Menzel R., Erber J., Masuhr I. Learning and memory in the honeybee. – Exp. Anal. Insect. Behaviour. – Berlin. – 1974. – P. 195–217.

Menzel R. Verhaltensuntersuchungen zum Farbesehen der Biene nahe der Perzeptionsschwelle//Verh. Dtsch. Zool. Ges. – 1980. – Bd. 80. – S. 357.

Menzel R. Achromatic vision in the honeybee at low light intensities//J. Comp. Physiol. – 1981. – V. A141. – № 3. – P. 389–393.

Michener C. D. Notes on the habits some Panamanian stingless bees//J. N. Y. Entomol. Soc. – 1946. – V. 54. – P. 179–197.

Michener C. D. Direct food transferring behaviour in bee//J. Kans. Entomol. Soc. – 1972. – V. 45. – № 3. – P. 373–376.

Michener C. D. The social behaviour of the bees. – Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts, – 1974. – P. 404.

Michener C. D. Nests of paranthidium jagatorium in association with Mellitoma taurea (Hymenoptera: Megachilidae and Anthophoridae)//J. Kans. Entomol. Soc. – 1975. – V. 48. – № 2. – P. 194–200.

Michener C. D., Amir M. The seasonal cycle and habitat of a tropical bumble-bee//Pacif. Insects, – 1977. – V. 17. – № 2 3. – P. 237–240.

Michener C. D., Brothers D. J. Were workers of eusocial Hymenoptera initially altruistic or oppressed?//Proc. Nat. Acad. Sci. USA. – 1974. – V. 71. – № 3. – P. 671–674.

Milkjevic B. D., Filipovic-Moskovjivic V. Grappeneffekt bei Honigbienen. II. Eierstockentwicklung bei Arbeitsbienen im Kleinvolk//Bull. Acad. serbe.sci. – 1959. – Bd. 25. – № 7. – S. 131–138.

Mohamed M. I. Notes on the biology of Anthophora speciosa Fr. (Hym., Anthophoridae)//Z. angew. Entomol. – 1973. – V. 74. – № 2. – P. 152–157.

Moore D., Rankin M. Circadian locomotor Rhythms in individual hineybees//Physiol. Entomol. – 1985. – V. 10. – № 2. – P. 191–197.

Morse R. A. Swam orientation in honeybees//Science. – 1963. – V. 141. – № 3578. – P. 357– 358.

Morse R. A., Laigo F. M. Apis dorsata in the Philippines//Philippine Assoc. Entomol., Ins. – 1969. – № 1. – P. 96.

Musbynska J. Porównanie pszczół z poju i macierzaka//Pszczel. zesz. nauk, Pulawy. – 1976. – № 20. – P. 191–201.

Muszynska J. Charakteystyka rodzin pszczelich wchodzacych w nastrój rojowj i wydajacych roje//Pazczelarstwo. – 1980. – V. 31. – № 5. – P. 4–5.

Nachtigall W., Widmann R., Renner M. Uber den «ortsfesten» freien Flug von in einem Saugkanal//Apidologie. – 1971. – Bd. 2. – № 3. – S. 271–282.

Naka K., Eguchi E. Spike potentials from the insect photoreceptor//J. Gen. Physiol. – 1962. – V. 45. – P. 633–680.

Nedel J. O. Morphologie und Physiologie der Mandibeldrüse einiger Bienearten (Apidae)//Z. Morph. Okol. Tiere. – 1960. – Bd. 49. – S. 139–183.

Neuhaus W., Wohlgemuth R. Uber das Fächeln der Bienen und dessen Verhältnis zum Fliegen//Zeit. vergl. Physiol. – 1960. – Bd. 43. – S. 615–641.

New D. A. I. Effects of small zenith distances of the sun on the comunication of honeybees//J. Insect. Physiol. – 1961. – V. 6. – № 3. – P. 196–208.

New D. A. I., Burrowes F. R., Edgar A. J. Honeybee communication when the sun is close to the zenith//Nature (Engl.). – 1961. – V. 169. – № 4759. – P. 155–156.

Neymeyr C. Similtaneoua color contrast in the honeybee//J. Comp. Physiol. – 1980. – V. 139. – № 3. – P. 165–176.

Nixon H. L., Ribbands C. R. Food transmission within the honeybee community//Proc. Roy. Soc. B. – 1952. – V. 140. – № 898. – P. 43.

Norden B., Batra S. W. T., Fales H. M. et al. Anthophora bees: glycerides from maternal Dufour's

glands serve as larval food and cell lining//Science. – 1980. – V. 207. – № 4435. – P. 1095–1097.

Ohtani T., Kamada T. «Worker piping»: the piping sounds produced by laying and guarding worker honeybees//J. Apicult. Res. – 1980. – V. 19. – № 3. – P. 154–163.

Oldrich H. Jak se chovaji veely na cesne//Veelarstvi. – 1970. – V. 23. – № 10. – S. 218–219.

Onions G. W. South African «Fertile – Worker Bees»//Agric. J. Univ. S. Afr. – 1912. – № 3. – P. 720–728.

Owen R. E., Rodd F. H., Flowright R. C. Sex ratios in bumble bee colonies: complications due to orphaning?//Behav. Ecol. and Sociobiol. – 1980. – V. 7. – № 4. – P. 287–291.

Pain J. Absence du pouvoir d'inhibition de la phérormone I sur le développement ovarien des jeunes ouvriéres d'abeilles//C. R. Acad. Sci. – 1961. – V. 252. – № 15. – P. 2316–2317.

Pain J. et al. Sur l'existence d'un cycle annuel de la production de pheromone (acide ceto-9 decene-2 oiquo) chez les reines d'abeilles (Apis mellifica legustica Spinolo)//C. R. Acad. Sci. Ser. D. – 1972. – V. 275. – № 21. – P. 2399–2402.

Pain J., Roger B., Theuzkauff J. Mise en Yvidence d'un cycle saisonnier de la teneur en acides ceto-9 et hydroxy-9 decene-2 oique des tetes de reines virges d'abeilles//Apidologie. – 1974. – V. 5. – № 4. – P. 319–335.

Pain J., Ruttner F. Les extraits de glandes mandibulaires des reines d'abeilles attirent les males, lors du vol nuptial//C. R. Acad, Sci. – 1963. – V. 256. – P. 512–515.

Park O. W. Time and labour factors involved in gathering pollen and nectar//Amer. Bee J. – 1922. – V. 62. – P. 254–255.

Park W. Flight studies of the honey bee//Amer. Bee J. – 1923. – V. 63. – P. 71.

Pickett J. A., Williams I. H., Martin A. P. et al. Nasonov pheromone of the honey bee, Apis mellifera L. (Hymenoptera: Apidae). Part I. Chemical characterization//J. Chem. Scol. – 1980. – V. 6. – № 2. – P. 425–434.

Puovrean A. Sur le déterminisme des castes chez les bourdons (Hymenoptera, Apoidea, Bombus Latr.)//Ann. zool. ecol. anim. – 1971. – V. 3. – № 4. – P. 501–507.

Pringle J. W. S. Insect song//Endeavour. – 1956. – V. 13. – P. 68–72.

Raw A. The biology of the solitary bee Osmia rufa (L) (Mefachilidae)//Trans. Roy. Entomol. Soc. London. – 1972. – V. 124. – № 3. – P. 213–229.

Ribbands C. R. The foraging of individual honey-bee//J. Anim. Ecol. – 1949. – V. 18. – P. 47–66.

Ribbands C. R. The defence of the honeybee community//Proc. Roy. Soc. – 1954. – V. B142. – № 909. – P. 514–524.

Ribbands C. R. Communication between honey-been, 1. The response of cropattrached bees to the scent of their crop//Proc. Roy. Entomol. Soc. London. – 1954a. – V. A29. – P. 141–144.

Ribbands C. R. The scent language of honey-bees//Discovery. – 1955. – V. 16. – P. 22–23, 25–26.

Ribbands C. R. What can honey-bee smell? Austral. Beekeeper. – 1956. – V. 57. – P. 245–247.

Ribi W. New asrects of polarized detection in the bee in view of nontwisting rhabdomeric structures//J. Comp. Physiol. – 1980. – V. A137. – P. 281–285.

Ribi W. The first optic ganglion of the bee. IV. Synaptic fine structure and connectiviti patterns of receptor cell axons and first order intercurones//Cell. and Tissue Res. – 1981. – V. 215. – № 3. – P. 443–464.

Richards K. W. Biology of Bombus polaris Curtis and B. hyperboreus Schonherr at lake hazen, Northwest territoties (Hymenoptera: Tombini)//Quaest. entomol. – 1973. – V. 9. – P. 115–157.

Richards K. W. Ovarian development of queen and worker bumble bees (Hymenoptera: Apidae) in sonthern Albertra//Can. Entomol. – 1977. – V. 109. – № 1. – P. 109–116.

Renner M. Ein Transozeanversuch zum Zeitsinn der Honigbiene//Naturwissenschaften. – 1955. – Bd. 42. – № 19. – S. 540–541.

Renner M. Neue Versuche über den Zeitsinn der Honigbiene//Zeit. vergl. Physiol. – 1957. – Bd. 40. – S. 85–118.

Renner M. Die «Uhr» der Bienen. I. Erste Beobachtungen und Versuche//Umschau. – 1957a. – Bd. 57. – № 14. – S. 423–425.

Renner M. Uber ein weiters Versetzungsexperiment zur Analyse des Zeitsinnes und der Sonulnoricutierung der Honigbiene//Zeit. vergl. Physiol. – 1959. – Bd. 42. – S. 449–483.

Renner M. Zeitsinn und astronomesche Orientierung der Honigbiene//Naturwiss. Rundschau. – 1961. – Bd. 14. – № 8. – S. 296–305.

Renner M., Baumann M. Uber Komplexe von sube-

pidermalen Drüsenzellen (Duftdüsen?) der Bienenkönigin//Naturwissenschaften. – 1964. – Bd. 51. – S. 68–69.

Renner M., Veirling G. Die Rolle des Taschendrüsenpheromons beim Hochzeitflug der Bienenkönigen//Behav. Scol. Sociobiol. – 1977. – Bd. 2. – S. 329–338.

Riddiford L. M. Antennal proteins of saturniid moths – their possible role in olfaction//J. Ins. Physiol. – 1970. – V. 16. – P. 653–660.

Roepke W. Beobachtungen an ondischen Honigbienen, insbesondere an Apis dorsata F.//Mededeelingen van de Landbouwhoogeschool te Wagningen (Nederland). – 1930. – Bd. 34. – S. 1–28.

Roger B., Douaul P., Pain J. Etude des transferts de nourriture au coure des saisons chez les mates d'Abeilles (Apis mellifica ligustica S.) an moyen d'un radio-isotope (^{198}Au). Comparaison entre les trois costes//C. R. Acad. Sci. – 1978. – V. D286. – № 15. – P. 1149–1152.

Rooley A. C., Michener C. D. Observations on nests of stingless honey-bees in Natal (Hymenoptera: Apidae)//J. Entomol. Soc. South. Afr. – 1969. – V. 32. – P. 423–430.

Rose R., Menzel R. Luminance dependence of pigment color discrimination in bees//J. Comp. Physiol. – 1981. – V. A141. – № 3. – P. 379–388.

Röseler P. - F. Die Anzahl der Steprmien im Receptaculum seminis von Hummelköniginnen (Hym., Apoidea, Bombinae)//Apidologie. – 1973. – Bd. 4. – № 3. – S. 267–274.

Röseler P. - F., Röseler I., Honk C. G. J. van. Evidence for inhibition of carpora allata activity in workers of Bombus terrestris by a pheromone from the queen's mandibilar glands//Experientia. – 1981. – V. 37. – № 4. – P. 348–351.

Röseler P. - F., Röseler I. Studies on the regulation of the juvenile hormone titre in bumblebee workers. Bombus terrestris//J. Insect. Physiol. – 1978. – V. 24. – № 10. – P. 707–713.

Rosen J. G., Jr, Meginley K. J. Biology of the bee genus Conanthalictus (Halictidae, Dufoureinae)// Amer. Mus. Novit. – 1976. – № 2602. – P. 6.

Rust R. W. Notes on the biology of North American species of Panurginus (Hymenoptera: Andrenidae)//Pan-Pacif. Entomol. – 1976. – V. 52. – № 2. – P. 159–166.

Ruttner F. The problem of the cape bee (Apis mellifera capensis Excholtz): parthenogenesis-size of populati-

on-evolution//Apidologie. – 1977. – V. 8. – № 3. – P. 281–294.

Ruttner F. Thelytoke Ersatz-königinnen bei der Honegbiene//Insect. sociaux. – 1977a. – V. 24. – № 3. – P. 268–269.

Ruttner F., Kaissling K.-E. Uber die interspezifische Wirkung des Sexuallockstoffes von Apis mellifera und Apis cerana//Zeit. vergl. Physiol. – 1968. – Bd. 59. – S. 362–370.

Ruttner F., Koeniger N., Veith H. J. Queen substance bei eierlegenden Arbeiterinnen der Honigbiene (Apis mellifera L.)//Naturwissenschaften. – 1976. – Bd. 63. – № 9. – S. 434.

Ruttner F., Ruttner H. Untersuchungen über die Flugaktivität und das Paarungsverhalten der Drohnen// Zeit. Bienenforschung. – 1965. – Bd. 8. – № 5. – S. 1–8.

Ruttner F., Ruttner H. Untersuchungen über die Flugaktivität und das Paarungsverhalten der Drohnen// Apidologie. – 1972. – Bd. 3. – № 3. – S. 203–232.

Sacagami S. F. Ethological peculiarities of the primitive social bees, Allodape Lepeltier and allied genera//Insect. sociaux. – 1960. – V. 7. – P. 231–249.

Sakagami S. F. Specific differences in the bionomic characters of bumblebees. A comparative review in the bionomic characters of bumblebees. A comparative review//J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI. – 1976. – V. 20. – № 3. – P. 390–447.

Sakagami S. F., Maeta Y. Some presumbly presocialhabits of japanese Geratina bees, with notes on various types in Hymenoptera//Insect. sociaux. – 1977. – V. 24. – № 4. – P. 319–343.

Sakagami S. F., Zucchi R. Winterverhalten einer neotropischen Hummel, Bombus atratus, innerhalb des Beobachtungs-kastens. Ein Beitrag zur Biologie der Hummeln//J.Fac. Sci Hokkado. Univ. Zool. – 1965. – Bd. 6. – S. 712–762.

Scheloske H.-W. Untersuchungen über das Vorkommen, die Biologie und den Nestbau der Seidenbiene Colletes daviesanus Sm.//Zool. Jahrb. – 1974. – Abt. 3. – Bd. 101. – № 2. – S. 153–172.

Schneider P., Kloft W. Beobachtungen zum Gruppenverteidigungsverhalten der Ostlichen Honigbiene Apis cerana Fabr.//Zeit. Tierphychol. – 1971. – Bd. 29. – S. 337–342.

Schneider D., Steinbrecht R. A. Checklist of insect olfactory sensilla. – In.: Invertebrate re-

ceptors. Simp. Zool. Soc. Lond., 1968. – V. 23. – P. 279–297.

Scholze E., Pichler H., Heran N. Zur Entfernungsschätzung der Bienen nach dem Kraftaufwand//Naturwissenschaften. – 1964. – Bd. 51. – S. 69–70.

Schulz-Langner E. Uber das Vorkommen hoher Körpertemperaturen bei der Honigbiene mit entwicklungshemmender Wirkung auf den Parasiten Nosema Apis (Zander)//Zeit. Bienenforsch. – 1958. – Bd. 4. – № 4. – S. 67–87.

Schricker B. Die Orientierung der Honigbiene in der Dänmerung Zugleich eun Beitrag zur Frage der Ocellenfunktion bei Bienen//Zeit. vergl. Physiol. – 1965. – Bd. 49. – № 5. – S. 420–458.

Schwarz R. Uber die Riechschärfe der Honigbiene// Zeit. vergl. Physiol. – 1955. – Bd. 37. – № 3. – S. 180–210.

Schwarzkopf J. Neue Versuche über den Zeitsinn der Honigbiene//Naturwiss. Rundschau. – 1958. – Bd. 11. – № 5. – S. 185–186.

Seeley T. Queen substance dispersal by Messenger workers in honeybee colonies//Behav. Fcol. and Sociobiol. – 1979. – V. 5. – № 4. – P. 391–415.

Seeley T. D., Fell R. D. Quenn substance production in honey bee (Apis mellifera) colonies preparing to swarm (Hymenoptera: Apoidae)//J. Kans. Entomol. Soc. – 1981. – V. 54. – № 1. – P. 192–196.

Seeley T., Morse R. The nest of the honey bee (Apis mellifera L.)//Insectes sociaux. – 1976. – V. 23. – № 4. – P. 495–512.

Seeley T. D., Morse R. A. Nest site selection by the honey bee, Apis mellifera//Insectes sociaux. – 1978. – V. 25. – № 4. – P. 323–337.

Seild R. Die Sehaelder und Ommatidien-Divergenzwinkel der drei Kasten der Honigbiene (Apis mellifera)//Verh. Dtsch. Zool. Ges. – 1980. – Bd. 80. – S. 367.

Chearer D. A., Boch R., Morse R. A., Laigo F. M. Occurrence of 9-oxodec-trans-2-enoic acid in queens of Apis dorsata, and Apis mellifera//J. Insect Physiol. – 1970. – V. 16. – P. 1437.–1441.

Shiokawa M., Michener C. D. Observations on the neste of Braunsapis sauteriella (Cockerell) (Hymenoptera, Apoidae) in Taiwan//Jap. J. Entomol. – 1977. – V. 45. – № 1. – P. 84–86.

Sidlof F. Zc života trubcú//Včelažstvi. – 1966. – V. 19. – № 4. – P. 54–55.

Simpson J. Observations on colonies of honeybbes subjected to treaments designed to induce swarming//Proc.

Roy. Entomol. Soc. London. – 1953. – V. A32. – № 10–12. – P. 185–192.

Simpson J. The incidence of swarming among colonies of honeybees in England//J. Agric. Sci. – 1957. – V. 49. – № 4. – P. 387–393.

Simpson J. The mechanism of honey bee queen piping//Zeit. vergl. Physiol. – 1964. – V. 48. – P. 277–282.

Singh S. Behavior studies of honeybees in gathering nectar and pollen//Cornell. Univ. Agric. exp. Station Ithaca Mem. – 1950. – № 288.

Singh S. Bee keeping in India. Indian Council of Agricult. – Research Publ., New Delhi, 1962. – P. 214.

Slifer E. H., Sekhon S. S. Fine structure of the sense organs on the antennal flagellum of the honey-bee (Apis mellifera L.)//J. Morphol. – 1961. – V. 109. – P. 351–381.

Sommeijer M. J., Beuvens F. T., Verbeek H. J.Distribution of labour among workers of Melipona favosa F.: construction and provisioning of brood cells. Insectes Sociaux. – 1982. – V. 29. – № 2. – P. 222–237.

Snodgrass R. E. Anatomy and physiology of the honey-bee. – N.-Y., 1925. – P. 327.

Snodgrass R. E. Anatomy of the honey bee. – N.-Y., 1956.

Spitzner M. J. E. Ausführliche Beschreibung der Korbbienenzucht im sächsischen Churkreise//Leipzig; Jonius Cited Bayer Bienenztg. – 1788. – Bd. 42. – S. 139–168.

Stange G., Diesendorf M. The response of the honeybee antennae CO_2 – receptors to N_2O and Xe//J. Comp. Physiol. – 1973. – V. 86. – № 2. – P. 139–158.

Stechе W. Gibt es «Dialekte» der Bienensprache? – Diss. Naturwiss. Fak. Univ. München. – 1954.

Sterhen W. P., Bohart G. E., Torchio P. S. The biology and extermal morphology of bees. With a synopsis of the genera of Northwestern America. Corvallis: Oregon State Univ., 1969. – P. 140.

Stephen W. P., Torchio P. E. Biological notes on the leafcutting bee, Megachile (Eutricharaea) rotundata (Fabricius) (Hymenoptera: Megachilidae)//Pan-Pacific Entomol. – 1961. – V. 37. – № 2. – P. 85–93.

Strinivasan M., Lehrer M. Temporal resolution of colour vision in the honeybee//J. Comp. Physiol. – 1985. – V. A157. – № 5. – P. 579–586.

Taber S. Bee behavior//Amer. Bee J. – 1980. – V. 120. – № 4. – P. 264–266.

Thurm U. Ableitung der Rezeptorpotentiale und Nervenimpulse einzelner Cuticula-Sensillen bei Insekten//Z. Naturforsch. – 1962. – Bd. 17B. – S. 285–286.

Thurm U. Die Beziehungen zwischen mechanischen Reizgrössen und stationären Erregungszuständen bei Borstenfeld – Sensillen von Bienen//Zeit. vergl.Physiol. – 1963. – Bd. 46. – S. 351–382.

Torchio P. F., Topedio V. J. Sex ratio, body size and seasonality in a solitary bee, Osmia linaria propinqua Cresson (Hymenoptera: Megachilidae)//Evolution (USA). – 1980. – V. 34. – № 5. – P. 993–1003.

Tsuneki K. Bionomics of some species of Megachile, Dasypoda, Colletes and Bombus (Hym.: Apoidae)//Etizenia. – 1970. – № 48. – P. 20.

Vareschi E. Duftunterscheidung bei der Honigbiene-Einzelzell-Ableitungen und Verhaltensreaktionen//Zeit. vergl. Physiol. – 1971. – Bd. 75. – № 2. – S. 143–173.

Velthuis H. H. W., Clement J., Morse R. A. et al. The ovaries of Apis dorsata workers and queens form the Philippins//J. Apic. Res. – 1971. – V. 10. – № 2. – P. 63–66.

Velthuis H. H. W. Observations on the transmission of queen//Behaviour. –1972. – V. 41. – № 1–2. – P. 105–129.

Velthuis H. H. W., Verheijen F. J., Cottenbos A. J. Laying worker honey bee: similrities to the queen//Nature (Engl.). – 1965. – V. 207. – № 5003. – P. 1314.

Vinson S. V., Frankie G. W. Nest of Centris aethyctera (Hymenoptera: Apoidae: Anthophoridae) in the dry forest of Costa Rica//J. Kans. Entomol. Soc. – 1977. – V. 50. – № 2. – P. 301–311.

Vuillaume M. La rétention mnémonique chez Apis mellifica//Ann. Inst. nat. agron. – 1959. – V. c-bis 2. – № 2. – P. 159–170.

Wafa A. K., Rashad S., Moustafa M. A. On the nesting habits of Andrena ovatula (K) in Egypt. (Hym., Apoidae)//Dtsch. entomol. Z. – 1972. – V. 19. – № 465. – P. 303–306.

Waller G. et al. Abioassy for determining honey bee responses to flower volatiles//Environm. Entomol. – 1973. – V. 2. – № 2. – P. 255–259.

Warnke U., Paul R. Bienen unter Hochspannung// Umschau. – 1975. – № 13. – S. 415–416.

Watmough R. H. Biology and behaviour of Caprenter bees in Southern Africa//J. Entomol. Soc. South. Afr. – 1974. – V. 37. – № 2. – P. 261 281.

Wehner R., Flatt T. Visual fixation in freely flying bees//Z. Naturforsch. – 1977. – V. 32c. – № 5–6. – P. 464–471.

Wehner E., Lindauer M. Zur Physiologie des Formensebens bei der Honigbiene. T. Winkelunterscheidung an vertikal orientierter Streifenmustern//Zeit. vergl. Physiol.– –1966. – Bd. 52. – S. 290–324.

Wenner A. M. Sound production during the waggle dance of the honey-bee//Anim. Behav. – 1962. – V. 10. – P. 79–95.

Wenner A. M. Communication with queen honey-bees by substrate sound//Science. – 1962a. – V. 138. – P. 446–447.

Wenner A. M. Sound communication in honey-bees//Sci. Amer. – 1964. – V. 210. – P. 116–124.

Wenner A. M., Johnson D. L. A relationchip between conditioning and communication in honey-bees//Anim. Behav. – 1966. – V. 14. – P. 261–265.

Wenner A. M., Wells P. H., Rohlt F. J. An analysis of the wagle danse and recruitment in honey bees//Physiol. Zool. – 1967. – V. 40. – P. 317–344.

Werner G. Tanze und Zeitempfinden der Honigbiene in Abhängigkeit vom Stoffwechsel//Zeit. vergl. Physiol. – 1954. – Bd. 36. – № 5. – S. 464–487.

Wille A., Michener C. D. The nest architectire of atingless bees with special reference to those of Costa Rica (Hymenoptera: Apidae)//Rev. Biol. Tropical. Univer. Costa Rica. – 1973. – V. 21. – № 1. – P. 279.

Wille A., Orozco E. The life cycle and behavior of the social bee Lasioglossum (Dialictus) umbripenne (Hymenoptera: Halictidae)//Rev. biol. trop. Univ. Costa Rica. – 1960. – V. 17. – № 2. – P. 199–245.

Wittekindt W. Beitrag zur Analyse der Werbetanzformen der Honigbienen//Naturwissenschaften. – 1960. – Bd. 47. – S. 550–551.

Witterkindt W. Das Durchwinden, eine Tanz- und Alarmierungsform der Honigbiene//Bienen Zucht. – 1966. – Bd. 19. – № 1. – S. 14–24.
37. – P. 185–195, 216–220.

Woods E. F. The queen been siren//New. Sci. – 1963. – V. 18. – P. 501–503.

Woyke J. Natural and artifical insemianation of queen honey bees. – Pszelnicze Zeszyty Nankowe. – 1960. – V. 4. – P. 183–275.

Woyke J. Brood-rearing efficiency and obsconding in Indian honeybees//J. Apicult. Res. – 1976. – V. 15. – № 3–4. – P. 133–143.

Woyke J. Cannibalism and brood-rearing efficiency in the honeybees//J. Apicult. Res. 1977. – V. 16. – № 2. – P. 84–94.

Woyke J. Evidance and action of canniballism substance in Apis cerana indica//J. Apic. Res. – 1980. – V. 19. – № 1. – P. 6–16.

Yokohari F. The sensillum capitultm an antennal, hygro – and termorecepteve sensillum of the cockroach Periplaneta americana L.//Cell. Tissue Res. – 1981. – V. 210. – P. 525–543.

Yokohari F. The coelocapitular sensillum, an antennal hygro – and termoreceptive sensillum of the honey bee, Apis mellifera L.//Cell. Tissue Res. – 1983. – V. 233. – № 2. – P. 255–265.

Yorke E. D. Sensitivity of pigeons to small magnetic fiekd variations//J. Theor. Biol. – 1981. – V. 89. – № 3. – P. 533–537.

Zander E. Bericht über die Tätigkeit der Landesanstalt f. Bienenzucht Erlangen//Erlanger Jahrbuch f. Bienenkunde. – 1923. – Bв. 1. – S. 145–152.

Zucchi R., Sakagami S. F., Camargo J. M. F. Biological observations on a neotropical parasocial bee, Eulkma nigrita with a review on the biology of Euglossinae (Hymenoptera: Apidae). A comparative study//J. Fac. Sci. Hoickaido Univ. – 1969. – Ser. 6. – V. 17. – № 2. – P. 271–380.

Научное издание

Еськов Евгений Константинович

ЭТОЛОГИЯ МЕДОНОСНОЙ ПЧЕЛЫ

Зав. редакцией *Е. В. Мухортова*
Художник *Ю. Ф. Бычков*
Художественный редактор *Б. К. Дормидонтов*
Технический редактор *В. А. Зорина*
Корректор *Т. С. Гусарова*

ИБ № 6032

Сдано в набор 05.11.91. г. Подписано к печати 21.08.92. г. Формат $60\times88^{1}/_{16}$. Бумага кн.-журн. Гарнитура литературная. Печать офсетная. Усл. печ. л. 20,58. Усл. кр.-отт. 20,58. Уч.-изд. л. 22,54. Изд. № 511. Тираж 3 000 экз. Заказ № 1315. «С» № 203.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Колос», 107807, ГСП-6, Москва, Б-78, ул. Садовая-Спасская, 18.

Московская типография № 11 Министерства печати и массовой информации Российской Федерации. 113 105, Москва, Нагатинская ул., д. 1.