



Ф. А. ЛАВРЕХИН, С. В. ПАНКОВА

Биология медоносной пчелы



УЧЕБНИКИ И УЧЕБНЫЕ ПОСОБИЯ ДЛЯ СРЕДНИХ
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ УЧЕБНЫХ ЗАВЕДЕНИЙ

Ф. А. ЛАВРЕХИН, С. В. ПАНКОВА

Биология медоносной пчелы



*В 1971 г. на XXIII Международном
конгрессе по пчеловодству
книга удостоена
Серебряной медали*

*ИЗДАНИЕ ТРЕТЬЕ,
ПЕРЕРАБОТАННОЕ
И ДОПОЛНЕННОЕ*

*Допущено Главным управлением высшего и
среднего сельскохозяйственного образования
Министерства сельского хозяйства СССР в ка-
честве учебного пособия для учащихся средних
сельскохозяйственных учебных заведений по
специальности 1517 «Пчеловодство»*

МОСКВА «КОЛОС» 1983



Рецензенты: член-корреспондент Академии наук СССР доктор биологических наук профессор *Л. В. Крушинский* и доктор биологических наук профессор *Г. А. Аветисян*.

Лаврехин Ф. А., Панкова С. В.

Л 13 Биология медоносной пчелы. — 3-е изд., перераб. и доп. — М.: Колос, 1983. — 303 с., ил., 4 л. ил. — (Учебники и учеб. пособия для сред. с.-х. учеб. заведений).

В третьем издании книги (второе под названием «Биология пчелиной семьи» вышло в 1975 г.) освещаются морфология и анатомия медоносной пчелы, ее положение в систематике, структура пчелиного гнезда, полиморфизм, размножение, поведение пчел-работниц и годичный цикл развития пчелиной семьи. Настоящее издание по сравнению с предыдущим включает современные научные данные о медоносной пчеле. В книге содержится материал для лабораторно-практических занятий.

Л $\frac{3804020700-139}{035(01)-83}$ 228—83

ББК 46.91-2
638.1

© Издательство «Колос», 1975
© Издательство «Колос», 1983, с изменениями

В ряду учебных предметов «Биология медоносной пчелы» занимает особое положение. Общеизвестно, что важнейшим прогрессивным этапам в истории пчеловодства предшествовали крупные научные открытия в биологии медоносной пчелы. В частности, с открытием партеногенетического (девственного) развития трутней у медоносной пчелы выявились новые возможности для селекционной работы в пчеловодстве. Изучение закономерностей развития маток, трутней, пчел-работниц, вскрытие фактов сходства на ранних стадиях личиночного развития маток и пчел-работниц, выявление возможности изменения хода развития личинки пчелы-работницы в направлении развития матки оказались надежным средством для разработки метода искусственного вывода маток, без которого в настоящее время немыслимо рациональное пчеловодство. Ознакомление с устройством естественного пчелиного гнезда и его построек послужило основой для изобретения рамочного улья и воины, знаменовавшего огромный переворот в пчеловодстве.

Из этого следует, что только на основе прочных знаний биологии медоносной пчелы можно рассчитывать на успешное овладение техникой пчеловодства.

В настоящем учебном пособии излагаются вопросы, посвященные внешнему и внутреннему строению маток, трутней, пчел-работниц, постройкам пчелиного гнезда, размножению и развитию медоносной пчелы, полиморфизму (многоформенности), систематике, поведению и изменениям в жизнедеятельности пчелиной семьи на протяжении всего года в со-

ответствии с изменяющимися природными условиями. В дополнение к теоретической части дается материал для лабораторно-практических занятий, способствующих углублению теоретических знаний, овладению методикой препаровки хитиновых частей и вскрытия пчел-работниц, маток, трутней, а также ознакомлению с методами применения оптических приборов и изготовлением временных микроскопических препаратов. Ряд лабораторно-практических занятий рассчитан на организацию и проведение наблюдений учебного характера по биологии медоносной пчелы во время летней учебной практики в полевой обстановке.

Первые научные познания о медоносной пчеле относятся к XVII столетию, что, несомненно, обусловлено общим прогрессом в развитии экономики и науки того периода. Сведения о том, что матка медоносной пчелы — особь женского пола и откладывает яйца, появились в печати в 1586 г. (Испания, де Торрез). Трутни как самцы описаны Ч. Батлером (Англия) в 1609 г., а пол пчелы-работницы определен Ремнантом в 1637 г. О возможности получения маток из молодых личинок пчел-работниц стало известно из сообщения Джекоба (Германия, 1568). В 1771 г. Янша (Словакия) опубликовал доклад о спаривании матки с трутнем. Во втором томе трудов Свамердама (1637—1680, Голландия) «Библия природы» помещено обстоятельное описание медоносной пчелы с хорошими иллюстрациями ее строения. Из шести томов о насекомых Реомюра (1683—1757, Франция) почти весь пятый том посвящен медоносной пчеле. Реомюр составил также 17 больших таблиц со 185 изображениями медоносной пчелы. Ширах (Германия, 1761) высказал предположение о возможности перерождения личинки пчелы-работницы в матку. Натуралист Рим (Германия, 1776) выявил откладку яиц пчелами-работницами. Знаменитый швейцарский ученый Франсуа Гюбер (1750—1831) выполнил ряд блестящих исследований по медоносной пчеле. В 1792 г. вышел первый том его писем о пчелах. Он проверил и подтвердил предположение Шираха о возможности развития матки из личинки пчелы-работницы, занимался исследованиями по определению пола пчелы-работницы и окончательно установил, что спаривание матки с трутнем происходит вне гнезда.

В середине XIX столетия было сделано крупное открытие партеногенетического развития трутней медоносной пчелы, связанное с именами польского практика-пчеловода Джерзона (1848) и крупного германского зоолога-микроскописта Зибольда (1855). К тому же времени (1851) относится открытие американцем Лангстро-



Карл Францевич Рулье, профессор Московского университета (1814—1858).

том так называемого пчелиного промежутка (bee space), под которым имеется в виду расстояние между сотами, а также между сотами и стенкой жилища в естественных постройках пчелы. Это открытие стало основой для изобретения разборного рамочного улья, получившего всемирное распространение.

Во второй половине XIX столетия и в XX столетии в связи с успехами химических, физических, биологических наук, в частности в связи с достижениями в области физиологии, сравнительной анатомии, сравнительной эмбриологии, биохимии, гистологии, цитологии, генетики, микроскопической техники и др., научные исследования по биологии пчелы получили огромный размах, что нашло свое отражение как в монографиях, так и в бесконечном потоке статей, опубликованных в периодической мировой пчеловодной литературе.

Исключительно большой вклад в организацию научных исследований по пчеле и развитие отечественного пчеловодства внесли ученые Московского университета.

Первым русским ученым-зоологом, проявившим большой интерес к биологии медоносной пчелы, был профессор Московского университета К. Ф. Рулье (1814—1858). Одной из основных задач в области научного исследования Рулье считал выяснение сложных взаимоотношений между организмом и средой. Внешняя среда, по его убеждению, действуя на организмы, изменяет их в определенном направлении, вследствие чего организмы оказываются приспособленными («примененными») к окружающему миру. Рулье пропагандировал эволюционные идеи. Он являлся одним из виднейших предшественников Дарвина и сыграл значительную роль в подготовке научной общественности России к восприятию теории Дарвина.

Медоносная пчела с ее замечательными инстинктами постоянно привлекала внимание Рулье. Он хорошо знал литературу по пчеловодству и высказывал сожаление о том, что в ней часто допускаются неправильные толкования наблюдений и стремление игнорировать имеющиеся научные данные.

В открытии Зибольдом партеногенеза у медоносной пчелы Рулье увидел решение давно занимавших его вопросов. Об этом важном событии в науке о медоносной пчеле он сообщил в специальной лекции, послужившей основой к изданному в виде приложения к «Русскому вестнику» сочинению Рулье под названием «Три открытия в естественной истории пчелы». В последнем не только определено значение открытия партеногенеза, но и обобщены накопленные к тому времени практикой и наукой знания о медоносной пчеле (анатомические исследования Сваммердама, работы Реомюра по анатомии и биологии медоносной пчелы, наблюдения и опыты Гюбера и др.). Особый интерес представляет то обстоятельство, что в своей работе Рулье неоднократно подчеркивает значение содружества науки с практикой для успеха в научных исследованиях. Давая общую оценку важнейшим открытиям в биологии медоносной пчелы, Рулье приходит к мысли о том, что благодаря им медоносная пчела выходит на чистый широкий путь науки.

Преемником Рулье по кафедре зоологии в Московском университете стал его ближайший ученик — профессор А. П. Богданов (1834—1896), который был не только крупным ученым-зоологом, но и талантливым педагогом, общественным деятелем и организатором.

Богданов развил деятельность Общества акклиматизации, основанного за год до смерти Рулье. Обществом была создана пасека в Измайловском зверинце (1865). Последняя являлась



Анатолий Петрович Богданов, профессор Московского университета (1834—1896).

базой для научных исследований по медоносной пчеле. Темы по биологии медоносной пчелы выполнялись на Измайловской пасеке учениками Богданова А. А. Тихомировым, Н. М. Кулагиным, Г. А. Кожевниковым и др.

Большое значение Богданов придавал организации выставок по прикладной зоологии. Их он рассматривал как средство пробуждения в народе интереса к изучению природы. Им была организована и выставка по пчеловодству в Москве. Особого внимания заслуживают передвижные пчеловодные выставки, организованные Обществом акклиматизации: в 1887 г. первая плавучая выставка, совершившая на барже рейс по Москва-реке от Москвы до Бронниц; вторая в 1894 г. — по Оке (Бронницы, Коломна, Кашира, Прилуки, Серпухов, Калуга и др.). В одной из статей «Вестника русского общества пчеловодства» про последнюю говорится, что она привлекала массу посетителей в каждом прибрежном городе, где совершалась остановка. Известие об этой выставке распространилось на десятки верст по Оке.

Богданов сумел пробудить в своих учениках интерес к изучению пчелы. Его ученик Н. В. Насонов описал пахучую железу пчелы-работницы, получившую название железы Насонова. Последним выполнено также более 20 других работ по биологии медоносной пчелы и пчеловодству. Другой ученик Богданова — В. Н. Ульянин — опубликовал работу «Заметки о постэмбриональном развитии пчелы», послужившую первым серьезным исследованием по постэмбриональному развитию пчелы. Г. А. Кожевников указывает, что в этой работе Ульянин более правильно, чем Лейкарт, определил время закладки яичников у личинки пчелы-работницы. Ульянин был также первым исследователем, обнаружившим, что у личинки пчелы-работницы количество яйцевых трубочек больше, чем у взрослой пчелы-работницы. Данный факт был впоследствии исследован Кожевниковым в его докторской диссертации.

Исключительно большая роль в развитии научных исследований по медоносной пчеле и пчеловодству принадлежит ученикам Богданова — профессорам Московского университета Н. М. Кулагину и Г. А. Кожевникову.

Н. М. Кулагин (1859—1940) в течение почти 60 лет проводил научно-исследовательскую и педагогическую

работу в Московском университете сначала в должности ассистента, а впоследствии профессора. В 1921 г. он был назначен заведующим вновь открытой кафедрой энтомологии. В этой должности Н. М. Кулагин состоял до конца жизни. Одновременно он заведовал кафедрой зоологии Тимирязевской сельскохозяйственной академии.

Многие работы Кулагина посвящены вопросам прикладной энтомологии, защите растений от вредных насекомых. Им написана книга «Вредные насекомые», явившаяся ценным пособием для всех студентов-энтомологов и практических работников. Наряду с этим Кулагин в течение всей жизни интересовался изучением медоносной пчелы и пчеловодством. Ему принадлежит ряд исследований по биологии медоносной пчелы, которые до настоящего времени цитируются как в нашей, так и в зарубежной литературе. Кулагин был также крупным общественным деятелем в области пчеловодства. В продолжение многих лет он заведовал пасекой Тимирязевской сельскохозяйственной академии, состоял редактором «Русского пчеловодного листка» и был участником пчеловодных съездов и конференций, в том числе Всеславянских съездов по пчеловодству.

Г. А. Кожевников (1866—1933), работавший в течение 45 лет в Московском университете сначала в должности ассистента, а впоследствии профессора и заведующего кафедрой зоологии беспозвоночных, главное внимание в своей научной деятельности уделял изучению медоносной пчелы. В 1900 г. была опубликована его магистерская диссертация «Систематика рода *Apis*», выполненная им на основе обработки собственных данных и большого коллекционного материала ряда зарубежных музеев. В названной диссертации содержалось



Николай Михайлович Кулагин, профессор Московского университета (1859—1940).



Григорий Александрович Кожевников, профессор Московского университета (1866—1933).

много новых данных морфологического и биологического порядка, касающихся характеристики видов общественных пчел. В частности, в этой работе Кожевников впервые применил к изучению морфологии пчел метод мерных признаков, развитый позднее в работах его ученика Б. П. Хохлова (1916), а затем и другими исследователями (А. С. Михайлов, проф. В. В. Алпатов, проф. А. С. Скориков и др.).

В результате медоносная пчела оказалась наиболее хорошо изученной со стороны экстерьера, а метод биометрического изучения экстерьерных признаков медоносной пчелы широко

применяется в настоящее время во всех работах по биологии медоносной пчелы как у нас, так и за рубежом.

Докторская диссертация Кожевникова посвящена вопросам происхождения полиморфизма медоносной пчелы. Центральное место в ней занимает изложение полученных автором фактических данных по постэмбриональному развитию яичников пчелы-работницы и матки. Такого рода работы до Кожевникова не выполнялись ни у нас, ни за рубежом. На основе тщательно обработанного большого материала Кожевников установил огромной важности факт сходства в развитии и росте яичников пчелы-работницы и матки в личиночных стадиях, факт, проливающий свет на происхождение полиморфизма пчелы. Более поздними исследованиями других авторов в основном подтверждены данные, полученные Кожевниковым. Обе диссертации Кожевникова являются капитальными работами в истории отечественных исследований по биологии медоносной пчелы.

Г. А. Кожевниковым выполнено также много других интересных работ, посвященных, например, описанию переходных форм между маткой и пчелой-работницей

(1922), открытию индийской пчелы в Уссурийском крае (1927). Кроме научных работ, Кожевников опубликовал несколько научно-популярных книг и статей, из которых особой известностью пользуются «Как живут и работают пчелы» (1929) и «Естественная история пчелы» (1931). Обе книги написаны в простой, доступной форме и не потеряли научного интереса и значения до нашего времени.

Исключительно плодотворной была педагогическая и общественная деятельность Кожевникова в области пчеловодства. Он, как и Кулагин, являлся постоянным активным участником различных пчеловодных съездов, собраний, конференций. Около 20 лет Кожевников заведовал Измайловской пасекой, на которой проводил не только исследовательскую, но и большую педагогическую работу на многочисленных пчеловодных курсах. Свой курс естественной истории медоносной пчелы он сопровождал практическими занятиями по анатомии медоносной пчелы, чем значительно повысил уровень преподавания предмета. Кожевников заслуженно пользовался огромной популярностью среди пчеловодов нашей страны. На его юбилее в 1924 г. наряду с учеными присутствовало много практиков-пчеловодов. Среди его учеников, научные интересы которых были связаны с пчелой и пчеловодством, много видных ученых: профессор В. В. Алпатов, кандидаты биологических наук П. М. Комаров, Л. И. Перепелова, Ф. А. Тюнин.

Крупным ученым Московского университета, в течение многих лет пропагандировавшим идеи рационального пчеловодства, является академик И. А. Каблуков (1857—1942). Заниматься пчеловодством и популяризацией его среди народа он начал с 1882 г. Про себя он однажды писал, что ему выпало счастье быть не только учеником А. М. Бутлерова по химии, но и скромным сотрудником по пчеловодству.

Каблуков провел огромную работу по развитию пчеловодства путем организации выставок, экскурсий, чтения лекций и т. п. Он принимал личное участие в плавучей выставке по Оке в 1894 г., на которой давал объяснения многочисленным посетителям. Книги Каблукова «Мед и воск», «О меде, воске, пчелином клее и их подмесях» и другие являются ценным вкладом в науку о продуктах пчеловодства.

После Кожевникова работы по медоносной пчеле в



Владимир Владимирович Алпатов, профессор Московского университета (1898—1979).

Московском университете продолжались в лаборатории экологии, организованной профессором В. В. Алпатовым (1931). Основывая первую в мире лабораторию экологии, В. В. Алпатов предвосхитил то значение экологических исследований, которое стало очевидным только полвека спустя. За время своего существования (до 1948) лаборатория выпустила более 100 печатных работ по пчеле, и среди них по таким темам, как географическая изменчивость пчел и пороодообразование, гетерозис пчел и племенное дело, химиотерапия нозематоза, лечение европейского гнильца сульфамидными препаратами, ана-

биоз у пчел в связи с зимовкой, экология вывода маток, обмен веществ пчелы от яйца и до конца жизни, роль кавказской пчелы в опылении красного клевера, использование пчел для опыления сельскохозяйственных растений методом дрессировки, роль пчелиного яда в медицине, завоз индийской (дикой дальневосточной) пчелы и ее акклиматизация в европейской части Союза.

В последующие годы на кафедре зоологии беспозвоночных велось изучение биологических и хозяйственных признаков дальневосточной пчелы. Проведены работы по акклиматизации в Московской области индийской (*Apis cerana indica*) и серой горной кавказской (*Apis mellifera caucasica*) пчел. Выполнены экологические исследования постэмбрионального развития маток и на этой основе разработан способ искусственного вывода маток, отличающихся высокой яйценоскостью. Ведутся капитальные исследования кибернетики собирательной деятельности пчелиной семьи, т. е. принципов организации этой деятельности и средств ее регуляции.

С Московским университетом связано возникновение в нашей стране опытного дела по пчеловодству. В част-

ности, ученик Кожевникова Ф. А. Тюнин создал в двадцатых годах Тульскую опытную станцию, взявшую на себя инициативу в организации научных исследований по пчеловодству. Плодотворная деятельность Тульской опытной станции нашла свое отражение в многочисленных статьях, опубликованных в журнале «Опытная пчеловодства», выходящем с 1926 по 1930 г. Особенно содержательными в этом журнале были, например, статьи о годовом цикле пчелиной общины, о роении, о методике научных исследований, об акклиматизации кавказской пчелы (Ф. А. Тюнин), о сезонной и географической изменчивости (А. С. Михайлов), статьи по биологии пчелотрутовок, по акарапидозу (Л. И. Перепелова). На базе Тульской опытной станции в тридцатых годах возник Научно-исследовательский институт пчеловодства, координирующий исследовательскую работу большой сети опытных станций и других учреждений и учебных заведений, связанных по своей тематике с пчеловодством. Результаты выполняемых Институтом пчеловодства работ публикуются в журнале «Пчеловодство», в трудах института, а также в сборниках, посвященных международным конгрессам пчеловодства (на русском и иностранных языках).

Особое место в пропаганде рационального пчеловодства принадлежит крупнейшему химику, академику А. М. Бутлерову (1828—1886). В 1882 г. на Всероссийской выставке в Москве он организовал отдел пчеловодства и при нем образцовую пасеку с пчелами разных пород, читал во время выставки лекции, давал посетителям объяснения. Бутлерову принадлежит инициатива по объединению русских пчеловодов. Он вел обширную переписку с пчеловодами, заботился об открытии и усовершенствовании пчеловодных школ, об организации образцовых пасек, об учреждении при разных обществах отделов пчеловодства, читал публично лекции по пчеловодству, руководил переводами на русский язык классических и популярных сочинений по пчеловодству. В 1871 г. вышла из печати его знаменитая книга «Пчела, ее жизнь и главные правила толкового пчеловодства», удостоенная золотой медали, в 1882 г. издана брошюра «Как водить пчел». Кроме того, им опубликовано много других брошюр, статей, заметок. Бутлеров — первооткрыватель для русских и зарубежных пчеловодов кавказской пчелы. Во время поездки на Кавказ он был

Образ жизни медоносной пчелы

поражен ее спокойным нравом и предрекал большое будущее этой пчеле. Кавказской пчеле Бутлеров посвятил особую статью.

Виднейшим исследователем кавказской пчелы и ее популяций был К. А. Горбачев (1864—1936). По окончании в 1887 г. естественно-исторического факультета Московского университета он поступил на Тифлисскую шелководную станцию (ныне Закавказский институт шелководства). Здесь много внимания Горбачев уделял борьбе с гнильцовыми заболеваниями и опубликовал по этому вопросу несколько обстоятельных работ. Горбачев выявил существование на Кавказе двух пород медоносной пчелы: серой горной кавказской и желтой долинной, попавшей, по его мнению, к нам из Ирана. В 1916 г. вышла его книга «Кавказская серая горная пчела», в которой он дал ей положительную оценку. В честь Горбачева серой горной кавказской пчеле дано название *Apis mellifera caucasica* Gorb., вошедшее в международную научную литературу.

ПОНЯТИЕ О ПЧЕЛАХ

Середина мелового периода — начало новой эры в истории жизни на нашей планете: быстрое и массовое распространение покрытосеменных (цветковых) растений имело решающее значение для всей дальнейшей судьбы наземного животного мира. Английский палеоботаник Скотт в 1912 г. об этом писал: «Когда покрытосеменные так неожиданно, как это нам кажется, появились в меловом периоде, весь лик Земли изменился, и цветки, похожие на те, которые мы теперь знаем, стали появляться повсюду. Это величайшая перемена, когда-либо совершавшаяся в растительном царстве, почти равная по своему значению появлению человека в мире животных, несомненно зависела главным образом от одновременного развития высших форм насекомых».

Какие же высшие насекомые могли вызвать столь грандиозный переворот в растительном мире?

Между не подлежащим сомнению появлением голосеменных во второй половине девонского периода и бесспорным появлением покрытосеменных в первой половине мелового периода прошло около 235 млн. лет. Что же задерживало так долго становление покрытосеменных и что, наконец, его разрешило в середине мелового периода с таким поразительным успехом?

Разнообразные насекомые, появившиеся уже в девоне, получили большое развитие в последующие геологические периоды, предшествовавшие меловому. Но в те времена посещение насекомыми стробиллов голосеменных, опылявшихся ветром, носило случайный и кратковременный характер и было связано с питанием генеративными органами растений или же еще с откладкой яиц в них, что привело к гибели семязачатков. При таких условиях растениям оставалось только вырабатывать защитные приспособления против таких посетителей, а вовсе не приманочные, как это осуществлено было позднее по отношению к новым, специальным опылителям.

Можно полагать, что в эволюционной истории голо-семенных до самого последнего времени их господства на Земле в середине мелового периода перед ними были два пути развития: либо исконное опыление ветром, но обязательно с открытыми, ничем не защищенными от неблагоприятных внешних воздействий семяпочками, либо опыление с семяпочками, закрытыми от губительных внешних воздействий. Стоило только растениям закрыть от тех или иных неблагоприятных воздействий семяпочки, как возможность их опыления ветром полностью устранялась и растение тем самым обрекалось на бесплодие и вымирание. Отсюда вытекало, что при наличии лишь ветроопыления превращение стробилов голосеменных в подлинные цветки покрытосеменных было невозможно. При наступлении засушливых условий обеспечить стробилам голосеменных одновременно и возможность закрытия их нежных семязачатков от губительных внешних воздействий и перекрестное опыление могли только те насекомые, которые коренным образом изменили свое поведение в соответствии с новыми жизненными условиями. Отношение этих высших насекомых к репродуктивным органам зарождающихся покрытосеменных стало, очевидно, *принципиально* отличным от того, что можно допустить для случайных посетителей стробилов голосеменных. Надо полагать, что особенностью их поведения было то, что они не просто питались цветочной пылью, когда были голодны, но, что самое главное, начали собирать эту пыльцу уже не для себя, а для прокормления своего развивающегося потомства, для своих личинок, развивающихся не на растениях, посещавшихся взрослыми особями, а совсем в стороне от них. В силу данного обстоятельства само посещение стробилов стало для них обязательным и регулярным. Что касается семязачатков, то в отношении их эти высшие насекомые были только полезны. Насекомые с лижущими ротовыми органами могли лишь автоматически опылять семязачатки, не причиняя им никакого вреда. Таким образом, вслед за С. И. Малышевым можно с уверенностью сказать, что первыми специальными опылителями зарождавшихся покрытосеменных могли быть только представители отряда перепончатокрылых, подотряда жалоносных, а именно особобразные предки пчел. Обладая достаточно развитыми материнскими инстинктами, они утратили исконные

охотничьи повадки и стали выкармливать своих личинок не животной пищей, как раньше, а тем, чем питались сами, — цветочной пылью и сладкими соками растений. В результате посещение ими стробилов голосеменных стало постоянным, длившимся в течение всего периода выкармливания личинок одним и тем же кормом; так продолжалось из поколения в поколение.

Результатом влияния специальных опылителей на возникавшие покрытосеменные было не только образование замкнутых вместилищ семязачатков. Оно поразительным образом отразилось и на начальном образе жизни покрытосеменных, выразившемся в процессе так называемого двойного оплодотворения. В этом обстоятельстве, очевидно, и состоит причина необычайной изменчивости и приспособляемости покрытосеменных к различным условиям жизни, выразившейся в неисчерпаемом разнообразии их форм, что совсем не свойственно голосеменным.

Если вначале покрытосеменные находились в полной зависимости от своих первичных опылителей, то теперь, закрыв завязи и выставив наружу рыльце, они уже сами смогли проявить различные способы использования тех или иных опылителей, порой совершенно неожиданные. Сюда следует прежде всего отнести вторичную анемофилию, т. е. возвращение к опылению воздушными течениями, подобно образованию многочисленных волосовидных отростков на рыльцах пшеницы, приспособленных к улавливанию пылицы, разносимой ветром, в то время как пыльники, содержащие очень мелкую пыльцу, выставлялись в стороны в крайне неустойчивом, легко колеблемом ветром положении.

Однако наиболее обширная группа покрытосеменных приспособилась к использованию насекомых, посещавших их. После того, как нежные и сочные семязачатки оказались хорошо закрытыми стенками завязи, для привлечения насекомых выработались самые различные приспособления: та или иная окраска и расцветка околоцветников, те или иные запахи, сладкие выделения, специальное оформление частей цветка, комбинация отдельных цветков и др. В результате последовавшей сопряженной эволюции цветков и первичных пчел образовалась колоссальная армия насекомых-опылителей.

В разных частях света водятся тысячи видов пчел. Большинство из них ведет одиночный образ жизни. Среди них гилеи, андрены, галикты, цератины, осмины и др. При тонком стройном теле размеры многих из них в

длину не превышают 4—5 мм, а иногда и меньше. Деятельность одиночных пчел по сбору в ячейки пыльцы и нектара ограничивается очень коротким сроком, не более одного-двух месяцев. Остальное время года подавляющее большинство одиночных пчел проводит в недейтельном состоянии, чаще всего на стадии покоящихся личинок. Только очень немногие из них, например ксилокопы, цератины, некоторые галикты и часть коллетов, все неблагоприятное время года проводят хотя и взрослыми, но тоже в недейтельном состоянии. При случае лишь немногие из них выходят из убежищ и даже кормятся на поздних цветках, не делая, однако, никаких запасов. Примечательно, что короткий срок оживленной деятельности одиночных пчел совпадает во времени (синхронен) с цветением определенных, предпочитаемых ими растений.

Так, ранние особи мелитты появляются одновременно с зацветанием ее излюбленного растения — люцерны желтой. Начало лета мохноногой пчелы дазиподы наблюдается одновременно с зацветанием цикория обыкновенного. Особи весенней антофоры появляются одновременно с распусканием первых цветков хохлатки, основного их кормового растения.

Самка коллета пушистого, приготовив нору, ожидает, сидя на сержках ивы, их распускания, а затем собирает с них пыльцу до конца цветения этого растения. Согласно наблюдениям, проведенным в США, самка гемагаликта посещает одно растение из цикориевых, соцветия которого раскрываются по утрам и закрываются в дневные часы. При этом вылет гемигаликта из нор и раскрытие соцветий совпадают в минутах (Daly, 1961).

Общественные виды пчел собирают пыльцу и нектар с очень различных, доступных для них цветков, причем период собирательной деятельности этих насекомых растянут. Высшему их представителю — медоносной пчеле свойственна даже панхронность — способность жить и действовать во взрослом состоянии в течение всего года, поскольку климат и погода благоприятствуют этому. Благодаря этой способности медоносная пчела может деятельно собирать пыльцу и нектар даже в январе и феврале, например на цветущих мимозах в Аджарской АССР.

Осуществляя перекрестное опыление, пчелы играют роль необходимого фактора в жизненном цикле большинства цветковых растений. Действенный учет неразрывной связи цветковых растений и пчел — неперемное условие сохранения среды обитания и успешного земледелия.

МЕДОНОСНАЯ ПЧЕЛА

«Медоносная пчела» — научное название одного из десятков тысяч зоологических видов перепончатокрылых насекомых. Своеобразие медоносной пчелы заключается не только в том, что кроме полового диморфизма, который свойствен большинству других видов и проявляется в существенных различиях внешних признаков между самками и самцами (трутнями), здесь имеются еще две формы самок, а именно самок плодущих (маток) и самок, ухаживающих за потомством (работниц), что дает основание назвать этот вид полиморфным. Матка и пчелы-работницы разительно отличаются друг от друга. Морфологически и физиологически матка и пчела-работница приспособлены к выполнению разных биологических функций. Между ними как бы существует разделение труда, благодаря чему каждая из этих особей выполняет свою работу с большим совершенством. Но ни матка, ни пчелы-работницы не в состоянии друг без друга обеспечить выживание потомков, так как находятся во взаимной зависимости. Матке для выполнения ею в полной мере своей функции требуется сотрудничество десятков тысяч работниц. Поэтому вид медоносная пчела живет многотысячными сообществами, называемыми в практике пчеловодства пчелиными семьями и включающими одновременно матку, несколько поколений пчел-работниц, а в разгар сезона и мужских особей-трутней. Каждый индивид сообщества медоносной пчелы выполняет работы, полезные всей пчелиной семье.

Из сказанного следует, что термин «медоносная пчела» имеет широкий смысл. Подобно названиям всех зоологических и ботанических видов, употреблять этот термин можно только в единственном числе.

Овладеть биологией медоносной пчелы — значит познать закономерности жизни целого сообщества и характер взаимосвязей между пчелиными семьями в рамках популяции, а также усвоить особенности разновидностей медоносной пчелы. Начинать изучение этого вида целесообразнее с рассмотрения морфологии, физиологии и поведения трех его составных единиц, каковыми являются матка, пчела-работница, трутень.

СООБЩЕСТВО МЕДОНОСНОЙ ПЧЕЛЫ И ЕГО ИНДИВИДЫ

Вид медоносная пчела вместе с некоторыми другими видами пчел и ос, а также с муравьями и термитами относится к общественным насекомым. Структура сообщества медоносной пчелы отличается большой сложностью, между его индивидами существует разделение в функциях, обусловившее их полную зависимость от всего сообщества в целом. Состоит сообщество — пчелиная семья обычно из одной матки, нескольких десятков тысяч пчел-работниц и нескольких сотен (редко одной-двух тысяч) трутней, живущих только в летние месяцы (рис. 1, 2).

Матка — особь женского пола с хорошо развитыми репродуктивными органами. Единственная ее функция — откладывание яиц, из которых развиваются все индивиды сообщества. Эту функцию матка выполняет с большим совершенством, откладывая в сутки до 1500—2000 яиц. Все же другие функции, свойственные одиночным пчелам (сбор пищи, уход за потомством и др.), матка утратила. По внешнему виду она отличается от пчел-работниц и трутней. Тело ее стройное, брюшко выдается за кончики крыльев. Матка может прожить несколько лет.

Пчелы-работницы — тоже особи женского пола, но с недоразвитыми органами размножения; они, как правило, не способны откладывать яйца. Зато пчелы-работницы выполняют самые разнообразные сложные функции по уходу за потомством, возведению восковых построек, охране гнезда, сбору и переработке пищи (нектара, пыльцы). Они регулируют все процессы жизнедеятельности в пчелином гнезде (например, поддержание определенной температуры, влажности); создавая особый режим питания, они определяют направление развития женских особей на матку или пчелу-работницу. Пчелы-работницы играют решающую роль в процессе роения, осуществляя тем самым распространение медоносной пчелы и поддержание данного вида в природе. Продолжительность жизни пчел-работниц летом 5—6 недель, зимой — несколько месяцев.

Своеобразная особенность образа жизни медоносной пчелы заключается в том, что ни один из членов ее сообщества не способен к самостоятельному существованию.

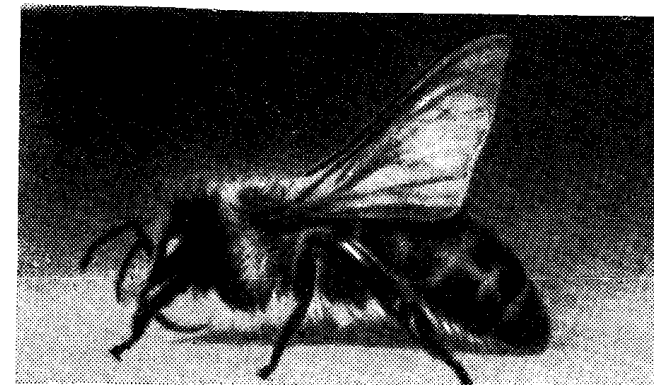
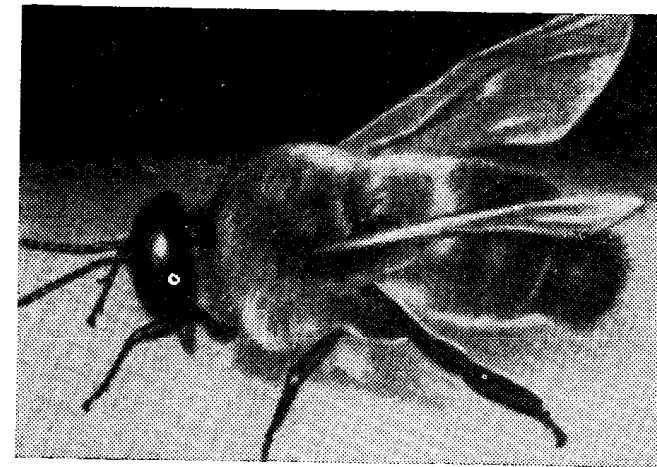
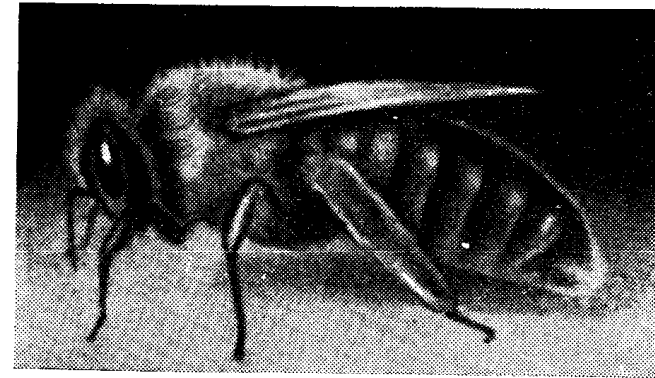


Рис. 1. Матка, трутень, пчела-работница (сверху вниз).

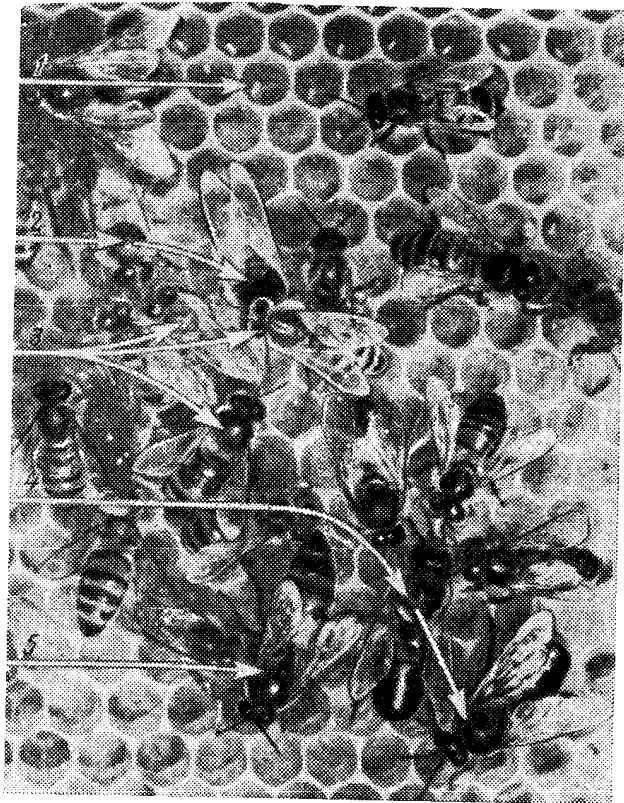


Рис. 2. Пчелы-работницы, трутни, матка, открытый расплод (яйца) на соте. Стрелками отмечены:
 1 — яйцо в ячейке сота; 2 и 4 — трутни; 3 — пчелы-работницы; 5 — матка.

В то время как у ос и шмелей матка перезимовывает в одиночку и с весны заново обосновывает гнездо, возводит постройки, ухаживает за потомством, вылетает за сбором пищи, матка медоносной пчелы утратила инстинкты, свойственные самкам одиночных пчел, и не может существовать вне пчелиной семьи. Точно так же и пчелы-работницы, будучи изолированными от матки, не в состоянии обеспечить продолжение потомства и вскоре погибают.

Трутни — самцы, временные обитатели гнезда медоносной пчелы; они лишены способности сбора пищевых запасов и погибают от голода среди изобилия цветущих растений, поскольку у них нет приспособлений для сбо-

ра пыльцы и вообще утрачен инстинкт сбора пищи. Тем не менее трутни — неотъемлемая часть сообщества медоносной пчелы, так как во время акта спаривания передают матке мужские половые клетки, после чего матка становится плодной, т. е. может откладывать оплодотворенные яйца, из которых развиваются пчелы-работницы и матки. Из неоплодотворенных яиц у медоносной пчелы развиваются только трутни (за редким исключением). Таким образом, трутни вместе с маткой выполняют жизненно важную функцию воспроизведения потомства.

Тот факт, что существование всех индивидов сообщества возможно лишь при условии их совместной жизни, дает основание считать пчелиную семью своеобразной биологической единицей. Непрерывность ее существования обеспечивается ее способностью к воспроизведению новых поколений. Вместе с тем пчелиная семья как биологическая единица — понятие условное. Ее индивидуальные свойства сохраняются лишь до тех пор, пока в ней живет одна и та же матка. После замены старой матки новой изменяются и свойства пчелиной семьи; на смену прежнему поколению появляется новое поколение пчел с другими наследственными признаками. Г. А. Кожевников (1930) сравнивает сообщество медоносной пчелы «с живым потоком, то более, то менее полным, постоянным в целом, но непостоянным в составных частях». Знание закономерностей, которым подчиняется жизнь пчелиной семьи, — необходимое и верное средство к управлению этими закономерностями, а тем самым к осуществлению прогрессивных методов пчеловодства.

Глава вторая

Внешнее строение

РАСЧЛЕНЕНИЕ ТЕЛА

Отличительная особенность класса насекомых, к которому принадлежит вид медоносная пчела, заключается в сходстве общего плана строения при огромном числе видов (в классе насекомых насчитывается более миллиона видов). Исключительно большое разнообразие видового состава насекомых обусловлено широкой приспособляемостью данного класса к условиям окружающей среды. Класс насекомых характеризуется расчленением тела на три отдела: голову, грудь, брюшко. На голове насекомого располагаются сложные и простые глаза, антенны с многочисленными органами чувств и ротовой аппарат. Внутри головы сосредоточена главная часть центральной нервной системы — мозг. На грудном отделе, состоящем из трех сегментов, находятся три пары ног и две пары крыльев. Среди насекомых существует группа первично бескрылых, у которых крылья в настоящую геологическую эпоху отсутствуют и никогда не появлялись у их предков. Брюшко примитивных насекомых состоит из 11 сегментов; как правило, оно лишено конечностей. Внутри брюшка расположены главные части органов пищеварения, дыхания, кровообращения, размножения, большая часть брюшной нервной цепочки.

Сохраняя в основных чертах признаки, свойственные классу насекомых, матка, пчела-работница и трутень вместе с тем служат примером необычайного усложнения и усовершенствования строения, вызванного воздействием внешней среды и образом жизни медоносной пчелы. Изучение строения всех ее трех форм (стаз*) имеет большое значение для понимания их жизненных процессов и поведения, а также для правильной оценки жизнедеятельности всего сообщества.

* Стазы — особи в сообществах насекомых, отличающиеся друг от друга по строению и выполняемой функции.

НАРУЖНЫЕ ПОКРОВЫ

Тело всех трех форм медоносной пчелы — матки, пчелы-работницы, трутня покрыто кутикулой, которую обычно называют хитином. В действительности хитин составляет только часть кутикулы. Покровы, или ку-

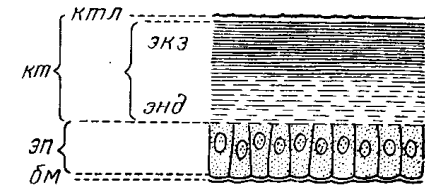


Рис. 3. Схема строения стенки тела насекомого:
 кт — кутикула; ктл — кутикулин (эпиккутикула); экз — экзокутикула; энд — эндокутикула; эп — эпидермис; бм — базальная мембрана.

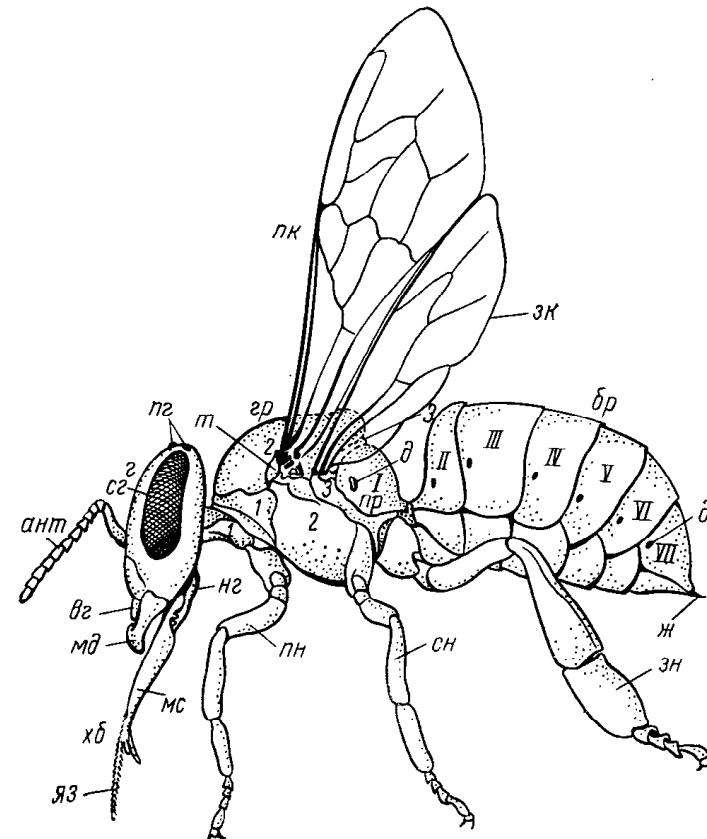


Рис. 4. Внешнее строение пчелы-работницы (вид с левой стороны):
 г — голова; гр — грудь; бр — брюшко; ант — антенны; пр — простые глаза; нг — сложный глаз; вг — верхняя губа; мд — мандибула (верхняя челюсть); хб — хоботок; яз — язычок; мс — максилла (нижняя челюсть); нг — нижняя губа; 1, 2, 3 — грудные сегменты; т — тегула; пр — переднее крыло; эк — заднее крыло; д — дыхальце; пн — передняя нога; сн — средняя нога; зн — задняя нога; пр — пропodeум, первый брюшной сегмент, вошедший в состав груди; II-VII — брюшные сегменты; ж — жало.

тикула, пчелы — неживое вещество, продукт выделения подкожного слоя клеток — эпидермиса. Хитин — азотсодержащий полисахарид — редко превышает по количеству 50% общего состава кутикулы. Непроницаемость, твердость кутикулы связана не с хитином, а с другой составной ее частью. Различают в кутикуле два слоя: тонкий наружный — кутикулин и внутренний толстый — эндокутикулу. Химический состав первого не выяснен. Кутикулин трудно растворим в крепких соляной и серной кислотах, но растворим в едких щелочах. В эндокутикулу входят хитин и нерастворимое белковое вещество. Верхний слой эндокутикулы, расположенный под кутикулином, содержит белок, хитин, кутикулин и, возможно, другие вещества. Этот слой, обеспечивающий твердость кутикулы, называют экзокутикулой (рис. 3).

Наружные покровы предохраняют внутренние органы от высыхания и воздействия химических веществ. Вместе с тем покровы являются наружным скелетом, к которому прикрепляются внутренние органы.

Тело матки, пчелы-работницы и трутня слагается из трех отделов — головы, груди, брюшка (рис. 4).

СТРОЕНИЕ ГОЛОВЫ

Голова — хорошо обособленный передний участок тела, имеющий вид хитинизированной коробки, не разделенной на членики (рис. 5). На голове находятся два отверстия — ротовое (с нижней стороны) и затылочное (сзади). От последнего отходит шейка, соединяющая голову с грудью.

Через затылочное отверстие из головы внутрь шейки и далее в грудь выходят пищевод, аорта, коннективы нервной цепочки, трахеи и некоторые другие органы. Верхняя часть головы называется теменем, передняя — лбом, ниже лба — клипеус. По бокам головы расположены сложные фасеточные глаза, а на темени — три простых глаза. Ко лбу причленены две антенны. Каждая антенна состоит из первого длинного педицеллярного членика, второго, более короткого, — скапуса и жгутика, 10-членикового у пчелы-работницы и матки и 11-членикового у трутня. Антенны сочленяются с лобной поверхностью.

Прочность головы усиливается внутренним хитиновым скелетом (эндоскелетом). Совершенство строения

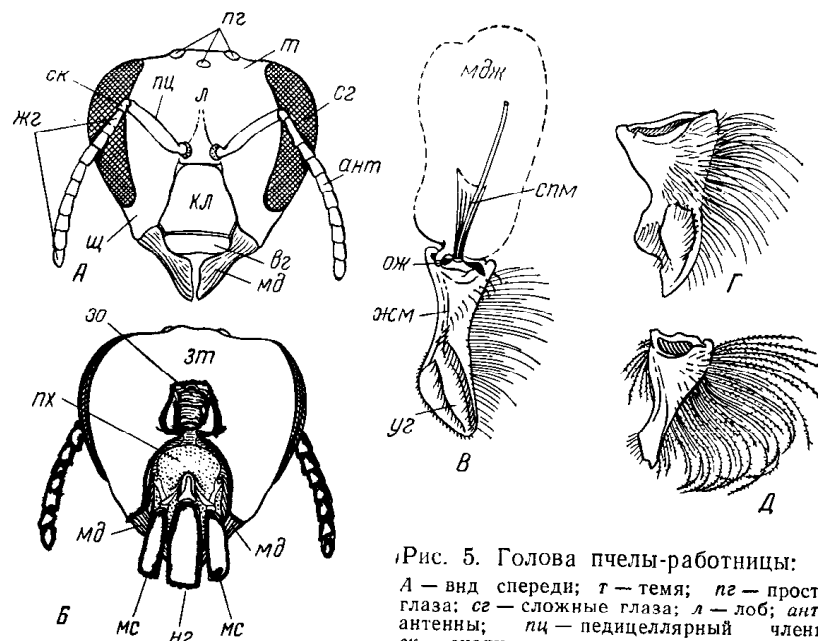


Рис. 5. Голова пчелы-работницы:

А — вид спереди; т — темя; пг — простые глаза; сг — сложные глаза; л — лоб; ант — антенны; пц — педицеллярный членик; ск — скапус; жг — жгутик; кл — клипеус; щ — щека; вг — верхняя губа; мд — мандибула; Б — вид сзади; зт — затылок; зо — затылочное отверстие; мд — мандибула; мс — максилла; нг — нижняя губа; В — мандибула пчелы-работницы; мдж — мандибулярная железа; спм — сухожилие приводящей мышцы; ож — отверстие протока мандибулярной железы; жм — желобок мандибулы; уг — углубление мандибулы; Г — мандибула матки; Д — мандибула трутня.

скелета головы обусловлено функциями, выполняемыми ею: сбор пищи (твердой и жидкой) ротовым аппаратом, утряска пыльцы, предохранение от повреждения главного отдела центральной нервной системы — головного мозга и других органов (глотки, слюнных желез, трахей, концевой части аорты), расположенных внутри головы.

Ротовой аппарат прикрепляется к нижней части головы и состоит из верхней губы, двух мандибул (верхние челюсти), двух максилл (нижние челюсти) и нижней губы (рис. 5).

Верхняя губа в виде продолговатой пластинки прикрывает спереди ротовое отверстие. По обе стороны от нее расположены мандибулы — сильно хитинизированные нерасчлененные пластинки. Мандибулы своим основанием причленяются к голове таким образом, что могут вращаться в поперечном направлении. Приводятся в движение они отводящими и приводящими мышцами,

прикрепленными одним концом к голове, а другим — к основанию мандибул. При сокращении приводящих мышц мандибулы сходятся друг с другом своими внутренними концевыми краями, при сокращении отводя-

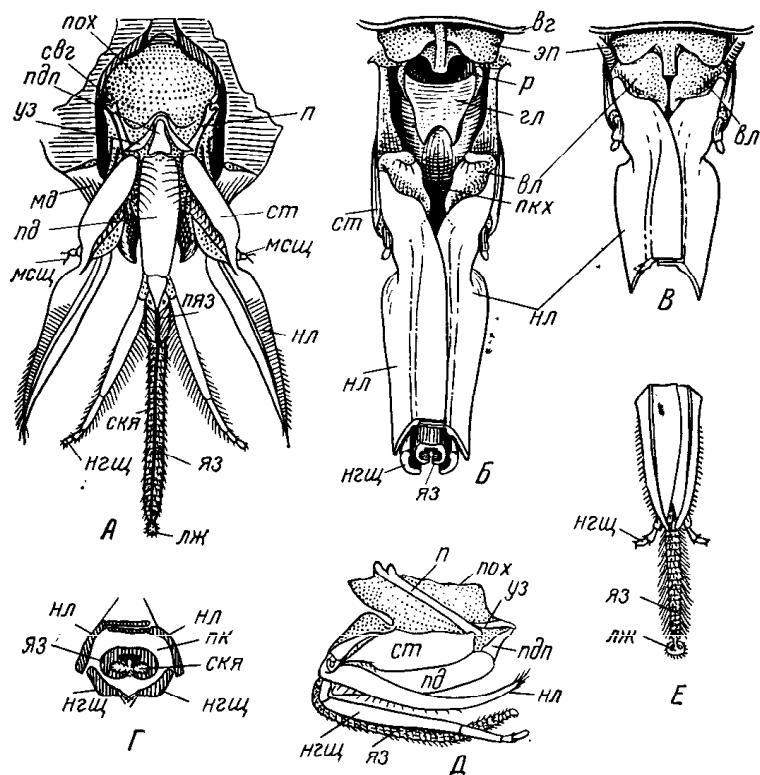


Рис. 6. Хоботок пчелы-работницы:

A — хоботок с затылочной стороны с искусственно расправленными частями нижней челюсти и нижней губы; *пох* — перепонка основания хоботка; *свг* — сочленовый вырост головы для подвеса; *пдп* — подподбородок; *п* — подвесок (кардо); *уз* — уздечка; *мд* — мандибула; *ст* — ствол; *мш* — максиллярные щупики; *нл* — наружная лопасть максиллы; *пд* — подбородок; *нш* — нижнегубные щупики; *лж* — язычок; *лж* — ложечка; *б* — основание хоботка при его вытягивании. пищевой канал открыт; *вг* — верхняя губа; *эп* — эпифаринкс (надглоточник); *р* — рот; *гл* — гнофарингеальная лопасть; *лж* — пищевой канал хоботка; *ст* — ствол; *вл* — внутренняя лопасть максиллы; *нш* — нижнегубные щупики; *лж* — язычок; *нл* — наружная лопасть максиллы; *б* — основание хоботка при его вытягивании. пищевой канал закрыт надглоточником и внутренними частями хоботка; *вл* — внутренняя лопасть максиллы; *нш* — нижнегубные щупики; *лж* — язычок; *нл* — наружная лопасть максиллы; *нш* — нижнегубные щупики; *д* — части максилл и нижней губы подогнуты под голову; *п* — подвесок; *пох* — перепонка основания хоботка; *уз* — уздечка; *пдп* — подподбородок; *пд* — подбородок; *ст* — ствол; *нл* — наружная лопасть максиллы; *нш* — нижнегубные щупики; *лж* — язычок; *е* — концевые части хоботка в активном положении, хоботок выпрямлен; *нш* — нижнегубные щупики; *лж* — язычок; *лж* — ложечка.

щих мышц расходятся в стороны. У пчелы-работницы концевая часть мандибулы тупая с ложковидным углублением и с гребневидными валиками (рис. 5, А, В). Часть ротового аппарата, посредством которой пчелароботница насасывает в медовой зобик жидкую пищу — нектар, мед, воду, состоит из двух максилл и непарной нижней губы (рис. 6). Их часто называют хоботком (иногда под хоботком имеют в виду только нижнюю губу).

В строении максилл и нижней губы пчелы-работницы можно различить те же основные части, что и в ротовом аппарате примитивных групп насекомых (таракановых, прямокрылых и др.), известном под названием грызуще-жующего. Такой ротовой аппарат приспособлен для питания твердой грубой пищей, в связи с чем все отделы его укорочены и сильно хитинизированы. Ротовой аппарат пчелы-работницы относят к грызуще-сосущему типу; мандибулы в нем сходны по строению с мандибулами грызуще-жующего ротового аппарата, что соответствует их функции добывания пыльцевых зерен и питания измененной пыльцой — пергой. Кроме того, мандибулами пчелы-работницы обрабатывают восковые пластинки, собирают прополис, прогрызают крышечку ячейки по окончании метаморфоза, защищаются от врагов, распечатывают восковые крышечки запечатанного меда. В связи же с питанием пчелы-работницы жидкими веществами некоторые части максилл и нижней губы значительно вытянуты, образуя в совокупности трубку для насасывания жидкой пищи.

Основной палочковидный членик максиллы называется подвеском. Посредством него каждая максилла подвижно прицепляется к затылочной стороне головы (рис. 6). С подвеском сочленяется второй отдел максиллы — ствол, к которому прикрепляется сильно вытянутая, сплюснутая наподобие лезвия наружная лопасть. Внутренняя лопасть максиллы рудиментарна и имеет вид небольшой хитинизированной пластинки, прилегающей с внутренней стороны к стволу. На конце стволика снаружи находится рудиментарный максиллярный щупик.

Нижняя губа располагается между максиллами. Различают основание нижней губы — подподбородок, имеющий форму небольшого треугольника, и второй удлиненный, хорошо хитинизированный членик — подбородок

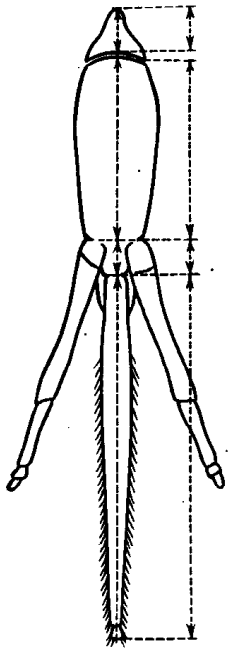


Рис. 7. Схема промеров длины хоботка пчелы-работницы.

жет функционировать как одно целостное образование. При насыщении жидкости, например нектара из венчика цветка растений, максиллы и нижнегубные щупики складываются вокруг язычка, образуя сплошную трубку. Внутри этой трубки язычок совершает быстрые движения, подобно поршню насоса, что вызывает перемещение нектара к основанию язычка. Препровождению нектара или другой жидкости в медовый зобик способствуют насыщательные движения глотки. Язычок обладает большой гибкостью, эластичностью, что обеспечивается кольчатым его строением и наличием внутри осевого стержня (рис. 6, Г).

Движения язычка состоят из чередующихся выпячиваний его от места соединения с подбородком и обратных втягиваний. Втягивание происходит под действием мышц, идущих от подбородка к основанию язычка; вы-

(рис. 6). С последним подвижно сочленяется сильно вытянутый, с поперечной кольчатостью, обильно покрытый нежными хитиновыми волосками язычок, оканчивающийся слегка расширенной ложечкой. Язычок представляет собой результат слияния внутренних лопастей нижней губы (обе лопасти хорошо обособлены в грызуще-жующем ротовом аппарате). По бокам от основания язычка к подбородку прикрепляются две рудиментарные наружные лопасти, называемые приязычниками или придаточными язычками, а кнаружи от приязычников с нижней губой соединяются четырехчлениковые нижнегубные щупики. Подподбородок нижней губы посредством дуговидно изогнутой пластинки — уздечки — сочленяется с основаниями створок максилл. Кроме того, основания нижней губы (подподбородок) и максилл (подвески) объединяются мембраной, вследствие чего они в своей совокупности образуют максиллярный аппарат*, который мо-

* Нижнюю губу нередко называют второй парой максилл.

пачивается (расправляется) язычок в силу эластичности его стержня, наполнения внутренней полости кровью и благодаря сокращению поперечных мышц подбородка.

В литературе по географической изменчивости медоносной пчелы и по биометрической характеристике экстерьера разных ее пород под хоботком имеют в виду только нижнюю губу. Среди экстерьерных признаков наибольшее внимание уделялось изучению длины хоботка пчел-работниц, т. е. расстояния от вершины подбородка до наружной границы ложечки нижней губы (рис. 7).

СТРОЕНИЕ ГРУДНОГО ОТДЕЛА

Чтобы яснее представить себе сложно устроенный грудной отдел медоносной пчелы, целесообразно ознакомиться с его строением у представителей примитивных отрядов, т. е. таких насекомых, у которых сохранились исходные первобытные признаки организации. Грудь насекомого, второй отдел его тела, состоит из трех члеников, называемых иначе сегментами, — переднегруди, среднегруди, заднегруди. Стенка каждого сегмента груди состоит из двух полуколец, спинного — тергита и брюшного — стернита. Тергиты объединяются со стернитами посредством тонкой податливой пленки — плейрита. У многих насекомых в плейритах развиваются склеротизованные (твердые, жесткие) пластинки — плейральные склериты. Тергит первого грудного сегмента называется переднеспинкой, второго — среднеспинкой, третьего — заднеспинкой; передний стернит груди получил название переднегруди, средний — среднегруди, третий — заднегруди. К переднегруди между тергитом и склеритом прикрепляются передние ноги, к среднегруди — средние ноги, к заднегруди — задние ноги. Всего, следовательно, на грудном отделе насекомого три пары ног. К среднегруди и заднегруди прикрепляются также крылья — передние и задние.

У насекомых, как правило, две пары крыльев, но в пределах класса встречаются и исключения: у некоторых насекомых, например у мух, комаров, слепней, сохраняется лишь одна первая пара крыльев, а вторая редуцировалась, у жуков первая пара крыльев превратилась в жесткие покровные пластинки, утратившие функцию полета, которую выполняет задняя пара кры-

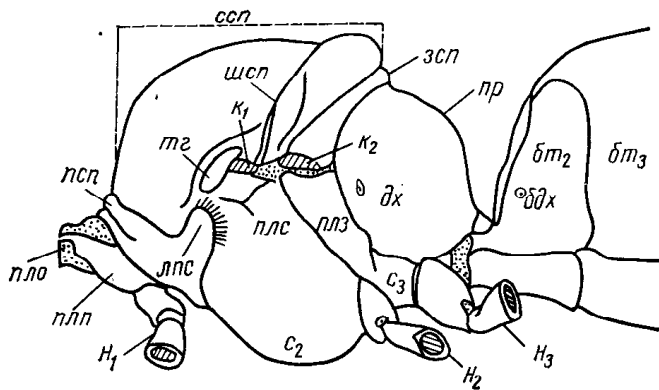


Рис. 8. Грудь и основание брюшка пчелы-работницы (вид сбоку):
 пло — плеиральный отросток переднегруды, сочленяющийся с головой; ппп — плеирит переднегруды; псп — переднеспинка; ссп — среднеспинка; зсп — заднеспинка; пкс — лопасть переднеспинки, покрывающая переднее дыхальце; тг — тегула — пластинка у основания переднего крыла; к₁ — основание переднего крыла; к₂ — основание заднего крыла; шсп — шов среднеспинки; ппс — плеирит среднеспинки; ппз — плеирит заднегруды; с₂ — стеральная область среднегруды; с₃ — стеральная область заднегруды; н₁ — передняя нога; н₂ — средняя нога; н₃ — задняя нога; пр — проподоум; дх — дыхальце проподоума; бдх — брюшное дыхальце; бт₂ — второй брюшной тергит; бт₃ — третий брюшной тергит.

лев. Существуют насекомые, у которых крылья утрачены полностью. Наконец, у небольшой части насекомых — первичнобескрылых — крылья вообще никогда не возникали в их историческом развитии. Таким образом, на грудном отделе насекомого сосредоточены органы передвижения — ноги и крылья.

Ввиду того, что перемещение в пространстве посредством крыльев оказалось выгодным приспособлением, содействовавшим расцвету класса насекомых, крыло постепенно изменялось в направлении улучшения механизма, повышения маневренности и скорости полета. В соответствии с усовершенствованием крыла происходили изменения в строении тела насекомых, в первую очередь в грудном отделе, осуществляющем функцию полета.

Медоносная пчела относится к высшему отряду — перепончатокрылым, представители которого, обладая многими прогрессивными признаками строения и поведения, наилучшим образом приспособлены к полету.

Как и у всех насекомых, в состав груди пчелы входят три основных сегмента — переднегрудь, среднегрудь и заднегрудь. Кроме того, к груди присоединяется пер-

вый брюшной сегмент, вследствие чего граница между грудью и брюшком находится не между заднегрудью и первым брюшным сегментом, как у большинства насекомых, а между первым и вторым сегментами брюшка. Первый членик брюшка, слившийся с заднегрудью, называют проподоумом (рис. 8). Самый факт перехода первого членика брюшка в состав груди обусловлен необходимостью увеличения объема этого отдела, служащегоместищем для сильно развитой лётной мускулатуры. В соответствии с этим грудной отдел пчелы претерпевает значительные изменения и отклонения от типичного строения, свойственного более примитивным отрядам насекомых — веснянкам, поденкам и некоторым другим. Если у насекомых из отряда поденок членики переднегруды, среднегруды, заднегруды хорошо обособлены друг от друга и более или менее равномерно развиты, то у медоносной пчелы преобладающее развитие приобретает среднегрудь.

К среднегруды прикрепляются передние крылья, выполняющие основную роль при полете, а внутри нахо-

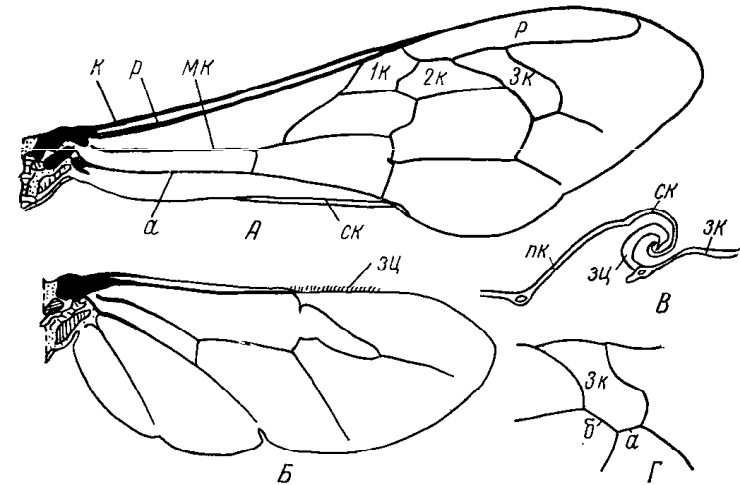


Рис. 9. Крылья пчелы-работницы:

А — переднее, Б — заднее крыло. Жилкование: К — костальная; Р — радиальная; МК — медиально-кубитальная, а — анальная жилка. Ячейки: Р — радиальная; 1К, 2К, 3К — первая, вторая, третья кубитальные ячейки; ск — складка заднего края переднего крыла, с которой скрепляются зацепки (3ц) переднего края крыла; В — участок переднего (пк) и заднего (зк) крыльев, на котором показан способ объединения обоих крыльев при полете посредством складки (ск) переднего крыла и зацепок (3ц) заднего крыла; Г — схема вычисления кубитального индекса (по Алпатову); а, б — отсеки третьей кубитальной ячейки (3К); кубитальный индекс равняется $\frac{а \cdot 100}{б}$ %.

дится основная масса мышц, связанных с движением крыльев. Видоизменение в строении грудного отдела выражается также в том, что тонкие хитиновые перепонки — плейриты, имеющиеся у просто организованных насекомых, у медоносной пчелы сильно хитинизируются, вследствие чего граница между спинным полукольцом (тергитом) и брюшным (стернитом) сгладилась. Швы, проходящие с боков среднегруды, до известной степени помогают различить границу между тергитами среднегруды и ее плейральной областью (рис. 8).

Тергит переднегруды примыкает спереди к среднегруды в виде узкой, разделенной швом пластинки. Сзади от переднегрудного тергита отходит вырост, прикрывающий дыхальце, относящееся к среднегруды (см. «Органы дыхания»). Через это дыхальце в грудные трахеи пчелы могут проникать клещи, вызывающие опасное заболевание у медоносной пчелы — акарапидоз. Плейрит переднегруды не слит с тергитом и как бы входит в состав шейки. К плейриту переднегруды прикрепляется основной членик передней ноги.

Заднеспинка (тергит заднегруды) вместе с проподоумом тесно соединяются со среднегрудью, вследствие чего среднегрудь превращается в массивную слитную коробку, в которой лишь по шовным линиям можно различить границы между отдельными составными частями.

С плейритом среднегруды сочленяется основание средней ноги. Задняя нога причленяется к плейриту заднегруды. Между тергитом среднегруды и ее плейритом находится углубление, покрытое пленкой, где прикрепляется переднее крыло. Находящаяся здесь пленка объединяется с пленкой основания крыла. Место прикрепления переднего крыла прикрывается пластинкой (тегула). Между тергитом и плейритом заднегруды имеется углубление для прикрепления второго крыла. В проподоуме находится третье дыхальце. Второе дыхальце, в заднегруды, слабо выражено и незаметно.

ОРГАНЫ ПЕРЕДВИЖЕНИЯ

Крылья в группе членистоногих появились только у насекомых; они не имеют никакого отношения к ногам и возникли независимо от них. Существует несколько

гипотез о происхождении крыльев насекомых, но ни одна из них не располагает достоверными доказательствами. Строение крыла легче понять, если обратиться к его возникновению на стадии куколки. Крыло сначала имеет вид мешка, отходящего от боковой стенки средне- и заднегруды. Эти мешковидные выпячивания соединяются с полостью тела и содержат кровь, трахеи и нервные ответвления. Стенки мешковидных выростов состоят из клеток эпидермиса, выделяющего на своей наружной поверхности кутикулу, сначала мягкую, но впоследствии затвердевающую. Окончательное формирование крыла происходит после сбрасывания куколочной шкурки. Притоком крови из полости тела крыло расправляется и принимает форму двойной пластинки. Обе пластинки постепенно сближаются и затем срастаются.

На месте трахей и нервов на верхней и нижней пластинке образуются желобообразные выступы; внутренние углубления выступов соединяются и превращаются в полые трубки, за счет которых возникают жилки крыла. Внутри узких щелевидных пространств этих трубок обнаружены трахеи, нервы, кровь. Следовательно, и у взрослого насекомого крыло оказывается живым органом. Жилки крыла взрослой пчелы-работницы представляют своего рода каркас; в пространствах между жилками образуются ячейки. В целом крыло отличается большой прочностью, благодаря чему оно преодолевает сопротивление воздуха при многочисленных взмахиваниях во время полета или при вентилировании.

Крыло пчелы-работницы состоит из пластинки с ее жилками и ячейками и основания (рис. 9). В основании крыла имеется пленка, соединенная со среднегрудью, а в пленку включено несколько хитинизированных пластинок — склеритов, выполняющих роль передаточного механизма при движении крыла. Движение крыла осуществляется системой мышц, расположенных преимущественно внутри среднегруды. Как мышцы крыла, так и управляющие движениями ног, придатков головы, члеников брюшка, а также мышцы внутренних органов относятся к поперечнополосатым. Характерная особенность их состоит в том, что мышечные волокна обладают разным лучепреломлением на различных участках, вследствие чего создается впечатление чередующихся более светлых полос с темными. В физиологическом отношении поперечнополосатая мускулатура по сравнению

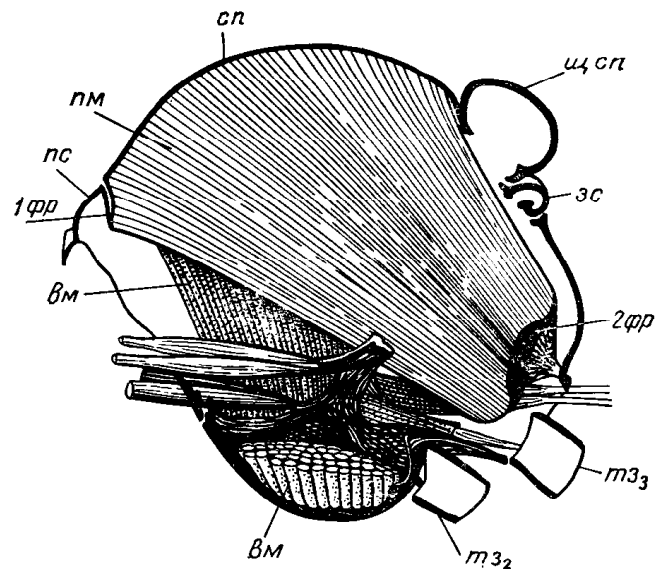


Рис. 10. Непрямые летные мышцы в продольном разрезе через грудь трутня:

щсп — щиток среднеспинки; зс — заднеспинка; 1фр, 2фр — выросты внутреннего скелета груди (фрагмы), к которым прикрепляются продольные летные мышцы; лм — продольные мышцы; влм — вертикальные мышцы; тз₂ — тазик средней ноги; тз₃ — тазик задней ноги.

с гладкой характеризуется способностью к быстрым сокращениям и расслаблениям.

Мускулатура крыла медоносной пчелы состоит из не прямых мышц, не связанных с основанием крыла, и прямых мышц, соединенных с его основанием. Непрямые мышцы играют основную роль при полете. Объем их очень большой, и они почти заполняют полость груди (рис. 10). Одни из не прямых мышц прикрепляются изнутри к скелету грудного отдела в спинно-брюшном направлении. Это вертикальные мышцы. Другие расположены в продольном направлении. При сокращении вертикальных мышц среднеспинка опускается, уплощается, надавливает на основание крыла, крыло поднимается вверх; при последующем расслаблении вертикальных мышц и сокращении продольных крыла опускаются, а среднеспинка приподнимается и становится снова выпуклой (рис. 11). Смена сокращений вертикальных и продольных мышц происходит очень быстро: частота ударов крыла составляет 200—250 в секунду.

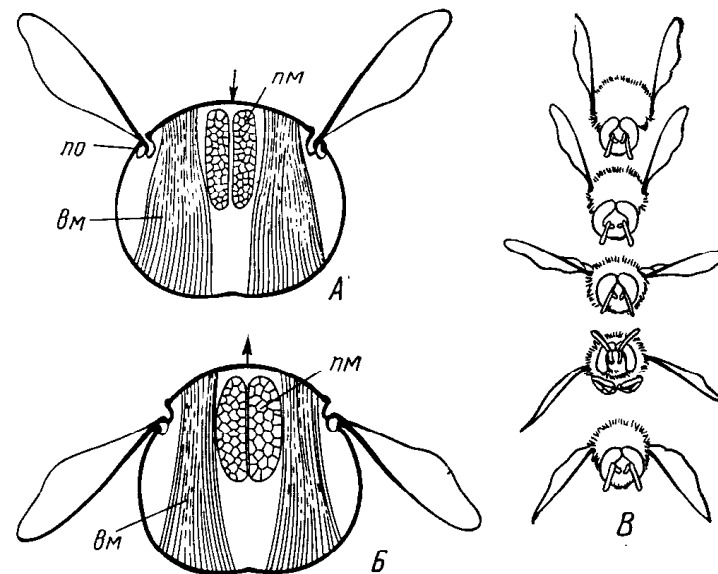


Рис. 11. Схема движения крыла:

А — крылья подняты вверх на плевральном отростке (по) посредством надавливания на их основание спинки груди, вызванного сокращением не прямых вертикальных мышц (вм); Б — крылья опущены вниз вследствие выпрямления спинки груди под влиянием сокращения продольных мышц (лм); В — последовательные положения крыла трутня в полете.

Эти высокочастотные мышцы представляют самую активную из всех сократительных тканей, которые когда-либо возникали у животных в процессе эволюции. Нервные центры не посылают к мышцам крыла двигательных импульсов в таком высоком ритме. Ритм этот превышает скорость электрических процессов на поверхности клеточной мембраны (см. «Нервная система, нервный импульс»). В состоянии сокращений мышцы крыла приходят сами, под действием растяжения. Они работают по принципу резонирующей системы, частота их сокращения определяется степенью их растяжения.

Кроме опусканий и подъемов крыла, при полете происходят и другие изменения в его положении. Сокращением одной из групп прямых мышц передний край крыла опускается, а задний поднимается, сокращением других прямых мышц передний край крыла поднимается, а задний опускается. Крыло также может отводиться вперед и назад. При полете все изменения в положении крыла комбинируются: крыло качается сверху вниз и обратно, перемещается вперед и назад; кроме того, положение плоскости его также меняется. Наблюдения

за вершиной крыла закрепленного насекомого показывают, что вершина его совершает движения в форме восьмерки. При полете насекомого вершина крыла описывает волнообразную линию. Задние крылья не играют самостоятельной роли при полете: посредством крючков (зацепок) на их переднем крае они скрепляются с передним крылом, вследствие чего при полете оба крыла действуют как единая пластинка (рис. 9). В результате движений крыльев с передней стороны пчелы и сверху создается область пониженного, а сзади — повышенного давления воздуха. По этой причине и в результате машущих движений задней мягкой части крыла, действующей в качестве пропеллера, тело пчелы перемещается вперед.

Скорость полета пчелы-работницы около 24 км в час, но на коротких расстояниях она может увеличиваться до 40 км в час. По другим данным, скорость полета пчелы-работницы с ношей нектара и пыльцы составляет в среднем 27,5 км, без ноши колеблется от 12,5 до 33 км в час.

Пчелы избегают полета на большой высоте, в лесу они предпочитают летать по просекам, вдоль дорог.

Наблюдениями Херана и Линдауэра (1963) показано, что пчелы-работницы летают над водой медленнее (6,34 м в 1 с), чем над землей или плавучим мостом (7,93 м в 1 с). При ровной зеркальной поверхности водоема пчелы теряют ориентировку в пространстве, соприкасаются с водой и падают в нее. Это явление исключалось, если поверхность озера была покрыта рябью или при полетах над плавучим мостом. При встречном ветре скорость полета уменьшается, при попутном — увеличивается. Пчелы, приученные летать на кормушку обходным путем, возвращаются в улей по прямой линии.

Во время полета расходуется много энергии за счет потребления сахара. В крови пчел-работниц нормальное его содержание составляет 2%. Если оно снижается до 1%, то пчелы-работницы не могут летать, а когда его концентрация в крови падает ниже 0,5%, вообще прекращают движение. При полете потребление пищи увеличивается в 50 раз. Во время полета расходуется 10 мг сахара в течение часа. С наполненным зобиком пчела может летать в течение 15 минут, преодолевая за это время расстояние в 6—8 км. При продолжении полета расходуются запасы гликогена тела пчелы, который рас-

щепляется на сахара, или же пчеле приходится пополнять запас пищи, собирая новые порции нектара.

Направление полета по отношению к почве и окружающим предметам пчелы оценивают с помощью сложных глаз, а скорость полета — с помощью джонстонова органа (см. «Нервная система, органы чувств»). В местности, не имеющей ориентиров в виде деревьев, кустов и т. п., пчелы-работницы не улетают далее 4,8 км; на местности с неровным рельефом, покрытой деревьями, кустарником, наблюдался полет пчел на расстояние 13,6 км. Однако следует принимать во внимание, что чем дальше источник пищи, тем больше расходуется корма на полет. Установлено, что полноценное использование пчелами медосбора возможно при условии расположения пчелиных семей от главных источников нектара и пыльцы на расстоянии не далее 2 км. По затратам энергии полет для пчелы в 26 раз экономичнее пешего передвижения.

Ноги пчелы-работницы и биологические приспособления на них. Ноги пчелы — расчлененные придатки грудного отдела; как и у всех насекомых, у нее их три пары. Первый членик, которым нога сочленяется с грудным отделом, — тазик (рис. 12); второй членик — вертлуг; третий, более вытянутый, чем первые два, называется бедром; четвертый членик — голень. Оканчивается нога лапкой, состоящей из пяти члеников; первый из них удлинненный, остальные короткие. На последнем членике лапки располагаются коготки с подушечкой между ними (рис. 12, Ж). По обычной поверхности пчела передвигается, опираясь на коготки. При передвижении по глянцевитой поверхности коготки откидываются и пчела пользуется подушечками.

В соответствии с многообразием выполняемых функций на ногах пчелы-работницы имеется ряд приспособлений. Вблизи основания первого членика лапки передних ног, на внутренней стороне находится полулунная выемка с короткими, наподобие гребня, щетинками (рис. 12, А, в3). От конца голени в направлении выемки отходит отросток — клапан с дополнительной пластинкой (рис. 12, А, Д, кл). Выемка и клапан — приспособления для чистки антенн.

Время от времени первый членик лапки передней ноги пригибается к голени, антенна вкладывается в выемку и оказывается как бы закрытой клапаном. Затем при

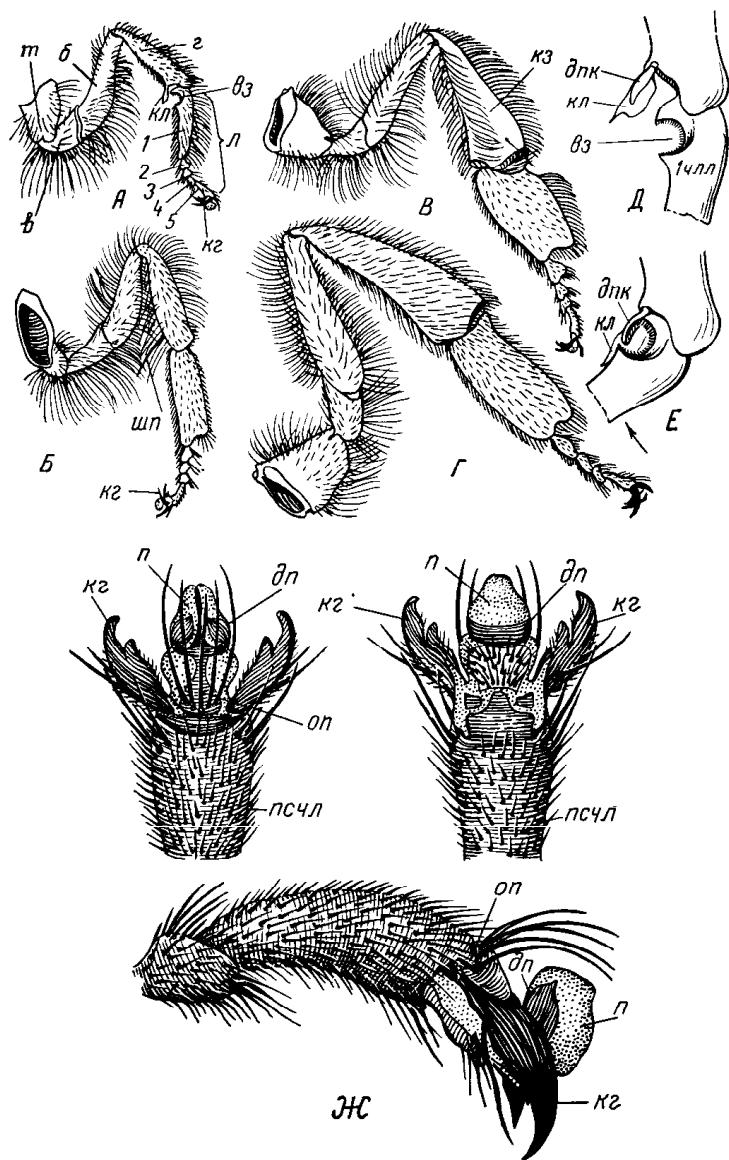


Рис. 12. Ноги пчелы-работницы и биологические приспособления на них:

А — передняя нога пчелы-работницы; т — тазик; в — вертлуг; б — бедро; г — голень; л — лапка (тарзус); 1—5 — членики лапки; кг — коготки; кл — клапан для чистки антенн; вэ — выемка для чистки антенн на первом членике лапки; Б — средняя нога пчелы-работницы; шп — шпорце для сбрасывания обножки; кг — коготки; В — задняя нога пчелы с наружной стороны; кз — корзиночка для сбора обножки; Г — задняя нога матки; Д — выемка для чистки антенн открыта (обозначения см. на позиции Е); Е — положение первого членика лапки с выемкой и клапана во время чистки антенн; кл — клапан; дпк — дополнительная пластинка клапана; вэ — выемка для чистки антенн; Ж — коготковый членик с коготками (вверху слева — вид сверху; справа — вид снизу и внизу — вид сбоку); кг — коготки; оп — опорная пластинка; п — подушечка; дп — дополнительные пластинки; псчл — последний членик лапки.

протаскивании антенны кверху очищается гребнем выемки ее наружная поверхность, а дополнительной пластинкой клапана соскабливаются посторонние частицы с внутренней поверхности антенны. Аппарат для чистки антенн — важное биологическое приспособление. На антеннах располагаются многочисленные органы чувств, в том числе органы обоняния.

Приспособление для чистки антенн имеется не только у пчел-работниц, но и у маток и трутней.

Известно, что обонятельные восприятия играют огромную роль в жизни пчелиной семьи, например, отыскивание по аромату цветков, выделяющих нектар и пыльцу, обнаружение по запаху трутнями маток при акте спаривания, распознавание по запаху особей своей семьи и врагов, вторгающихся в гнездо, восприятие запаха секрета пахучей железы, способствующего объединению пчел в роевой клуб при роении или при вхождении их в новое жилище, восприятие запаха матки.

Вблизи вершины голени с внутренней стороны средней ноги находится игловидный отросток, называемый шпорцем (рис. 12, Б, шп), которым пчела-работница выталкивает из «корзиночки» задней ноги (см. ниже) комочек цветочной пыльцы при возвращении в улей. Наибольшим развитием и по размерам и по морфологическим приспособлениям отличается задняя нога пчелы-работницы. На наружной стороне голени задней ноги имеется небольшое углубление, окаймленное дугообразно изогнутыми хитиновыми волосками. Это образование называется корзиночкой (рис. 12, В, кз). В нее укладывается пыльцевой комочек при работе пчелы на цветках, получивший название «обножки». На внутренней стороне первого членика лапки располагаются правильными рядами (9—10 рядов) короткие жесткие хитиновые щетинки, в совокупности получившие название «щеточки» (рис. 13). Вместе с корзиночкой щеточка используется пчелой-работницей при сборе цветочной пыльцы. По нижнему краю голени задней ноги с внутренней стороны располагаются в один ряд острые зубцы, образуя пыльцевой гребешок (о механизме сбора цветочной пыльцы см. «Пища, пищеварение»). Щеточками задних ног пчелы-работницы пользуются также для извлечения восковых пластинок с восковых зеркалец брюшных полуколец (четвертого — седьмого стернитов брюшка) и передачи их мандибулам.

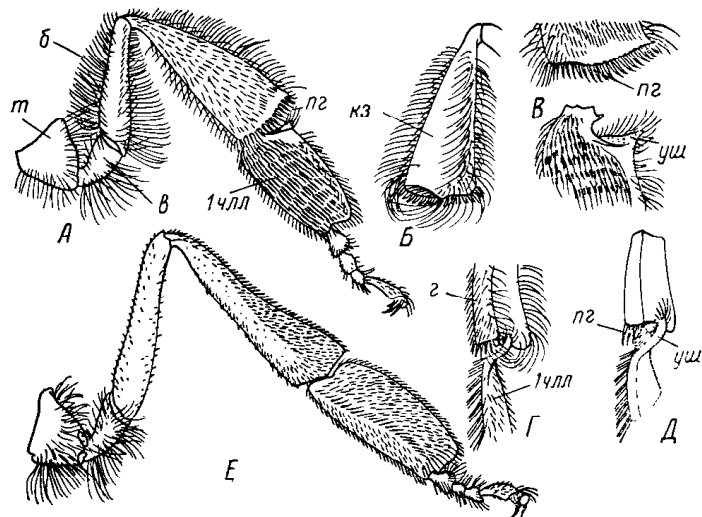


Рис. 13. Задняя нога пчелы-работницы и трутня:

А — правая задняя нога пчелы-работницы (внутренняя поверхность); т — тазик; в — вертлуг; б — бедро; г — голень; пг — пыльцевой гребешок; 1члл — первый членик лапки со щеточкой; Б — корзиночка (кз) для сбора пыльцы на наружной поверхности голени задней ноги; В — концевая часть голени и основание первого членика лапки; пг — пыльцевой гребешок; уш — ушко; Г — положение голени и начальной части первого членика лапки задней ноги при спрессовывании пыльцы; Д — то же самое, волоски удалены; Е — правая задняя нога трутня (вид сзади).

Шпорца, корзиночки, пыльцевого гребешка и щеточки у маток и трутней нет в связи с их неспособностью выполнять функцию сбора пищи (рис. 12, Г, рис. 13, Е).

СТРОЕНИЕ БРЮШКА

Брюшко пчелы-работницы и матки состоит из различимых снаружи шести сегментов, а у трутня — из семи. Следует иметь в виду, что, кроме шести сегментов, имеется еще один — первый брюшной сегмент (промежуточный), который входит в состав грудного отдела. Поэтому в морфологическом отношении перетяжка между грудью и брюшком является границей между первым и вторым сегментами брюшка. Внутри конусообразного заднего сегмента брюшка пчелы-работницы и матки имеются рудименты последнего (морфологически восьмого) сегмента в виде двух пластинок, несущих стигмы (стигмоносные пластинки).

Стенка каждого сегмента брюшка состоит из двух

полуколец — более крупного, спинного, называемого тергитом (рис. 14, А, Б, т), и небольшого по размерам брюшного полукольца — стернита (рис. 14, А, Б, ст). Тергиты и стерниты соединены между собой тонкой хитиновой перепонкой. Каждое брюшное кольцо соединяется с соседним также хитиновыми перепонками, причем предыдущее кольцо как бы прикрывает последующее кольцо. Такой способ соединения колец между собой и тергитов со стернитами обуславливает возможность расши-

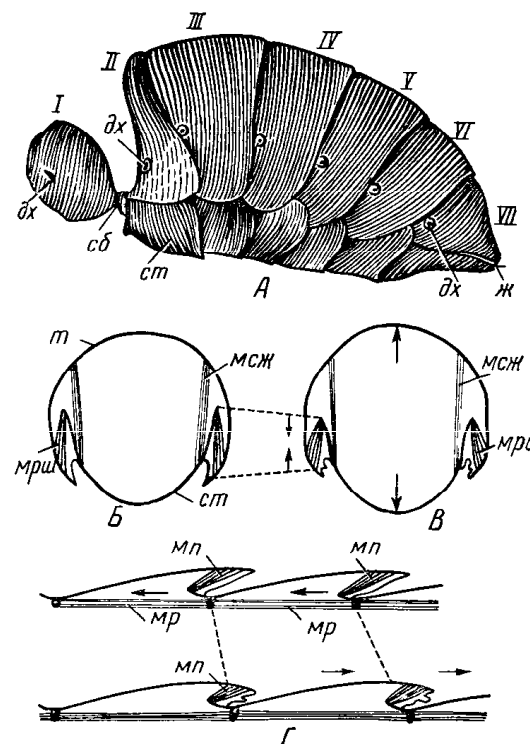


Рис. 14. Брюшко пчелы-работницы:

А — общий вид сбоку; I — первый тергит, вошедший в состав груди; II—VII — второй — седьмой тергиты брюшка (порядковый номер стернитов и тергитов брюшка принимается в данном случае с учетом факта включения первого сегмента брюшка в состав грудного отдела, поэтому первый стернит брюшка за стебельком будет вторым стернитом, а первый тергит соответственно вторым тергитом); сб — стебелек; дх — дыхальца (стигмы); ст — стерниты; ж — жало; Б, В — схема движений сегментов брюшка в поперечном направлении; мсж — мышца-сжиматель, при сокращении которой тергиты (т) и стерниты (ст) брюшка уплощаются; мрш — мышца-расширитель, при сокращении которой тергиты и стерниты расправляются, становятся более выпуклыми; Г — схема движений сегментов брюшка в продольном направлении; мр — мышца-ретрактор, под действием которой членики брюшка втягиваются; мл — мышца-протрактор, при сокращении которой членики брюшка выправляются, а брюшко удлиняется.

рения брюшка в продольном и вертикальном направлениях. Способность брюшка к увеличению в объеме имеет биологическое значение: главным образом в брюшке пчелы-работницы находятся органы пищеварения, а у матки и трутня значительное место занимают органы размножения.

При наполнении медового зобика нектаром, медом, водой объем брюшка пчелы увеличивается, что вызывает необходимость его расширения. То же самое наблюдается, когда в течение зимнего периода задняя кишка пчелы наполняется каловыми массами. У молодой матки, только что вышедшей из маточника, брюшко кажется длинным, крупным по той причине, что после завершения метаморфоза она не успела еще освободить кишечник от экскрементов. Через некоторое время брюшко матки становится меньше по объему; после же спаривания с трутнем начинают увеличиваться яйцевые трубочки с развивающимися яйцеклетками, вследствие чего и брюшко матки становится более крупным.

Брюшко трутня отличается следующими особенностями: со спинной стороны довольно хорошо выражен восьмой тергит, стерниты этого сегмента заметны лишь сбоку в виде небольших пластинок; девятый стернит слабо хитинизирован, недоразвит, зато тергит этого сегмента хорошо хитинизирован и несет две пары пластинок, между которыми находится половое отверстие. При акте спаривания совокупительный орган трутня выворачивается наружу между пластинками (см. «Размножение»).

На стернитах брюшка пчелы-работницы, с четвертого по седьмой, имеется по два более тонких и светлоокрашенных участка хитина, называемых восковыми зеркальцами (рис. 22). Такое название эти участки получили оттого, что на них в виде тонких пластинок отлагается воск. Под восковыми зеркальцами с внутренней стороны находятся видоизмененные подкожные клетки, выполняющие функцию восковыделения (см. «Пчелиное гнездо»).

С помощью брюшка осуществляются дыхательные движения, что особенно хорошо заметно при наблюдении за пчелой, возвратившейся с полета и опустившейся на прилетную доску: кольца брюшка у нее то вдвигаются (одно в другое), то выдвигаются. Дыхательные движения брюшка возможны вследствие того, что мыш-

цы тергита и стернита каждого его сегмента соединены с тергитом и стернитом соседнего сегмента. Между тергитом и стернитом заднего сегмента брюшка находятся жалоносный аппарат, заднепроходное (анальное) и половое отверстия.

С грудным отделом, точнее со своим первым сегментом, вошедшим в состав груди, брюшко сочленяется при помощи суженной части — стебелька. Стебелек образован задней частью первого брюшного сегмента и передней частью второго сегмента брюшка. Способ соединения брюшка с грудным отделом с помощью стебелька вместе с особенностями соединения друг с другом тергитов и стернитов обуславливает самые разнообразные ловкие и быстрые движения, необходимые пчелы-работнице при выполнении многочисленных и сложных функций.

Итак, тело пчелы-работницы, матки и трутня состоит из трех хорошо отграниченных участков — головы, груди, брюшка. Эти отделы отличаются не только морфологически, но и по выполняемой функции. На голове сосредоточены органы чувств, ротовой аппарат, внутри головы — мозг, основной регулятор поведения пчелы. На груди расположены органы передвижения — крылья и ноги с их специальными приспособлениями. Брюшко —местилище органов пищеварения, кровообращения, дыхания, выделения и органов воспроизведения. Хотя отмеченный план строения свойствен всем насекомым, у медоносной пчелы в соответствии с общим высоким уровнем организации он выражен наиболее отчетливо и достигает наивысшего совершенства, возможного для класса насекомых.

Контрольные вопросы

1. Как устроены наружные покровы пчелы-работницы, матки и трутня и какова их функция? 2. Из каких отделов состоит тело пчелы-работницы и какую роль выполняет каждый из них? 3. В каком отделе тела у пчелы-работницы, матки, трутня находится первый брюшной сегмент? 4. Из каких частей состоит нога пчелы-работницы? 5. Какие биологические приспособления имеются на ногах пчел-работниц? 6. Почему ни пчелы-работницы, ни матки, ни трутни не могут жить самостоятельно? 7. Расскажите об устройстве ротового аппарата у пчелы-работницы и его функции. 8. Зависит ли скорость полета пчелы от направления ветра?

Анатомия и физиология

ОРГАНЫ ПИЩЕВАРЕНИЯ

Для получения энергии, построения и восстановления тканей пчеле, как и другим животным, требуется пища, содержащая углеводы, жиры, белки, воду, минеральные соли и витамины. За счет углеводов, жиров и белков организм пчелы получает энергию. Витамины, минеральные соли, вода хотя и не служат источником энергии, но необходимы для нормального хода физиологических процессов. Питательные вещества после поступления в кишечник, вступая в химические реакции, расщепляются на более простые составные части; эти простые элементы идут на построение тканей организма пчелы. Некоторые вещества окисляются, в результате чего выделяется энергия, необходимая для осуществления разных процессов: движения, образования тепла и др. Совокупность химических реакций и связанные с ними процессы жизнедеятельности получили название обмена веществ.

Различают следующие типы обмена веществ: основной, углеводный, белковый, жировой.

Под основным обменом имеют в виду такую форму жизненных процессов, при которой энергия затрачивается в замедленном темпе. Уровень основного обмена лишь поддерживает жизнь в клетках организма. Принято измерять интенсивность процесса обмена веществ вычислением потребляемого организмом кислорода и выделяемого углекислого газа. Отношение количества выделенного углекислого газа к количеству потребленного кислорода называется дыхательным коэффициентом (ДК). Главные группы питательных веществ характеризуются определенной величиной дыхательного коэффициента. Дыхательный коэффициент можно проиллюстрировать на примере окисления глюкозы: $C_6H_{12}O_6 + 6O_2 = 6CO_2 + 6H_2O + \text{энергия}$. В данном случае на каждую молекулу использованного кислорода выделяется одна молекула углекислого газа. Такой дыхательный коэффициент будет равен единице ($CO_2 : O_2 = 1 : 1$).

Для всех углеводов величина дыхательного коэффициента также составляет единицу. Для жирового обмена дыхательный коэффициент равен 0,70—0,72, для белков — 0,703. Процессы обмена в организме сопровождаются превращением химической энергии в другие ее формы — тепловую, механическую, лучистую и электрическую. Вещества, богатые энергией, превращаются в вещества с меньшим ее содержанием, высвобождая энергию в той или иной форме.

В отличие от других насекомых медоносные пчелы-работницы потребляют пищу не только для собственного питания, но и для кормления матки, трутней и многочисленных личинок. В процессе эволюции вида у рабочей особи медоносной пчелы выработался инстинкт накопления запасов пищи — меда и перги. Эта особенность питания пчелы-работницы находит свое отражение в строении и функции ее органов пищеварения.

Пищеварительный канал пчелы-работницы состоит из передней, средней и задней кишки. Передняя и задняя кишки развиваются из эктодермы*, а средняя — за счет энтодермы**. Передняя кишка пчелы включает глотку, пищевод, медовый зобик и клапан. Глотка расположена в голове. Перед глоткой в голове находится особое расширение — цибарий, превращенный в насосывательный аппарат (рис. 15, *цб*). Передняя стенка цибария пятью мышцами соединяется с внутренней стенкой головного склерита — клипеуса***. Сокращением этих мышц емкость насоса увеличивается, вследствие чего жидкие вещества из временной полости хоботка вовлекаются внутрь насоса. В следующий момент круговой мышцей — компрессором — замыкается суженная передняя часть насоса вместе с ротовым отверстием, и содержимое насосывательного отдела глотки препровождается в глотку, а оттуда — в пищевод. Пищевод — узкая трубка, около 4 мм длиной, проходит через весь грудной отдел и в брюшке вступает в широкий мешковидный медовый зобик (цв. табл. I, рис. 1, 6; цв. табл. II, рис. 2, 3, 4, *мз*). Изнутри стенка пищевода выстлана эпителиальными

* Эктодерма (эктос — наружный, дерма — кожа) — наружный зародышевый листок; за счет него у животных развиваются внешние покровы, нервная система, органы чувств, передняя кишка, задняя кишка.

** Энтодерма (энтос — внутренний) — внутренний зародышевый листок; за счет него развиваются средняя кишка и связанные с ней железы.

*** Клипеус — часть головной капсулы между лобной пластинкой и верхней губой.

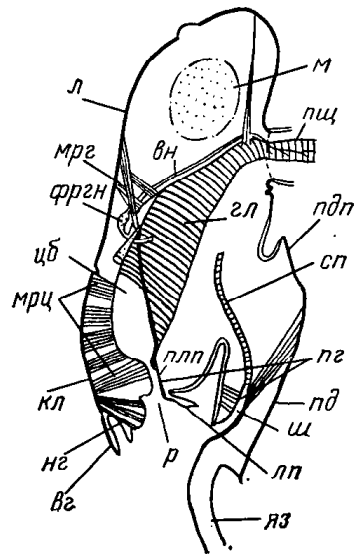


Рис. 15. Вертикальный разрез головы пчелы-работницы:

м — мозг; фрзгн — фронтальный (лобный) ганглий; вч — возвратный нерв; л — лоб; кл — клипеус; вг — верхняя губа; нг — надглоточник; пдп — подбородок; пд — подбородок; яз — язычок; пг — подглоточник (гипофаринкс); лп — лопасть подглоточника; ш — шприц; сп — слюнной проток; р — рот; цб — цибарий; гл — глотка; пц — пищевод; мрц — мышцы-расширители цибария; мрг — мышцы-расширители глотки.

клетками, которые, в свою очередь, покрыты хитиновой оболочкой. Кнаружи от эпителиального слоя располагаются продольные, а далее кольцевые мышцы. Стенки медового зобика имеют сходное с пищеводом строение, но отличаются большей складчатостью эпителия и сильнее развитыми мышцами. Медовый зобик сообщается со следующим отделом кишечника — средней кишкой — посредством измененного конечного участка передней кишки, так называемого клапана (цв. табл. II, рис. 3 и 4, гк, рк). Клапан состоит из головки, расположенной внутри медового зобика, шейки (на границе между зобиком и средней кишкой) и рукава, спускающегося в среднюю кишку. В головке клапана четыре створки. При их замыкании содержимое медового зобика не может проникнуть в среднюю кишку, а

при открывании жидкость проходит в нее.

Средняя кишка — главный отдел кишечника, в котором осуществляется переваривание пищевых продуктов и их усвоение. Она представляет собой широкую, изогнутую трубку около 1 см длиной с множеством поперечных борозд (цв. табл. I, рис. 1, 6). Эпителий средней кишки отличается сильной складчатостью, благодаря чему увеличивается пищеварительная поверхность кишечника и создаются условия для увеличения способности всасывания средней кишки. Эпителий средней кишки покрыт снаружи кольцевыми мышцами и затем продольными. За средней кишкой располагается задняя кишка, состоящая из тонкой трубковидной части и широкого мешковидного конечного отдела кишечника —

прямой, или ректальной, кишки. В стенках ректальной кишки залегает шесть валикообразных ректальных желез (цв. табл. I, рис. 1, 6; цв. табл. II, рис. 2, рж). Прямая кишка открывается между тергитом и стернитом последнего сегмента брюшка заднепроходным, или анальным, отверстием.

ГОЛОВНЫЕ И ГРУДНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

У пчелы-работницы, матки и трутня в числе других желез имеются железы, расположенные в голове и частично в груди (рис. 16). Некоторые из них обслуживают пищеварительные процессы, другие (у пчелы-работницы) вырабатывают вещество, входящее в состав молочка, третьи (у матки) выделяют вещества, оказывающие влияние на физиологию и поведение пчел-работниц.

В мембране, сочленяющей мандибулы с головой, с внутренней стороны открывается проток *мандибулярных (верхнечелюстных) желез*, расположенных в голове над основанием мандибул (рис. 16, А) и имеющих вид двухлопастных мешочков. Биохимическими исследованиями установлено, что мандибулярные железы пчел-работниц секретируют вещество, входящее в состав молочка, которым пчелы-работницы вскармливают личинок. Наиболее крупными по размерам оказываются мандибулярные железы матки. Этот факт, остававшийся непонятным долгое время, недавно получил разъяснение. Батлер (Англия) установил, что мандибулярные железы матки секретируют комплекс так называемых маточных веществ, которые тормозят развитие яйцеклеток в яичниках пчел-работниц и задерживают проявление инстинкта роения. Недостаток в пчелиной семье маточных веществ вызывает развитие яйцеклеток у пчел-работниц (появление анатомических трутовок), побуждает их к замене старой матки новой или к отстройке роевых маточников и роению.

На границе между подбородком и язычком нижней губы открывается проток *нижнегубной железы*. Последняя состоит из двух пар желез. Одна пара их помещается в затылочной области головы, позади мозга (*заднеголовная железа*), а другая — в передней половине груди под пищеводом между мускулатурой крыла (*груд-*

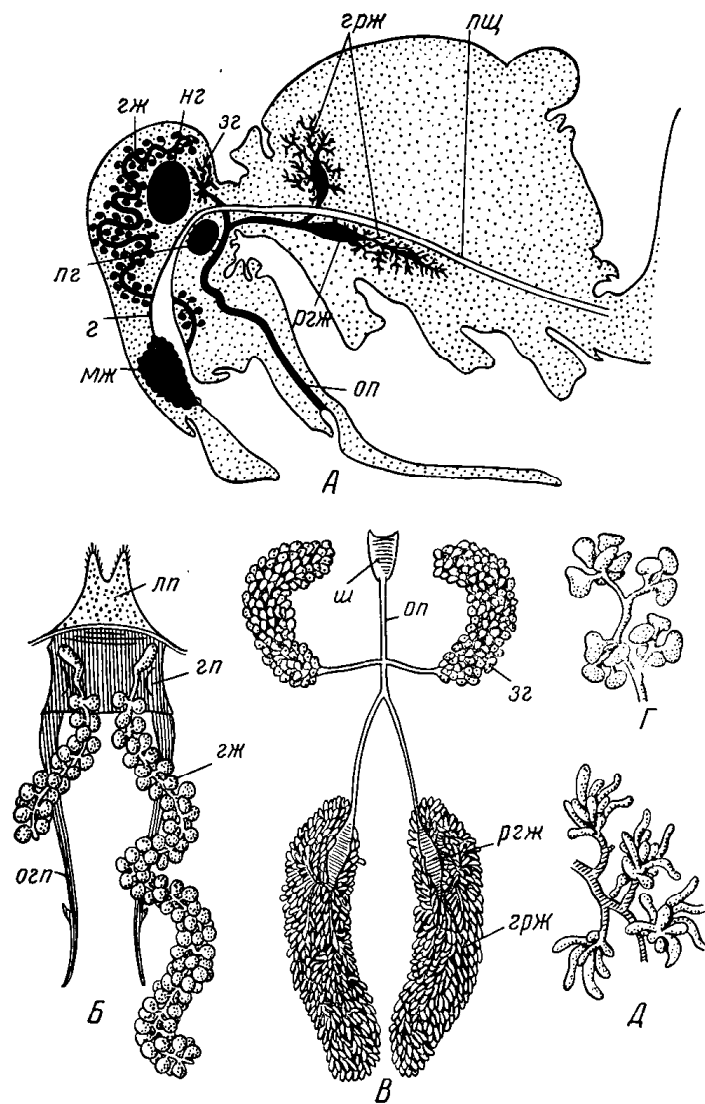


Рис. 16. Головные и грудные железы пчелы-работницы:

А — схема расположения головных и грудных желез в продольном разрезе; нг — надглоточный ганглий головного мозга; пг — подглоточный ганглий головного мозга; г — глотка; иц — пищевод; мж — мандибулярные железы; гж — гипофарингеальные железы; зг — заднеголовные железы (заднеголовная ветвь нижнегубной железы); грж — грудные железы (грудная ветвь нижнегубной железы); ргж — резервуар грудной железы; ол — общий проток заднеголовных и грудных желез; Б — гипофарингеальные (глоточные) железы; лп — лопасть подглоточника; гп — гипофарингеальная пластинка; гж — гипофарингеальные железы; огп — отросток гипофарингеальной пластинки; В — заднеголовные (зг) и грудные (грж) железы; ргж — резервуар грудной железы; ол — общий проток заднеголовной и грудной желез; ш — шприц; Г — детали строения заднеголовной железы; Д — детали строения грудной железы.

ная железа). Заднеголовная железа состоит из пузыревидных многоклеточных долек (рис. 16, Г). Дольки грудной железы цилиндрической формы (рис. 16, Д). На переднем конце каждой грудной железы имеется по резервуару, от которого отходит к голове проток, соединяющийся у затылочного отверстия с протоком другой стороны в непарный проток, направляющийся к подбородку. Еще до вступления в толщу подбородка непарный проток принимает с той и другой стороны по протоку от заднеголовной железы (рис. 16, А, В). Секрет грудной железы близок к нейтральному и состоит из двух хорошо обособленных жидкостей: одна из них водянистая, почти свободная от солей, другая маслянистая, близкая к жировому телу пчелы. Грудные железы содержат немного маслянистого вещества даже в том случае, когда заднеголовные переполнены им. Пчелы-работницы, питающиеся сухим сахаром, растворяют его секретом нижнегубных желез.

Заднеголовная железа у матки лучше развита, нежели у пчелы-работницы, а у трутня она недоразвита. Грудная железа у пчелы-работницы и матки развита одинаково, у трутня — в меньшей степени.

В гипофарингеальной пластинке головы (рис. 16, Б) у пчел-работниц открываются протоки парной гипофарингеальной железы*. Сама железа располагается впереди и позади зрительных лопастей мозга (рис. 16, А) и отличается от других желез значительной длиной (рис. 16, Б). Состоит гипофарингеальная железа из многочисленных альвеол, впадающих в проток. Гипофарингеальные железы выделяют секрет, являющийся одной из составных частей молочка. Кроме того, они секретируют фермент инвертазу, играющую огромную роль при расщеплении сложного тростникового сахара нектара на простые сахара, характерные для меда.

У маток и трутней гипофарингеальных желез нет; это связано с тем обстоятельством, что ни матка, ни трутня не принимают участия в переработке нектара в мед и в уходе за личинками.

Так как слюнными называют железы, принимающие участие в пищеварительных процессах, то называть описанные выше железы слюнными можно лишь условно.

* Прежде гипофарингеальную пластинку называли глоточной, а по ней и железы именовались глоточными. Правильнее же называть их, согласно Снодграссу, гипофарингеальными.

ПИЦА МЕДОНОСНОЙ ПЧЕЛЫ

Пчелы-работницы питаются пылью растений, содержащей белки, жиры, витамины, и нектаром — источником углеводов. Им также необходимы вода и минеральные соли.

Нектар — сахаристая жидкость, выделяемая особыми железистыми клетками, находящимися в нектарниках растений. В большинстве случаев нектарники расположены внутри цветков, но встречаются растения с внецветковыми нектарниками. В нектаре содержатся простые сахара — фруктоза и глюкоза, а также сложные — сахароза (дисахарид) и в небольших количествах мальтоза, мелибиоза (дисахариды), рафиноза (трисахарид). Их содержание в нектаре разных растений непостоянно.

Концентрация сахаров в нектаре колеблется в широких пределах (по некоторым сообщениям, от 3 до 76%). В нектаре липы сахаров бывает от 22 до 72%, в нектаре красного клевера — от 15 до 71%. Пчелы-работницы не собирают нектара, сахаристость которого ниже 4,25%. В нектаре растений, посещаемых пчелами-работницами, сахаров содержится в среднем 20—40%. Наиболее активно пчелы-работницы собирают нектар, содержащий около 50% сахаров. Кроме сахаров, в нектаре обнаружены в небольших количествах белковые вещества, органические соли и минеральные вещества.

Другую важнейшую часть пищи — белковые вещества — пчелы-работницы получают из пыльцы.

Пыльца — это мужские половые клетки, вырабатываемые цветковыми растениями в пыльниках тычинок. В режиме питания пчелиной семьи роль пыльцы исключительно велика. Она является источником белков, витаминов, жиров, минеральных и некоторых других веществ.

Из витаминов в пыльце содержится витамин С, витамины комплекса В — фолиевая кислота, рибофлавин, пантотеновая, никотиновая кислоты и др.

Переработка нектара. Пчела-сборщица, возвратившись с ношей нектара в улей, передает его одной или трем и более ульевым пчелам-работницам. При этом сборщица широко раздвигает мандибулы, и капля нектара, отрываемая из медового зобика, появляется у основания хоботка. Ульевая пчела-приемщица хоботком

всасывает каплю (рис. 17, А).

Концентрация нектара, находящегося в медовом зобике пчелы-сборщицы, во время ее перелета от источника корма до улья не изменяется, но к нему добавляется порция секрета из слюнных желез. Избыточная вода удаляется уже после того, как нектар будет сложен в соты. Пчела-приемщица, получившая каплю нектара от сборщицы, может в случае обильного медосбора непосредственно отложить его в ячейку. Обычно же она подвергает его обработке, то отрывая между частями хоботка каплю нектара, то забирая снова в медовый зобик. Процесс этот иногда может продолжаться минут 20 (рис. 17, Б). Затем капля обработанного таким образом нектара откладывается в ячейку сота (рис. 17, В). Благодаря описанной манипуляции уже через час после доставки нектара в улей концентрация его повышается с 45 до 60%. Дальнейшее удаление воды до 80-процентной концентрации сахаров, свойственной меду, происходит уже в сотах.

В ульях с нормальной вентиляцией выпаривание воды продолжается от одного до пяти дней. Уменьшение вентиляции задерживает удаление из нектара воды более чем на 21 день. Испарению воды из нектара содействует усиленное проветривание пчелами-работницами гнезда. Подсчитано, что на удаление из улья каждых

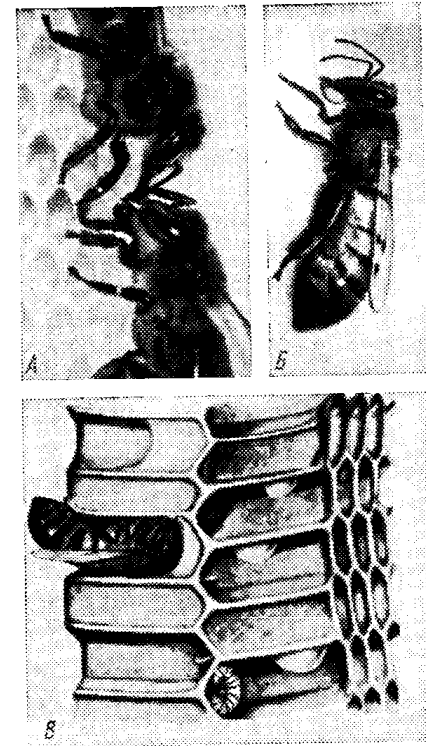


Рис. 17. Некоторые фазы переработки нектара до складывания его в ячейку в виде незрелого меда: А — пчела-сборщица (внизу) передает нектар молодой пчеле-работнице; Б — молодая пчела-работница выпаривает нектар; В — молодая пчела-работница откладывает нектар или незрелый мед в ячейку; иногда капельки нектара подвешиваются на боковой стенке ячейки (см. ячейки с правой стороны от средостения сота).

450 г воды затрачивается около 100 г сахара. Одновременно с удалением воды и повышением концентрации нектара происходит химический процесс под воздействием фермента* инвертазы, которая расщепляет сложный тростниковый сахар на простые сахара — глюкозу и фруктозу. В результате этого процесса резко уменьшается содержание сложных сахаров (если в нектаре их концентрация в некоторых случаях достигает 20%, то в меде сложных сахаров обычно не более 3%). Кроме простых сахаров, в мед из нектара переходят азотистые и минеральные вещества, органические кислоты; привносятся в него витамины (вместе с пыльцевыми зернами), а также вещества, секретируемые железами пчелы. Когда концентрация сахаров в меде достигнет примерно 80%, пчелы-работницы запечатывают его восковой крышечкой.

Биологический смысл переработки сложных сахаров нектара на простые и удаления избыточного количества воды, а также запечатывания ячеек с медом восковыми крышечками очевиден: концентрированный и запечатанный мед не подвергается длительное время брожению, а простые сахара легче устваиваются организмом пчелы. Это имеет исключительно важное значение для благополучной зимовки, в течение которой пчелы в улье не испражняются. Лишняя затрата энергии на переработку сложных сахаров повлекла бы излишнее потребление пищи и как следствие — переполнение задней кишки экскрементами.

Если нектар и мед обеспечивают углеводное питание, то белки и витамины пчелы получают только из пыльцы растений. Белково-витаминное питание необходимо взрослым пчелам-работницам в первую половину их жизни, когда они занимаются выкармливанием личинок, выделяют воск при постройке сотов, кормят матку богатым белками и витаминами кормом — молочком. Словом, нормальная жизнедеятельность пчелиной семьи не могла бы осуществляться без белково-витаминного питания ее особей. Этим объясняются сложные приспособления в хитиновом скелете пчелы-работницы для сбо-

* Ферментами, или энзимами, называют вещества белковой природы, которые регулируют все химические реакции, протекающие в организме; каждый фермент регулирует определенную химическую реакцию.

ра цветочной пыльцы (см. «Внешнее строение пчелы»).

Выделение нектара, окраска цветков, запах, избыточная выработка пыльцы должны рассматриваться как развившееся у растений приспособление для привлечения насекомых, которые переносом пыльцы с одного растения на другое того же вида содействуют их перекрестному опылению.

Накапливание пыльцевых зерен в виде обножек в корзиночках задних ног пчелы-работницы впервые описал Кастиль (1912). С передней части головы, ее придатков, с передней области груди пыльцевые зерна пчела счищает волосками передних ног. С задней части головы и заднего участка груди она сметает пыльцу средними ногами, ими же принимает она пыльцу с передних ног. С брюшка пчела удаляет пыльцу щеточками задних ног; на них же поступает пыльца со средних ног. Затем быстрым движением пыльцевого гребешка на конце голени задней ноги пыльца со щеточки противоположной ноги подводится к месту сочленения голени с первым члеником лапки, отсюда надавливанием основания первого членика лапки комочек пыльцы препровождается в углубление на наружной стороне голени, окаймленное волосками, — корзиночку. Попеременными движениями пыльцевых гребешков и последовательных препровождений пыльцы в корзиночки пыльца складывается в обе корзиночки в виде пыльцевых комочков — обножек (рис. 18, А, Б, В).

Направляемые в корзиночку пыльцевые комочки поддерживаются дугообразно изогнутыми волосками корзиночки (рис. 13, Б). Для нормального накапливания пыльцевых обножек в корзиночках обеих задних ног большое значение имеет крупный одиночный волосок-веретено в основании корзиночки, вокруг которого обножка обволакивается. Опытами показано, что после ампутации волоска-веретена нарушается симметричное формирование обножки (рис. 19, слева, а).

При изобилии пыльцы, что нередко наблюдается в утренние часы, в таких цветках, как маки и одуванчики, пчела-сборщица затрачивает на набирание полной ноши 3—4 минуты; в другое время на это может потребоваться 20 минут и больше. Сказанное относится, разумеется, лишь к тем пчелам, которые сосредоточивают все свои усилия на сборе пыльцы и не разделяют их между добыванием нектара и пыльцы. Некоторые цвет-

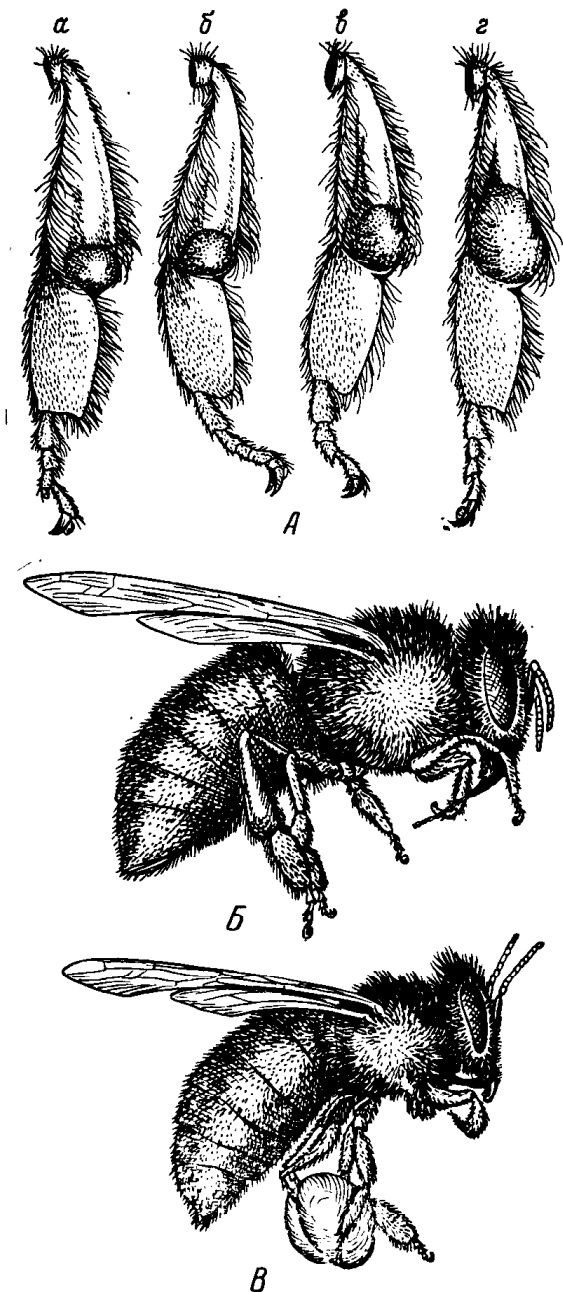


Рис. 18. Формирование ноши пыльцы (обножки):
 А — последовательные фазы наполнения корзиночки пыльцой; Б — превращение пчелой-работницей пыльцы со щеточек в корзиночки во время полета, В — сборщица пыльцы во время полета с обножкой в корзиночках задних ног. Средними ногами она оформляет пыльцевой комочек.

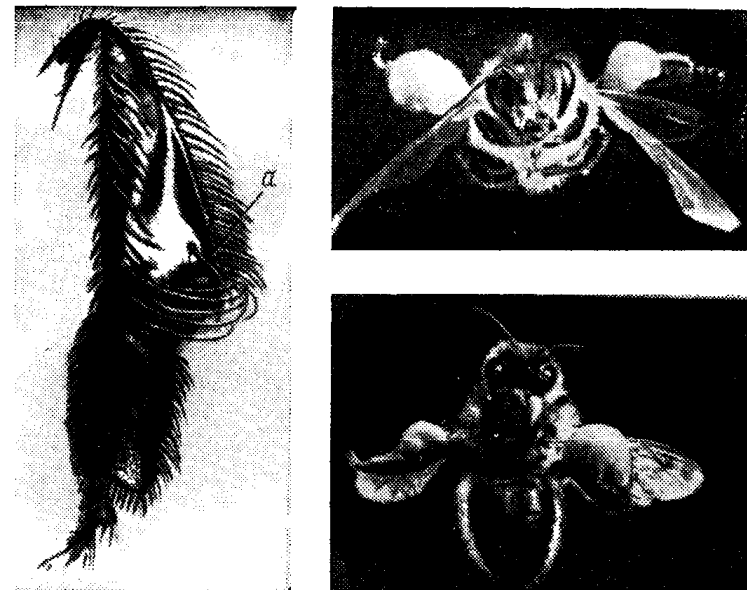


Рис. 19. Волосок-веретено на дне корзиночки пчелы-работницы и его значение для образования полновесной обножки. Слева — корзиночка на голени задней ноги пчелы-работницы (а — волосок-веретено), справа — две экспозиции одной и той же сборщицы пыльцы с обножкой, собранной ею после удаления волоска-веретена с голени левой задней ноги.

ки, например у мака и березы, продуцируя пыльцу, не отделяют нектар, а потому посещаются пчелами, собирающими именно пыльцу. Цветки клевера, одуванчика, плодовых деревьев и многие другие вырабатывают как нектар, так и пыльцу, и часто можно видеть, как пчела-работница в одно посещение с одного и того же цветка собирает оба вида корма. Представляется вполне очевидным, что в последнем случае пчелы в первую очередь отыскивают нектар, а сбор и укладывание пыльцы носят побочный характер. Вследствие того, что пчелы, собирающие пыльцу на цветках, продуцирующих, кроме того, и нектар, время от времени насасывает немного нектара, не всегда легко решить, является ли данная пчела сборщицей пыльцы или нектара.

По Парку (1922), масса обножки зависит от вида растения, с которого она собирается: с ильма — 11 мг, маиса — 14 мг, с яблони — 25 мг, с твердого клена — 29 мг; средняя масса 233 обножек

с семи видов растений — 15 мг. Ризга (1936) нашел, что средняя масса обножки находится в обратной зависимости от силы ветра и увеличивается с повышением температуры (18 мг при 10—14°, 20 мг при 14—18°, 23 мг при 18—22°). По данным А. Маурицио (1953), средняя масса обножки с растений 35 различных видов колебалась между 8,4 мг с вереска и 22 мг с конского каштана.

Уложенная в корзиночку обножка увлажняется нектаром или медом, отрыгиваемым пчелой-работницей из медового зобика. Принесенную в улей обножку пчела посредством шпорца на конце голени средней ноги выталкивает в ячейку. Ульевые пчелы утрамбовывают обножку головой. Когда заканчиваются укладка и уплотнение обножки (ячейка не заполняется доверху), пчелы-работницы заливают ее медом; сахара меда под действием бактерий бродят, вследствие чего образуется молочная кислота — хорошее консервирующее вещество. Переработанная в улье пыльца называется пергой. Для полного развития одной пчелы-работницы потребляется около 0,1 г перги. Следовательно, для сильной пчелиной семьи, в которой за весенне-летний сезон выводится до 200 000 пчел-работниц, требуется 20—30 кг пыльцы.

ПИЩЕВАРЕНИЕ

Расщеплению поступающих в кишечник пчелы-работницы с пищей сложных белковых веществ, углеводов и жиров на более простые, пригодные для усвоения, способствуют ферменты, вырабатываемые в организме пчелы. Гипофарингеальными железами секретруются ферменты инвертазы и диастаза. Выше отмечено, что инвертаза расщепляет сложный сахар — сахарозу на простые сахара — фруктозу и глюкозу. Диастаза расщепляет крахмал до глюкозы.

В силу общественной жизни медоносной пчелы процессы пищеварения у нее отличаются своеобразием. По существу, переработка сложных сахаров нектара на простые сахара представляет собой начальный этап пищеварения. При этом у одиночных насекомых продукты расщепления — простые сахара — поступают непосредственно в кишечник и далее через его стенку в кровь, у медоносной же пчелы, помимо индивидуального потребления, простые сахара в составе меда складываются в виде резервных веществ для последующего потребления всей пчелиной семьей:

Основные процессы пищеварения протекают в средней кишке. Эпителий ее выделяет ферменты диастазу, инвертазу, триптазу, липазу. Триптаза расщепляет белки, липаза — жиры. Простые сахара, попадая в полость средней кишки, например при питании медом или оказываясь в ней в качестве продуктов расщепления ферментами средней кишки сложных сахаров и крахмала, через стенку средней кишки проникают в кровь. Белковые вещества разлагаются триптазой на аминокислоты, которые усваиваются эпителием средней кишки и далее поступают в кровь. Фермент липаза расщепляет жиры на глицерин и жирные кислоты. Жирные кислоты вступают в реакции со щелочами, образуя соли, или мыла. Глицерин и мыла также усваиваются стенками средней кишки.

Важную роль в процессах пищеварения играет особая пленчатая оболочка (перитрофическая мембрана), образующаяся в средней кишке вокруг пищевой массы. Некоторые авторы приписывали этой оболочке защитную роль, считая, что она служит средством предохранения эпителия кишечника от повреждения твердыми частицами пищи. Доказано, что перитрофическая мембрана принимает участие в пищеварительном процессе: сквозь нее к пищевой массе проникают пищеварительные ферменты, а продукты расщепления диффундируют в обратном направлении и затем усваиваются эпителием средней кишки.

Непереваренные остатки пищи через тонкую кишку переходят в прямую. Этот объемистый отдел кишечника имеет исключительно важное значение в жизнедеятельности пчелы-работницы и пчелиной семьи в целом. Одна из биологических особенностей сообщества медоносной пчелы состоит в том, что пчелы-работницы не испражняются в гнезде.

В ненастную погоду, при которой они не вылетают из улья, особенно при длительной зимовке, в прямой кишке у них накапливаются значительные массы экскрементов.

Масса содержимого прямой кишки к концу зимы может достигать половины массы тела пчелы-работницы. Отсюда следует, что для благополучной зимовки очень важно снабдить пчелиную семью доброкачественным кормом на зимнее время.

ОРГАНЫ КРОВООБРАЩЕНИЯ, ВЫДЕЛЕНИЯ И ИХ ФУНКЦИЯ

Кровь в теле пчелы только часть пути проходит по сосудам, а затем свободно изливается в полость и омывает внутренние органы и ткани (кишечник, нервную и дыхательную системы и др.). Такая кровеносная система называется незамкнутой. Она свойственна всем насекомым, паукообразным, ракообразным. У млекопитающих кровь весь путь проходит по сосудам. Такую кровеносную систему называют замкнутой. Центральным органом, обеспечивающим передвижение крови в теле пчелы, является сердце, или спинной сосуд. Кроме того, движение крови поддерживается работой двух перегородок — спинной и брюшной диафрагм (цв. табл. I и II, рис. 1, *сд, бд, дф*).¹ Сердце расположено над кишечником, под спинными полукольцами — тергитами. Оно состоит из пяти камер, сообщающихся друг с другом. Камера, расположенная на заднем конце сердца, замкнута. В месте соединения одной камеры с другой имеется клапан, который может открываться только в переднем направлении. Камеры сокращаются поочередно. При сокращении одной камеры кровь перегоняется в соседнюю, расположенную впереди нее. Обратному движению крови препятствуют клапаны, которые при движении крови в направлении к заднему концу закрываются. Последняя камера, находящаяся ближе к переднему концу, переходит в узкую трубочку, называемую аортой. Аорта, начинаясь в брюшке, проходит через весь грудной отдел и оканчивается отверстием в головной полости. На границе между брюшком и грудью аорта имеет извитое строение, что надо рассматривать как приспособление, предупреждающее деформацию спинного сосуда при резком движении брюшка. В боковых стенках камер также имеются отверстия, снабженные клапанами. Через эти отверстия кровь проходит в камеры сердца из окружающей полости. Клапаны здесь расположены таким образом, что могут открываться только внутрь камеры сердца.

От камер сердца отходят мышечные пучки, прикрепленные другими концами к стенкам спинных полуколец. Около мышечных пучков расположены скопления клеток, называемых перикардальными. Околосердечные мышцы вместе с перикардальными клетками и соеди-

нительнотканной перепонкой образуют спинную диафрагму, отделяющую сердце от нижележащих органов (цв. табл. II, рис. 1, *дф*). Диафрагма не является сплошной перегородкой, в ней имеются просветы, через которые кровь из полости, окружающей кишечник, может проникать в околосердечную полость. Вторая диафрагма находится между нервной цепочкой и кишечником. Как уже отмечалось, диафрагмы способствуют передвижению крови в теле пчелы. Дополнительными приспособлениями для кровообращения являются также особые пульсирующие органы, находящиеся в голове и грудном отделе.

Кровь пчелы представляет собой жидкое вещество — плазму, или гемолимфу*, в которой плавают клеточные элементы — гемоциты. В гемолимфе находятся белковые вещества (до 8%), аминокислоты, жиры (до 5,5%), сахара, соли мочевой кислоты, углекислота, кислород, соли фосфора, кальция, магния, натрия и др. Сложный состав гемолимфы крови пчелы объясняется ее функцией. Она доставляет всем органам и тканям питательные вещества, которые поступают в нее через стенку кишечника при пищеварении. В то же время в гемолимфу из организма пчелы переходят продукты распада, которые выводятся через органы выделения. Удельная масса гемолимфы 1,045; реакция несколько кислая. Форменные элементы крови — гемоциты — особые клетки, лишенные оболочек. Гемоциты способны к движению. Они выполняют защитную функцию, захватывая бактерии и отмирающие клетки разных органов и тканей пчелы.

Движение крови в теле пчелы совершается следующим образом. Вследствие сокращения стенок спинного сосуда (сердца) кровь направляется в аорту, из аорты она изливается в полость головы, омывает головной мозг. Из головы ток крови направлен в грудную полость и в нижнюю часть брюшка, где омывает брюшную нервную цепочку. Полость тела, в которой находится нервная цепочка, отграничена от остальной полости брюшной диафрагмой (цв. табл. I, рис. 1, *бд*).

При сокращении мышц брюшной диафрагмы кровь гонится назад и в стороны, а затем поступает в полость, в которой расположены пищеварительный канал, мальпигиевы сосуды (цв. табл. I, рис. 1, *б*). Из кишеч-

* Гемолимфа — от греч. *haima* — кровь; лат. *limpha* — влага.

ника в кровь поступают питательные вещества. Продукт обмена веществ — мочевая кислота — переходит из крови в мальпигиевы сосуды. Из мальпигиевых сосудов мочевая кислота поступает в заднюю кишку, откуда выбрасывается с каловыми массами. Под влиянием сокращения мышц спинной диафрагмы и сокращения камер спинного сосуда кровь из полости, окружающей кишечник, проникает в околосоердечную полость, откуда как бы всасывается внутрь сердечных камер (вследствие их расширения) через боковые отверстия — остии.

Процесс кровообращения подчиняется определенной закономерности. Внутри сердца через остии из околосоердечного пространства — синуса — поступает кровь наиболее высокого качества, так как во время пребывания ее в околовишечном синусе она обогащается питательными веществами, проникающими в нее из кишечника. Здесь же кровь посредством мальпигиевых сосудов освобождается от продуктов экскреции. Из сердца через аорту наиболее ценная по своим свойствам кровь изливается в первую очередь в полость головы, где снабжает питательными веществами самый важный отдел центральной нервной системы — мозг и органы чувств, связанные с головой. Из головы кровь переходит в участок полости тела, окружающий второй отдел центральной нервной системы — брюшную нервную цепочку. Этот участок, отграниченный от околовишечного синуса брюшной диафрагмой, называют околонервным синусом. Отсюда, как было отмечено, кровь переходит через щели брюшной диафрагмы в околовишечный синус, а затем через отверстия в спинной диафрагме — в околосоердечный синус.

В крови пчелы обнаружены кислород и углекислота. Предполагают, что кровь частично выполняет дыхательную функцию, т. е. передает тканям кислород и отбирает углекислоту. Основная же функция газообмена выполняется дыхательной системой, в связи с чем периферические кровеносные сосуды редуцированы. Таким образом, кровеносная система пчелы выполняет многообразную функцию. Она распределяет внутри организма пчелы питательные вещества, поступающие в нее из кишечника, способствует удалению из организма продуктов обмена веществ через мальпигиевы сосуды. Клетки крови — фагоциты — уничтожают болезнетворные начала, попадающие в кровь, и тем самым выпол-

няют защитную функцию. В какой-то степени кровь принимает участие и в функции газообмена. Наконец, кровь выполняет и механическую функцию, например при сбрасывании личиночной и куколочной шкурки во время линек, при расправлении крыльев по завершении метаморфоза, при расправлении хоботка и др.

Исключительно велика роль крови во время метаморфоза (превращения): процессы роста на личиночных стадиях, переход личиночной стадии в предкуколочную, а предкуколку — в куколку — все это регулируется веществами, выделяемыми в кровь железами внутренней секреции (см. «Эндокринная система»). Таким образом, основные процессы обмена веществ в организме медоносной пчелы непосредственно связаны с кровеносной системой и кровообращением.

ДЫХАТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА И ГАЗООБМЕН

Органы дыхания пчелы устроены в виде сильно разветвленной системы трахейных трубочек (цв. табл. I, рис. 2, 3, 4, 5). Начинается дыхательная система отверстиями в спинных полукольцах, называемых стигмами, или дыхальцами. На груди расположены три пары дыхалец, на брюшке матки и пчелы-работницы — шесть (седьмая пара дыхалец находится на недоразвитом тергите, скрытом в брюшке), на брюшке трутня — семь пар. Дыхальца имеют запирающий аппарат, который препятствует проникновению в дыхательную систему посторонних частиц и предохраняет внутренние органы от чрезмерной потери воды (цв. табл. I, рис. 3). От дыхалец отходят короткие трахейные трубки, вступающие в продольные трахейные, или воздушные, мешки. Последние находятся в брюшке, продолжают в грудном отделе и в голове. От воздушных мешков берут начало трахейные стволы, которые путем ветвления дают целую сеть нежных трубочек, оплетающих все внутренние органы и местами проникающих в клетки.

Трахейные трубочки сверху покрыты слоем эпителиальных клеток, а изнутри они полые, выстланы слоем хитина. Хитин имеет форму спиральной пружины. Видоизменение внутренней хитиновой обкладки в спираль является приспособлением, предохраняющим трахейные трубочки от спадания во время движения пчелы. Спиральная хитиновая пружинка поддерживает трахею в

расправленном, напряженном состоянии и тем самым способствует проникновению кислорода воздуха в самые отдаленные веточки трахейной системы. Мельчайшие ветви трахейной системы — трахеолы, проникающие в клетки, лишены спиральной хитиновой выстилки (цв. табл. I, рис. 5).

У мелких и малоподвижных насекомых поступление кислорода обеспечивается одной диффузией газов по трахейной системе. У крупных, летающих, подвижных, с повышенным обменом веществ и большими потребностями в энергии насекомых функция газообмена в значительной мере обеспечивается посредством механической вентиляции. Вентиляция воздуха по трахейной системе у медоносной пчелы осуществляется трахеями и связанными с ними превосходно развитыми трахейными воздушными мешками, расположенными в брюшке, груди, голове. Воздушные мешки то опадают, то наполняются воздухом вслед за дыхательными движениями склеротизированной стенки тела. Когда воздух при дыхательных телескопических движениях брюшка поступает в трахеи через стигмы, воздушные мешки наполняются воздухом. Наоборот, при выдыхательных движениях брюшные сегменты как бы втягиваются один в другой, воздух выходит из трахей и воздушные мешки спадаются. Вентиляция при помощи воздушных мешков происходит также при общих движениях тела; при этом существенную роль играет вентиляция межмышечных воздушных мешков. Воздушные мешки в голове вентилируются под давлением крови. В результате большая часть воздуха в трахейной системе пчелы приближается по составу к наружному воздуху. В противоположность описанному здесь внешнему дыханию, снабжение тканей организма происходит путем диффузии по разветвлениям трахей и трахеолам.

Воздушные мешки, помимо функции вентиляции, делают возможными изменения объема внутренних органов (кишечника, яичника), не оказывая влияния на внешние размеры тела пчелы.

В трахеолы воздух из трахей проникает вследствие физического закона — диффузии. Из трахеол кислород тоже путем диффузии поступает в клетки той или иной ткани, где и происходят окислительные процессы. При окислении кислород воздуха соединяется с углеродом питательных веществ, приносимых током крови в клет-

ки тканей тела. В результате окислительных процессов высвобождается тепловая энергия, или энергия движения, и образуется углекислый газ (CO_2). Последний удаляется из организма тоже через трахейную систему. Предполагают, что частично углекислый газ выходит наружу через хитиновые покровы тела.

При сравнении строения органов дыхания и кровообращения пчелы видна взаимная отрицательная связь между ними: кровеносная система развита слабо, за исключением аорты, никаких кровеносных сосудов нет; наоборот, трахейная дыхательная система прекрасно развита, мельчайшие разветвления ее проникают в самые отдаленные части их тела. Такому строению кровеносной и дыхательной систем соответствует и функция данных органов: кровеносная система в основном разносит по телу питательные вещества и выводит продукты распада (мочевую кислоту); дыхательная система выполняет функцию газообмена, доводит до клеток тела кислород, обеспечивая тем самым процессы окисления, и удаляет из тела продукты окисления — углекислый газ, или углекислоту. Потребность пчелиной семьи в кислороде воздуха связана с окружающей температурой, с жизненными процессами в гнезде. В спокойном состоянии одна пчела-работница при наружной температуре 11°C потребляет за час $0,4 \text{ см}^3$ кислорода, при 18°C — $0,9 \text{ см}^3$. Во время движения ей требуется за час при 11°C — 65 см^3 кислорода, а при полете — 440 см^3 (при 11°C). Большая потребность пчелиной семьи в кислороде возникает во время строительства пчелами сотов, обработки нектара, ухода за расплодом: 15 000 пчел-работниц при 35°C выделяют за час до 60 л углекислого газа и 225—300 г воды.

При исчислении необходимого для дыхания пчел количества кислорода на единицу живой массы потребность их в кислороде оказалась значительно выше, чем на единицу живой массы у человека. При питании пчел-работниц медом или сахаром количество выдыхаемой ими углекислоты равно количеству вдыхаемого кислорода.

Особенно возрастает потребность пчелиной семьи в кислороде во время усиленной откладки маткой яиц и развития молодого потомства, что совпадает с весенне-летним периодом жизни пчелиной семьи (май, июнь, июль). В это время ее численность бывает особенно ве-

лика (40 000—70 000 и более пчел-работниц), а жизненные процессы в ней протекают наиболее активно, что связано с усиленным выделением воска и строительством сотов, воспитанием расплода, переработкой нектара в мед. Кроме большого числа пчел-работниц, в гнезде в это время находится многочисленное молодое потомство (несколько десятков тысяч) на разных стадиях развития (личинки, куколки); для обмена веществ потомству требуется также очень много кислорода.

Пчеловод должен позаботиться об вентиляции в улье, которая обеспечила бы доступ в гнездо воздуха и удаление оттуда углекислого газа. Следует также учитывать возрастание потребности пчелиной семьи в кислороде при перевозке ее на кочевку и т. п.

ЖАЛОНОСНЫЙ АППАРАТ

Жалоносный аппарат пчелы-работницы — приспособление для защиты пчелиной семьи от различных врагов. Основными элементами жалоносного аппарата являются жало и две ядовитые железы — большая и малая (рис. 20, А, *рбж*, *мж*). Жало состоит из средней непарной части — салазок, связанных с ними двух стилетов и трех пар пластинок. У своего основания салазки расширены в виде колбы и образуют боковые отростки — дужки салазок (рис. 20, *дсз*). На конце продолговатых пластинок находятся мягкие выросты, покрытые хитиновыми волосками. Их называют щупальцами жала, или футлярами; они, по-видимому, воспринимают осязательные раздражения при прикосновении к телу врага или к какому-либо предмету (например, к шерстяному платью и т. п.) и передают эти восприятия нервной системе. Стилеты представляют собой тонкие игловидные стержни с выемкой в средней части, посредством которой они соединены с выступом на салазках (валики салазок). Вследствие такого соединения салазок со стилетами последние могут перемещаться лишь вдоль салазок, подобно движению колес вагона по рельсам (рис. 20, Д, *сз*, *ст*). Основания стилетов переходят в боковые отростки — дужки стилетов, идущие параллельно дужкам салазок. Со свободным концом дужки стилета подвижно сочленяется вершина треугольной пластинки жала. На наружном конце стилетов находятся зазубринки, вершины которых обращены назад (на стилетах

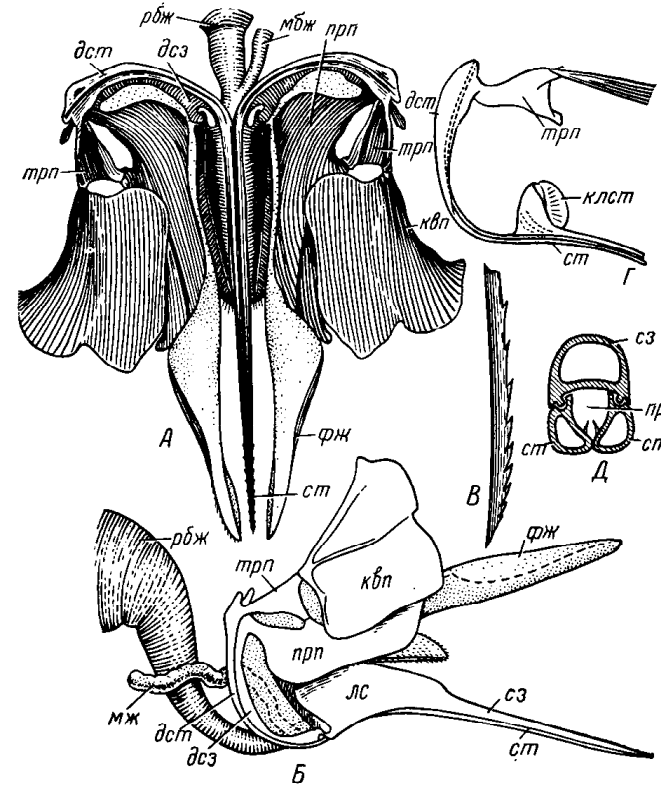


Рис. 20. Жалоносный аппарат пчелы-работницы:

А — в расправленном виде; *рбж* — резервуар большой ядовитой железы; *мж* — малая ядовитая железа; *прп* — продолговатая пластинка; *трп* — треугольная пластинка; *квп* — квадратная пластинка; *фж* — футляры (щупальца) жала; *ст* — стилеты; *дст* — дужка стилета; *дсз* — дужка салазок; Б — вид слева; *сз* — салазки; *лс* — луковича салазок; В — концевая часть стилета с зазубринками; Г — часть стилета с треугольной пластинкой; *трп* — треугольная пластинка; *дст* — дужка стилета; *клтс* — клапан стилета; *ст* — стилет без концевой части; Д — салазки и стилеты в поперечном разрезе; *сз* — салазки; *ст* — стилеты; *пр* — проток большой ядовитой железы.

жала пчелы-работницы 9—10 зазубринок, на стилетах матки 4). В месте соединения салазок со стилетами образуется полость, по которой ядовитая жидкость стекает в ранку при ужалении (рис. 20, Д, *пр*).

По обе стороны салазок располагаются три пары пластинок. Вблизи расширенной колбовидной части салазок находятся продолговатые пластинки, имеющие вид вытянутых неправильных прямоугольников. Эти пластинки спереди соединены с дужками салазок и являются неподвижной частью жала. По бокам от продолгова-

тых пластинок находятся треугольные и квадратные пластинки (рис. 20, *А, три, квп*). Как показывает само название, треугольные пластинки по форме приближаются к треугольнику. Вершинами они подвижно соединены с выступами дужек стилетов; другой, наружный, угол треугольных пластинок подвижно сочленен с квадратной пластинкой. Внутренним углом треугольная пластинка соединена с продолговатой пластинкой. Пластинки жала снабжены мышцами, которые приводят в движение как треугольные и квадратные пластинки, так и связанные с ними стилеты. У основания салазок находятся ядовитые железы. Большая ядовитая железа состоит из тонкого нитевидного трубчатого отдела с развилком на конце и расширенной части — резервуара, в котором накапливается секретируемый ею яд. Резервуар большой ядовитой железы открывается внутрь салазок, куда и стекает яд при ужалении. Малая ядовитая железа — короткая, утолщенная, несколько извитая трубка, открывающаяся у основания жала.

Действие жала происходит таким образом. Его основание под давлением последних сегментов брюшка приводится в движение, салазки со стилетами оказываются направленными книзу, а футляры поднимаются вверх. Особыми мышцами, соединяющими квадратную пластинку с основанием салазок, квадратная пластинка передвигается вперед, толкая тем самым сочлененную с ней треугольную пластинку. Треугольная пластинка, в свою очередь, надавливает на конец стилета, соединенного с ней. Под влиянием этого давления стилет выдвигается за пределы салазок и вонзается в тело врага. Попеременными движениями правый и левый стилеты углубляются в ранку врага, увлекая с собой и концевую часть салазок. Внедрению в ранку способствуют зубчики стилетов: благодаря направленным назад вершинам зубчиков стилеты задерживаются в ранке настолько прочно, что пчела не в состоянии извлечь жало из ранки; в результате весь жалоносный аппарат вместе с последним ганглием нервной цепочки отрывается от тела пчелы и остается в теле того животного, которое подвергается ужалению. Следует заметить, что жалоносный аппарат, будучи оторванным от тела пчелы и находясь в ранке другого животного, функционирует самостоятельно, вследствие чего происходит дальнейшее внедрение жала в ранку. Автоматизм действия жалоносного

аппарата объясняется тем, что одновременно с ним отрывается последний нервный ганглий, который вместе с мускулатурой обеспечивает работу жала, оказавшегося вне тела пчелы. Внедрение жала, обусловленное работой стилетов, сопровождается внесением в ранку ядовитой жидкости, стекающей по желобку между салазками и стилетом. Продвижению яда внутри жала способствуют особые клапаны, находящиеся на стилетах внутри колбовидной расширенной части салазок (рис. 20, *Г, клст*). Стенки резервуара ядовитой железы не имеют мускулатуры, и ядовитый секрет перемещается внутрь салазок жала лишь под влиянием движения стилетов с их клапанами.

Пчела-работница, оставшись без жала, через некоторое время погибает. В связи с этим уже со времени Дарвина ставится вопрос, как объяснить возникновение приспособления, подобного жалоносному аппарату пчелы, которое, будучи приведенным в действие, приводит к гибели обладателя этого органа? Объяснение, данное Дарвином по этому поводу, не потеряло своего значения до нашего времени: эволюция жалоносного аппарата пчелы-работницы могла осуществиться в рамках общей эволюции вида медоносная пчела, общественная структура и поведение которого к настоящему времени достигли одной из самых высоких ступеней развития. Гибель единичных индивидов при ужалении не может, как правило, отрицательно отразиться на жизнедеятельности сообщества как биологической единицы, а действие жалоносного аппарата на других животных — врагов медоносной пчелы — является в достаточной мере эффективным. Таким образом жалоносный аппарат пчелы-работницы может служить одним из примеров целесообразного приспособления, имеющего относительный характер. Материалистическое истолкование относительной целесообразности распространенных в природе приспособлений дано Дарвином в его теории естественного отбора.

Жалоносный аппарат матки по общему плану строения сходен с таковым пчелы-работницы, хотя и отличается в деталях. Матка пользуется жалом только в борьбе с другими матками. У трутней жала нет.

Функция жалоносного аппарата пчелы-работницы связана с возрастом. Со второго дня по ее выходу из ячейки в резервуаре ядовитой железы обнаруживается

небольшое количество яда. На 6—7-й день наблюдается заметное пополнение резервуара ядом. Максимальное секретирование ядовитой железы и наполнение резервуара происходят между 10-м и 16-м днями. Ко времени перехода пчелы-работницы на сторожевую службу прекращается деятельность ядовитой железы. У осеннего поколения пчел-работниц деятельность железы начинается впервые с 14—15-го дня, а заканчивается к 20-му дню.

Контрольные вопросы

1. Что такое обмен веществ? 2. Из каких частей состоит кишечник пчел-работниц? 3. Расскажите о функциях медового зобика, клапана, средней кишки, ректальной кишки. 4. Какие ферменты выделяются гипофарингеальными железами и средней кишкой? 5. Какие вещества необходимы для питания пчел-работниц? 6. Что такое обножка и как она формируется? 7. Объясните биологическое значение переработки нектара в мед, пыльцы в пергу. 8. Почему в кровеносной системе медоносной пчелы нет периферических сосудов? 9. Какую функцию выполняет кровеносная система пчелы? 10. Как удаляются из организма пчелы продукты обмена? 11. Как объяснить гибель пчелы-работницы после ужаления ею животных?

РАСПОЛОЖЕНИЕ И СТРУКТУРА СОТОВ В ЕСТЕСТВЕННОМ ГНЕЗДЕ

В природных условиях медоносная пчела живет в разного рода укрытиях — дуплах деревьев, расщелинах скал и т. п., где устраивает несколько параллельных сотов (рис. 21). Соты прикреплены к потолку жилища верхним краем и свободно свешиваются книзу. Каждый сот состоит из общего средостения и расположенных горизонтально рядами по обе стороны его шестигранных ячеек. Ось ячейки направлена не перпендикулярно к плоскости средостения, а несколько наискось кверху. Дно каждой ячейки образовано тремя ромбическими гранями, соединенными друг с другом в виде пирамиды с вершиной в центре дна. Ромбы трехгранной пирамиды дна ячейки одной стороны входят составной частью в доньшки трех ячеек противоположной стороны сота. Вследствие того, что к каждой из шести граней ячейки сота примыкает грань смежной ячейки, а на трех ребрах дна ячейки устраиваются грани ячеек противоположной стороны, получается, что каждая ячейка как бы поддерживается девятью подпорками. Хотя в постройках медоносной пчелы отсутствует математическая правильность, тем не менее пространство на соте при отстройке ячеек используется наиболее экономно, а сот в целом со своеобразным сочетанием боковых граней и доньшек ячеек оказывается достаточно прочным сооружением. Толщина сотов в области расплода около 25 мм, а в том месте, где пчелы складывают запасы меда, доходит до 37 мм и более. Медовый сот, добытый автором (Лаврехин) из находившегося в дупле гнезда дикой уссурийской пчелы (*Apis cerana indica* F., рис. 21) в 1947 г. в 6 км от Китайгорода (Дальнереченский район Приморского края), оказался необычайно крупным — 42 мм толщиной, в то время как в зоне с расплодом толщина сотов составляла 22—24 мм.

Число сотов и размеры их в естественных гнездах различны. В одном из гнезд индийской пчелы в Соко-



Рис. 21. Естественное гнездо дальневосточной (уссурийской) индийской пчелы в дупле липы (вид снизу, на месте распила); стрелкой показано летковое отверстие (Приморский край, экспедиция Московского университета).

ловской пади (Партизанский район Приморского края) обнаружено 9 сотов. Наибольшая длина одного из них составила 89 см, ширина 19 см, толщина 24 мм. В другом гнезде находилось всего 5 сотов, в третьем — 4 сота, общая площадь которых равнялась примерно двум рамкам 435×300 мм. Ширина промежутка между сотами — «улучки» — 8—12 мм.

В соте медоносной пчелы различают ячейки разных типов: рабочие, трутневые, переходные, мисочки, маточники — роевые, свищевые (цв. табл. III). По числу ра-

бочие ячейки преобладают в сотах пчелиного гнезда, что соответствует многочисленности пчел-работниц. Диаметр вписанного круга рабочей ячейки составляет 5,3 мм, глубина ее 10—12 мм, диаметр трутневой ячейки 6,9 мм, глубина 13—16 мм. Толщина боковой грани рабочей ячейки 0,069 мм, трутневой — 0,091 мм. На площади в 1 см² располагается 4 рабочих ячейки, 3 1/2 трутневых.

Переходные ячейки отстраиваются между рабочими и трутневыми ячейками, поэтому они неправильной формы. Мисочки — округлой формы ячейки, представляющие собой зачатки будущего маточника. Различают маточники роевые и свищевые. После того как из отложенного в мисочку маткой яйца по прошествии трех дней выйдет личинка, пчелы по мере ее роста надстраивают края мисочки, в результате чего образуется маточник, сначала незапечатанный. По завершении личиночной стадии и наступлении времени перехода личинки в предкуколку пчелы-работницы запечатывают маточник крышечкой; маточник становится печатным. Маточник напоминает по форме желудь, основанием прикрепленный к соту, вершина его направлена книзу. Роевые маточники (как и мисочки) обычно отстраиваются на ребрах сотов, с боковых сторон их или снизу. В основании стенка маточника толще, к вершине тоньше. У медоносной пчелы среднерусской породы стенка маточника толще, чем в семьях южных пород. Внутренняя поверхность маточника ровная, снаружи она покрыта ячейками, напоминающими зачатки ячеек в сотах. Замечено, что стенки маточника отстраиваются более толстыми в сильных семьях и в период хорошего медосбора. Объем маточников значительно колеблется, он зависит также от состояния семьи и поступления в гнездо нектара и пыльцы. При нормальных условиях объем роевого маточника 824 мм³, при отсутствии медосбора он уменьшается до 728 мм³. Обычная длина маточников 20—25 мм. Роевыми маточниками называют такие, которые отстраиваются перед роением. Особенность их устройства — округлое основание, так как создаются они на мисочке. Свищевые маточники пчелы отстраивают после неожиданной утраты матки на рабочей ячейке с молодой личинкой пчелы-работницы, поэтому в основании их обнаруживаются элементы рабочей ячейки. Свищевые маточники могут отстраиваться в любой части сота, часто и

посредине него (цв. табл. III, рис. 2). Иногда среди них встречаются маточники, по объему мало превосходящие рабочие ячейки.

Пространство в жилище медоносной пчелы, занятое сотами с расплодом, медом, пергой и служащее местом для существования населения пчелиного сообщества, называют *гнездом*. В летнее время года в пчелиной семье с плодной маткой расположение в гнезде расплода и запасов пищи подчиняется определенной закономерности: в средних сотах ближе к летку находится расплод, рядом с ним — перга и затем мед. При обильном притоке нектара и пыльцы отмеченное расположение может изменяться. Иногда ячейки, освобождающиеся из-под расплода, заполняются медом. В ряде случаев часть рамок целиком заполняется пергой. В естественном гнезде медоносной пчелы различают два способа расположения сотов: на теплый занос, при котором они располагаются в поперечном направлении к летку; на холодный занос, когда соты располагаются ребром к летку. В гнездах индийской пчелы в Уссурийском крае приходилось наблюдать и косое расположение сотов (рис. 21).

До половины XIX столетия медоносную пчелу содержали в неразборных ульях. Однако делались неоднократные попытки перехода к рамочному улью; из них заслуживают упоминания книжный улей Гюбера (описан им в 1789 г.), в котором рамки скреплялись подобно листам книги, а свободные стороны рамок могли раздвигаться, и втулочный улей Прокоповича (1814), в котором в верхнее отделение ставились рамки, несколько напоминающие секционные магазинные рамки. Рамки, как одно целое, изымались из улья Прокоповича сбоку. Прогресс во внедрении улья с подвижной рамкой связан с открытием Лангстротом (1851) так называемого пчелиного промежутка в гнезде, в пределах от 4,8 до 9,5 мм, под которым имеется в виду пространство между смежными сотами, между крайними сотами и стенкой улья, между нижним краем сотов и дном улья. Названный промежуток характерен тем, что он не заклеивается прополисом и не застраивается сотами. Открытие Лангстрота послужило основой для перехода от неразборного улья к разборному рамочному улью с подвижной рамкой. В современных рамочных ульях расстояние между соседними рамками с сотами и расстоя-

ние между боковой планкой рамки и стенкой улья соблюдается в основном в соответствии с пчелиным промежутком Лангстрота.

СТРОИТЕЛЬНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ

Восковые постройки — соты — в гнезде медоносной пчелы возводят исключительно пчелы-работницы, у которых для этого имеются соответствующие приспособления. Как уже отмечалось, на последних четырех брюшных полукольцах (4—7) — стернитах, в передней их части, обособляются восковые зеркальца — более светлые, тонкие участки хитина в передней части стернитов (рис. 22, А). Под восковыми зеркальцами изнутри находятся восковые железы. Это клетки подкожного слоя — эпидермиса, обычно выделяющие вещество для наружных покровов. В данном случае клетки эпидермиса, находящиеся под восковыми зеркальцами, видоизменяются в связи с новой функцией — выделением воска. Такие измененные клетки эпидермиса называют восковыми железами. Восковые железы у недавно вышедшей пчелы-работницы слабо развиты, высота их равна 20 мкм*. В возрасте 12—18 дней восковые железы достигают максимальной высоты (до 50—60 мкм). Наиболее полное развитие восковых желез у пчел-работниц совпадает с периодом усиленного выделения воска при условии достаточного притока в гнездо нектара и пыльцы и наличия свободного пространства для отстройки сотов. Степень развития восковых желез зависит не только от возраста и питания, но и от сезонных условий: осенью даже у молодых пчел-работниц они не достигают того развития, которое наблюдается в весенне-летнее время.

Выделение воска начинается с образования внутри восковых желез светлых вакуолей, представляющих собой жидкий воск. Последний пропотевает сквозь тонкие поры в хитине восковых зеркалец и при соприкосновении с наружным воздухом застывает в виде тонких чешуек, называемых восковыми пластинками. Так как на каждом из последних четырех стернитов брюшка по два восковых зеркальца, то одновременно может оказаться 8 восковых пластинок. Масса одной восковой пластинки в

* мкм — микрометр — микрон — 1/1000 доля миллиметра.



Рис. 22. Восковые зеркальца и восковые железы:

А — стернит с восковыми зеркальцами; Б — ход изменений состояния восковых желез пчелы-работницы в течение ее жизни.

среднем 0,25 мг, т. е. 100 пластинок весят 25 мг (в 1 кг воска содержится 4 000 000 пластинок). При условии усиленного питания пчел-работниц и невозможности использования воска на постройку восковые пластинки могут утолщаться, достигая 1 мм. Для постройки одной рабочей ячейки требуется 13 мг воска, или около 50 пластинок, на трутневую ячейку — 30 мг воска, или 120 восковых пластинок.

При отстройке сотов пчелы-работницы сцепляются друг с другом и висят гирляндами. Температура внутри них поддерживается в пределах 35—36°C. В составе гирлянд находятся пчелы-работницы разного возраста, в том числе и кормилицы. У части пчел-работниц, находящихся в гирляндах, на восковых зеркальцах отлагаются восковые пластинки. С помощью щеточек задних ног пластинки изымаются с восковых зеркалец и передаются передним ногам, а оттуда поступают к мандибулам (рис. 23, А, Б, В, Г). Мандибулами пчелы-работницы обрабатывают восковую пластинку, разрыхляют ее, после чего используют для постройки сота. Сначала пчелы-работницы делают дно ячейки, затем по краю дна, имеющему очертания шестиугольника, с обеих сторон отстраивают боковые грани ячеек. В результате сооружается сот с общим вертикальным средостением и рядами ячеек по обеим сторонам его.

В секретировании воска и строительстве сотов могут принимать участие пчелы-работницы разного возраста:

секретирующие восковые железы обнаружены у двухдневных особей; у пчел-работниц 25-дневного возраста восковые железы оставались развитыми. Согласно наблюдениям, пчелы-работницы в состоянии секретировать воск даже в возрасте старше двух месяцев. Гистологическими исследованиями установлено, что у одних и тех же пчел-работниц гипофарингеальные и восковые железы могут быть хорошо развиты и интенсивно выделять секрет. Следовательно, пчелы-работницы в состоянии одновременно принимать участие и в строительстве сотов, и в кормлении личинок. Поскольку восковые железы достигают наибольшего развития в возрасте от 12 до 18 дней, а после 25 дней начинается их дегенерация, рекомендуется способствовать увеличению числа молодых пчел-работниц в семье ко времени медосбора.

Огромное значение для усиленного секретирования воска имеет питание пчел-работниц пергой или пыльцой.

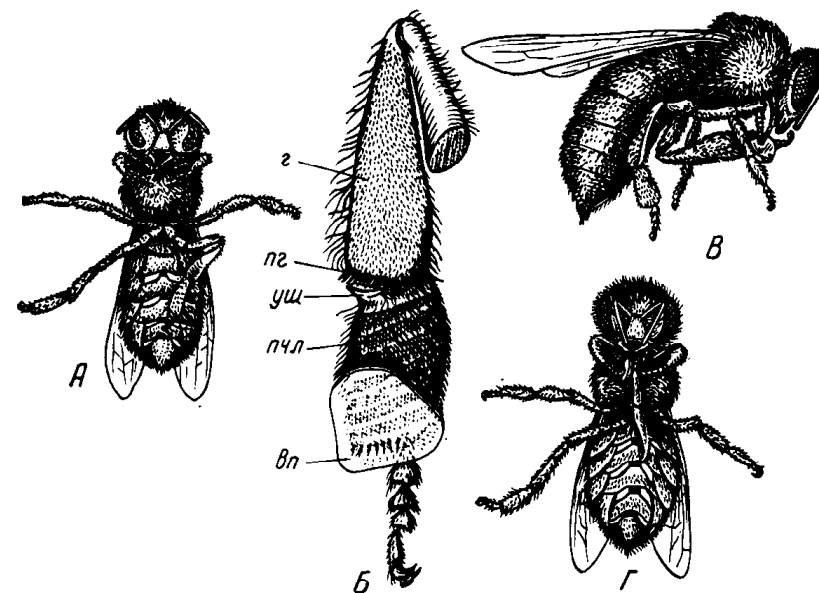


Рис. 23. Извлечение восковой пластинки с восковых зеркалец и передача ее мандибулам:

А — пчела-работница, снимающая восковую пластинку с воскового зеркальца щеточкой задней ноги; Б — положение восковой пластинки непосредственно после изъятия ее с восковых зеркалец (видны семь щетинок щеточки левой задней ноги, прободающих пластинку); Г — голень; ПГ — пыльцевой гребешок; УШ — ушко; ПЧЛ — первый членик лапки; ВП — восковая пластинка на щеточке задней ноги; В и Г — восковая пластинка перед передачей мандибулам (она все еще находится на щеточке задней ноги).

Установлено, в частности, что у пчел, находившихся после вылупления из ячеек на углеводной диете, восковые железы не достигали необходимого развития, и эти пчелы отстраивали меньше сотов, нежели особи, питавшиеся пыльцой. Следовательно, в окрестностях пасек желательно высевать культуры, которые обеспечивали бы пчелам-работницам непрерывный сбор пыльцы на протяжении всего весенне-летнего сезона. Тем самым можно избежать подавления активности медоносной пчелы и одновременно добиться повышения урожайности возделываемых культур.

Успешное использование пчелами-работницами секретиремого ими воска на постройку возможно лишь при наличии свободного пространства в гнезде. Необходимо по этой причине заботиться о своевременном расширении гнезда путем постановки рамок с вошиной.

Наиболее интенсивно секретирется воск в сильных пчелиных семьях, состоящих из пчел-работниц разного возраста и имеющих молодую (не старше двух лет) плодную матку. Полноценная семья при хорошем медо-

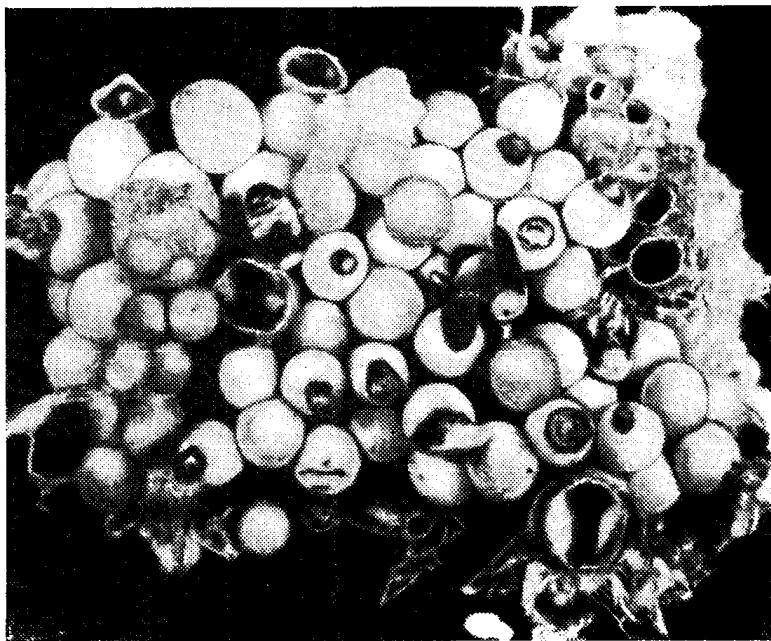


Рис. 24. Шмелиное гнездо.

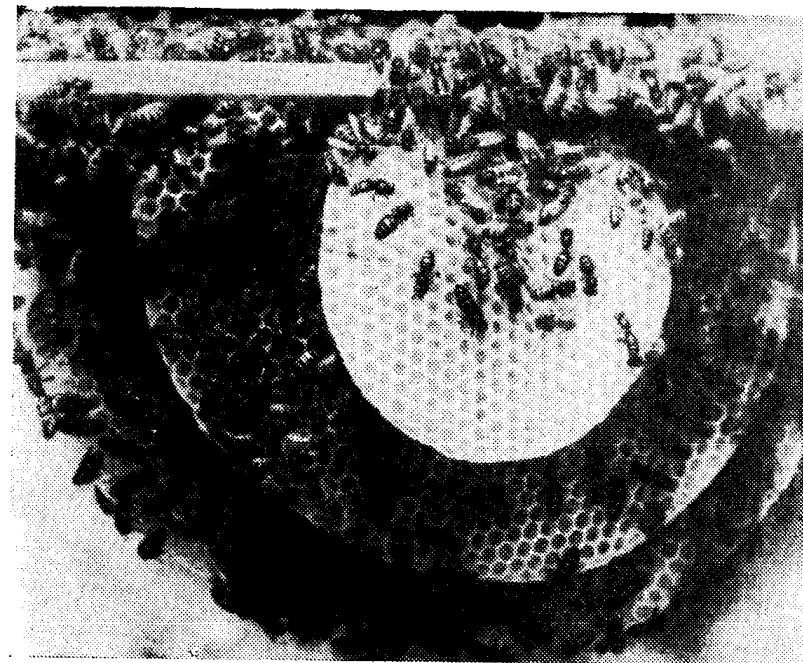


Рис. 25. Три естественным путем отстроенных сота медоносной пчелы.

сборе может выделить за летнее время 2 кг воска и более.

Несмотря на некоторые неправильности, постройки медоносной пчелы наиболее совершенны среди построек других групп общественных перепончатокрылых. Так, у шмелей ячейки округло-яйцевидной формы, обособлены друг от друга и расположены без всякого порядка в виде комков (рис. 24). У ос и шершней соты состоят из одного ряда ячеек, направленных отверстиями книзу; такие соты приспособлены лишь для воспитания потомства. Для отстройки сотов осы и шершни употребляют посторонние вещества (клетчатку растений). Только у медоносной пчелы и близких к ней видов пчел соты состоят из двух рядов ячеек и расположены в гнезде вертикально, так что ячейки обращены своими устьями в стороны (рис. 25). Соты медоносной пчелы выгодно отличаются от построек других общественных перепончатокрылых и в отношении более экономного использования строительного материала и по конструктивной

прочности. Их преимущество состоит в многосторонности применения: они служат местом для складывания запасов пищи, в них развивается молодое потомство и здесь же все сообщество живет круглогодично. Наконец, прогрессивный характер построек медоносной пчелы выражается в выработке приспособлений для их возведения из материала, продуцируемого организмом пчелы-работницы, благодаря чему сообщество насекомых до известной степени оказывается независимым от факторов внешней среды. Однако эта обособленность от внешней среды носит относительный характер, так как восковые железы не в состоянии секретировать воск без соответствующих поступлений извне нектара и пыльцы.

Контрольные вопросы

1. Как устроены соты в гнезде медоносной пчелы? 2. Какие виды ячеек встречаются в сотах медоносной пчелы? 3. Что называют «пчелиным промежутком» и какое значение имело его открытие? 4. Чем отличаются свищевые маточники от роевых? 5. Каковы размеры рабочих и трутневых ячеек? 6. Расскажите о морфологических и физиологических особенностях пчелы-работницы, способствующих выделению воска и строительству сотов. 7. В чем состоит разностороннее использование сообществом медоносной пчелы сотов своего гнезда? 8. При каких условиях осуществляется нормальное выделение воска? 9. Какое количество воска может выделить за летнее время полноценная пчелиная семья?

Медоносной пчеле свойственны две формы размножения: воспроизведение индивидов пчелиной семьи и воспроизведение самих семей посредством роев. Увеличение численности потомков путем развития из откладываемых самкой яиц присуще всем многоклеточным животным. Развитие индивидов пчелиной семьи отличается значительным своеобразием в том отношении, что самцы, как правило, развиваются из неоплодотворенных яиц, а самки — из оплодотворенных.

Развитие трутней из неоплодотворенных яиц называется партеногенезом, или девственным размножением. Это означает, что трутни обладают наследственными свойствами матки, а пчелы-работницы несут наследственные задатки и матки и трутня, с которым спаривалась матка. Данный факт имеет важное значение для племенной работы: трутни, происходящие от чистопородных маток, спарившихся с трутнями другой породы, так же пригодны для племенных целей, как и трутни от чистопородных маток. Экспериментально получены трутни из диплоидных, т. е. оплодотворенных яиц, доведенных до стадии куколки (Войке, 1963). Значительно раньше опубликованы наблюдения о развитии женских особей из неоплодотворенных яиц. Случаи эти обнаружены у южных пород медоносной пчелы.

РАЗВИТИЕ ПОЛОВЫХ КЛЕТОК

Яйцеклетки развиваются в органах размножения матки, сперматозоиды — в органах размножения трутня. Органы размножения матки состоят из двух яичников, двух яйцеводов, переходящих в непарный яйцевод, семяприемника и влагалища (рис. 26). У только что вышедшей из маточника неплодной матки яичники небольших размеров, а яйцевые трубочки имеют вид тонких нитей, не разделенных на камеры (рис. 26, В). У плодной яйцекладущей матки яичники достигают пол-

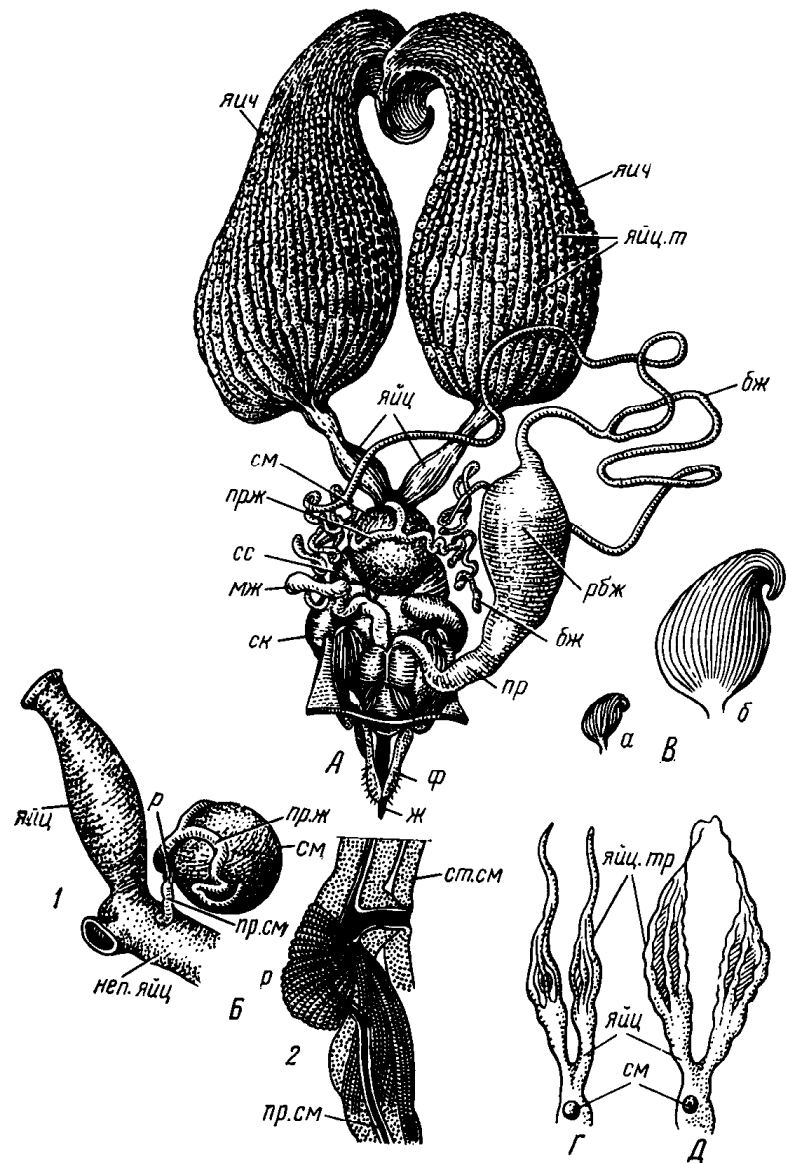


Рис. 26. Органы размножения плодной матки, пчелы-работницы, пчелы-трутовки:

А — органы размножения плодной матки и жало; яич — яичники; яйц.т. — яйцевые трубочки; яйц — яйцеводы; см — семияприемник; прж — придаточная железа семияприемника; ск — совокупительные карманы; сс — совокупительная сумка; бж — большая ядовитая железа; мж — малая ядовитая железа; рбж — резервуар большой ядовитой железы; ф — футляр жала; ж — жало; В — детали строения семияприемника; 1 — общий вид сбоку; 2 — в продольном разрезе; см — семияприемник; пр.ж — придаточная железа; р — регулятор выведения спермы из семияприемника; пр.см — проток семияприемника; яйц — парный яйцевод; неп. яйц — непарный яйцевод; ст.см — стенка семияприемника; В — сравнительные размеры яичников неплодной (а) и плодной (б) матки; I — органы размножения пчелы-работницы; Д — органы размножения трутовки.

ного развития: они становятся крупными; яйцевые трубочки подразделяются на камеры и хорошо обособлены друг от друга. Число яйцевых трубочек в яичниках маток неодинаково. Принято считать, что в одном яичнике матки в среднем содержится 150 яйцевых трубочек, длина яичников 5—6 мм, ширина 3—4 мм.

Оогенез. В яйцевых трубочках содержатся яйцеклетки на разных стадиях развития. Внешняя стенка каждой яйцевой трубочки состоит из однослойного эпителия. Концевая часть яйцевой трубочки нитевидной формы. В ней находится цитоплазматическая масса с ядрами

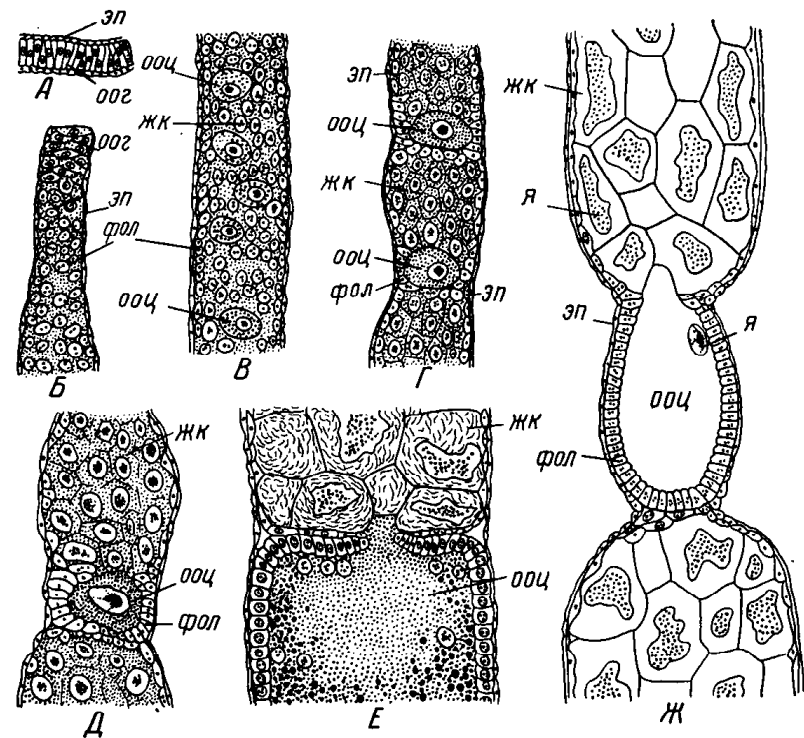


Рис. 27. Развитие яйцеклеток (оогенез) в яичниках матки:

А — верхний конец яичника, содержащий зачатковые половые клетки; оог — оогонии, окруженные эпителиальными (эп) клетками; Б — отдел трубочки с размножающимися оогониями, которые начинают окружаться сравнительно мелкими фолликулярными клетками (фол); В — отдел яйцевой трубочки, удаленный от начала; оогонии превратились в ооциты (ооц) и трофобласты — питательные (желточные) клетки (жк); Г — отдел яйцевой трубочки, еще более удаленный от ее начала; фолликулярные клетки окружают ооциты; выше и ниже их — желточные клетки (жк); Д — более поздняя стадия; яйцевая трубочка разделена на яйцевые камеры и желточные; Е — ооцит, близкий к зрелой стадии с прилегающими желточными клетками; Ж — схема расположения яйцевой камеры и двух желточных камер; я — ядро клетки.

без обособленных клеток. Несколько дальше границы между клетками становятся заметными; в середине трубочки оказываются хорошо отграниченные клетки — первичные оогонии (рис. 27, *оог*). Еще дальше клетки, находящиеся в середине трубочки, принимают форму многоугольников; другие клетки — фолликулярные — располагаются вблизи эпителиальной стенки яйцевой трубочки (рис. 27, *Б, В, фол*). На последующем участке трубочки оогонии подразделяются на крупные клетки — ооциты, расположенные сначала без какого-либо порядка среди многочисленных небольших питательных клеток, или трофоцитов. Ооциты — будущие яйцевые клетки, или яйца. В дальнейшем каждый ооцит с группой трофоцитов окружается фолликулярными клетками. Затем фолликулярные клетки образуют на яйцевой трубочке перетяжки, которыми трубочка делится на яйцевые и желточные камеры. Содержимое желточных клеток используется в качестве питательного материала развивающимися яйцеклетками. Перетяжки все более и более углубляются. Это приводит к тому, что между яйцевыми и желточными камерами остается небольшое отверстие, через которое верхний конец ооцита в виде клина вдавливается внутрь желточной камеры. Трофоциты быстро увеличиваются в размерах за счет питательных веществ, проникающих из крови через фолликулярные стенки. Вследствие этого желточные камеры становятся крупнее яйцевых камер. В заднем конце яйцевой трубочки, наоборот, яйцевые камеры оказываются крупнее желточных. Последнее объясняется тем, что яйцевые клетки по мере созревания быстро растут в результате интенсивного потребления питательных веществ трофоцитов желточных камер. Предполагают, что каждый ооцит и питательные клетки происходят в результате деления первичного оогония. Сначала из оогония двумя последовательными делениями формируются четыре клетки: одна из них становится ооцитом, а каждая из остальных трижды делится, вследствие чего получается 48 питательных клеток — трофоцитов. В конце концов все 49 клеток объединяются в яйцо; вещество же 48 трофоцитов усваивается ооцитом в форме желтка яйца, за счет которого впоследствии развиваются ткани и органы зародыша. Вблизи основания яйцевой трубочки образуется оболочка яйца, секретируемая фолликулярными клетками, называемая хорионом. Под хорионом рас-

полагается еще желточная оболочка, образующаяся из уплотненной поверхностной части желтка.

Созревание яйца сопровождается сложными преобразованиями особых частиц в ядре — хромосом. Хромосомы — это тяжи, нити, палочки и тому подобные тельца в ядре. Они особенно хорошо бывают заметны в ядрах яйцеклеток при их созревании. В молодых яйцеклетках число хромосом характеризуется двойным, или диплоидным, набором. При созревании яйцеклетки происходит редукционное деление, которое приводит к уменьшению числа хромосом вдвое (гаплоидный набор хромосом). Во время процесса оплодотворения сперматозоиды проникают внутрь яйца, ядра яйцеклетки и спер-

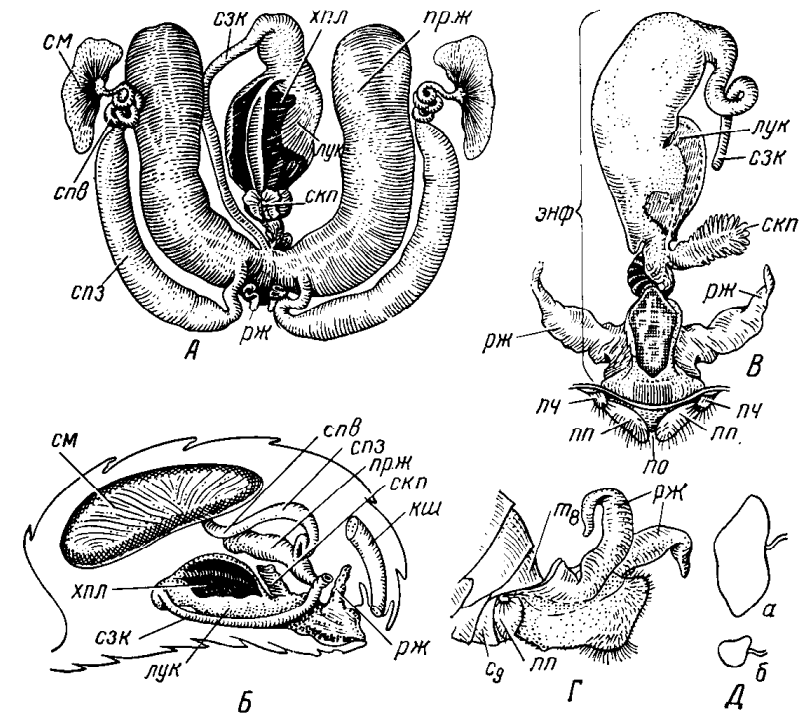


Рис. 28. Органы размножения трутня:

А — вид со спинной стороны; *Б* — положение в брюшке, вид сбоку (обозначения см. ниже); *В* — концевой отдел половых органов трутня — эндофаллос (*энф*); *см* — семенники; *слв* — семяпровод; *слз* — семенной пузырь; *прж* — придаточные железы; *сзк* — семяизвергательный канал; *лук* — луковица; *хлл* — хитиновые пластинки луковицы; *скп* — складчатый придаток; *рж* — рожки; *пч* — покровные чешуйки; *пп* — покровные пластинки около полового отверстия (*по*); *Г* — копулятивный отдел полового аппарата трутня в вывороченном состоянии; *тв* — последний тергит брюшка; *сз* — последний стернит брюшка; *пп* — покровная пластинка; *Д* — сравнительные размеры семенников трутня в молодом (*а*) и старшем (*б*) возрасте.

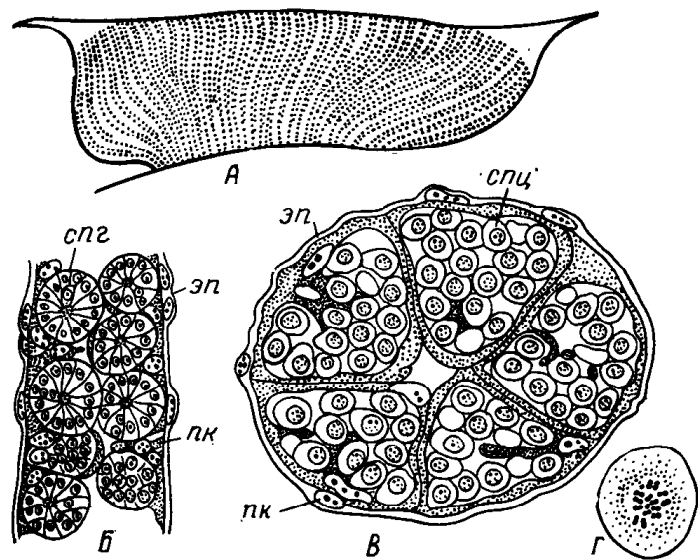


Рис. 29. Развитие сперматозоидов (сперматогенез):

А — семенники личинки трутня, заметны семенные трубочки; Б — на продольном разрезе через трубочку семенника видны округлые цисты со сперматогониями (спг) в виде пирамид, обращенных вершинами к центру цисты; эп — эпителиальные клетки стенки семенной трубочки; пак — питательные клетки; В — поперечный разрез через семенную трубочку, на котором видны образовавшиеся за счет сперматогониев сперматоциты (спц); Г — сперматогоний в стадии деления, видно 16 хромосом.

матозоида сливаются, и двойной набор хромосом восстанавливается. Хромосомы вместе с находящимися в них генами являются носителями наследственных свойств животных и растений. Весь процесс развития яйца из недифференцированных клеток называется оогенезом. Длина зрелого яйца около 1,5 мм. Одна из сторон его слегка вогнута (рис. 30, в).

Сперматогенез. Органы размножения трутня представлены двумя семенниками, от которых отходят семяпроводы, принимающие затем вид семенных пузырей, двумя придаточными (слизеотделительными) железами, семяизвергательными аппаратами (рис. 28). В каждом семеннике до 200 семенных трубочек, в которых развиваются сперматозоиды. В концевой части семенной трубочки находятся недифференцированные мужские половые клетки — первичные сперматогонии. Путем деления первичных сперматогониев образуются вторичные сперматогонии, располагающиеся в определенные группы в форме цист. Вторичные сперматогонии принимают пира-

мидальную форму; основания пирамид направлены к оболочке цисты, а вершины — к центру (рис. 29, Б). Сперматогонии в цистах делятся до тех пор, пока не будут готовы для превращения в следующую стадию — сперматиды. Сперматиды — это незрелые сперматозоиды. Они претерпевают деление созревания, во время которого происходят изменения в ядре, не приводящие, однако, к уменьшению числа хромосом, так как на всех стадиях сперматогенеза ядро мужской половой клетки обладает гаплоидным набором хромосом. В результате процесса созревания мужских половых клеток из сперматид возникают сперматозоиды, длинные нитевидные тела с головкой, включающей ядро на переднем конце. По Бишопу, окончательное развитие сперматозоидов в семенниках трутня происходит в течение четырех дней, предшествующих его вылуплению из ячейки. В течение трех последующих дней сперматозоиды переходят в семенные пузыри, где завершается их созревание.

В личиночной стадии семенники имеют длину 3,7 мм. Наивысшего развития они достигают в стадии куколки между пятым и шестым днем. Размеры их в это время около 5 мм. После вылупления трутня из ячейки семенники уплощаются и принимают зеленовато-желтую окраску. К 12-му дню после вылупления семенники настолько съеживаются, что размеры их оказываются меньше одной трети исходной величины. Процесс развития и созревания сперматозоидов называют сперматогенезом. |

Общим для органов размножения матки и трутня является сильное развитие половых желез — яичников и семенников. Этот факт отражает полиморфизм медоносной пчелы, в силу которого матка и трутни выполняют только функцию воспроизведения потомства. Нормальное существование пчелиной семьи возможно лишь при относительной многочисленности пчел-работниц. Если принять во внимание незначительную продолжительность их жизни в летнее время, то чрезвычайное развитие органов размножения матки и трутня следует рассматривать как целесообразное приспособление для воспроизведения потомства наиболее совершенным образом. Матка может откладывать в сутки до 1500—2000 яиц. Число сперматозоидов, продуцируемых одним трутнем, превышает 10 млн. (Тряско, 1951; Макензен, 1955; Джейкоккс, 1961; Войке, 1962).

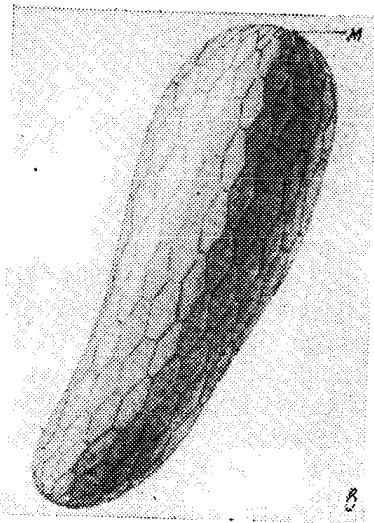
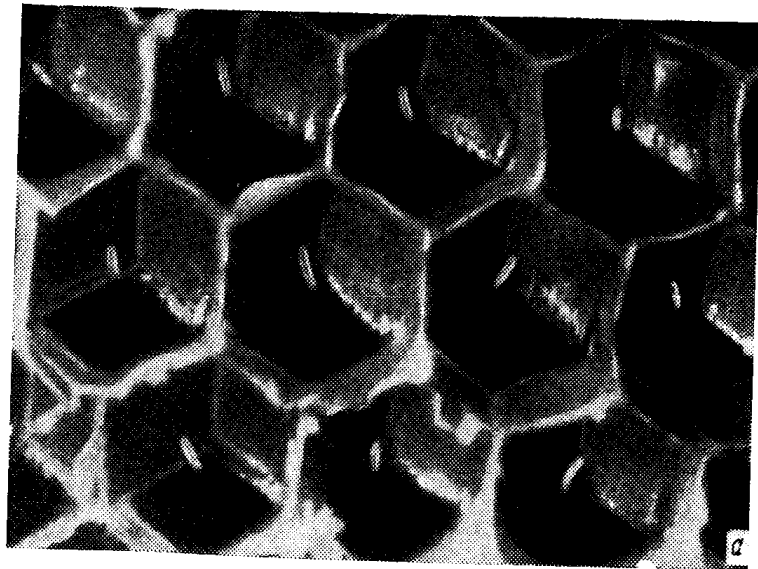


Рис. 30. Яйца, отложенные маткой медоносной пчелы:
a — общий вид сота с отложенными в ячейки яйцами, *б* — яйцо на дне ячейки (вид сбоку по удалении боковой стенки); *в* — схема наружного строения яйца в крупном масштабе (*м* — микропиле).

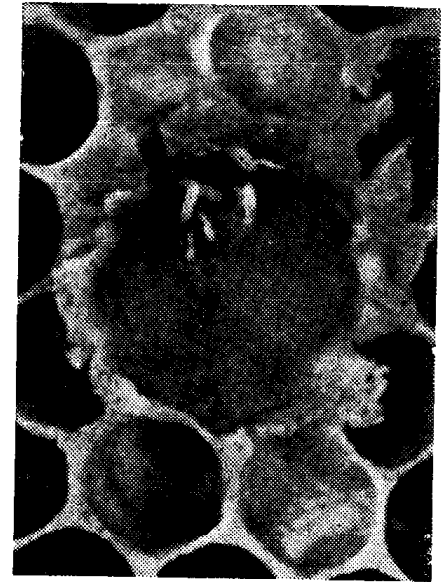
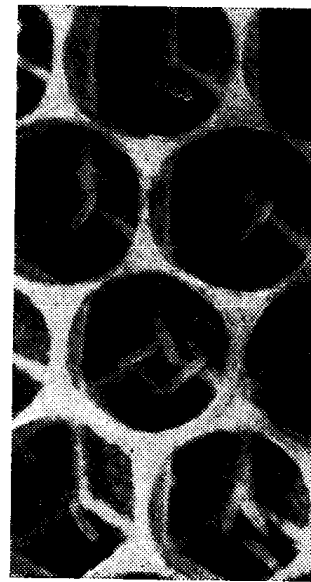
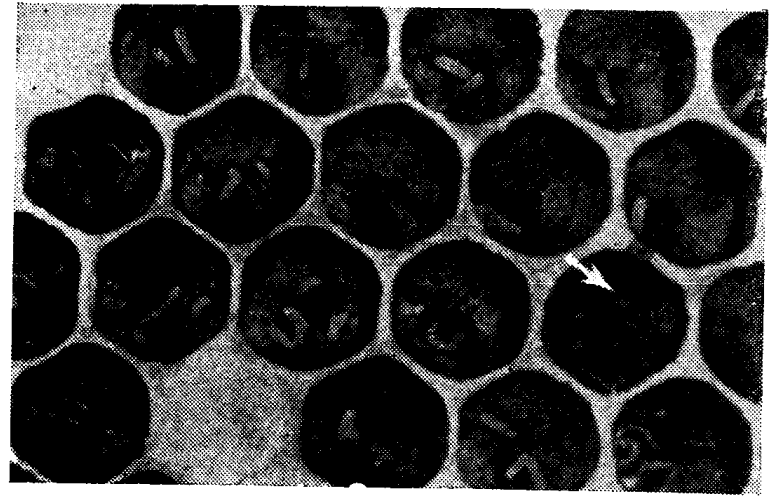


Рис. 30, *a*. Яйца медоносной пчелы (продолжение):

яйца, отложенные по нескольку штук в одну ячейку пчелами-трутовками (в ячейке, отмеченной стрелкой, три личинки; внизу справа — в мисочку отложено несколько яиц, одно из них может развиваться в трутня или в редких случаях в матку).

Органы размножения пчелы-работницы (рис. 26; Г, Д) сходны с органами размножения матки, но недоразвиты; в яичниках содержится 1—24 яйцевых трубочки, чаще 4—5 трубочек, семяприемник рудиментарен. Поэтому пчелы-работницы не в состоянии спариться с трутнем, хотя при исключительных обстоятельствах в их яичниках развиваются яйцеклетки и они начинают откладывать неоплодотворенные яйца. Пчел, в яичниках которых еще только начинают развиваться яйца, называют *анатомическими трутовками*. Тех пчел-работниц, которые уже откладывают яйца, называют *физиологическими трутовками*. Откладка яиц физиологическими трутовками наблюдается при длительном отсутствии в гнезде матки (рис. 30, а).

Число анатомических трутовок в пчелиной семье, по данным Л. И. Перепеловой, может достигать 90%, а физиологических — 25% всех пчел-работниц, находящихся в улье. Перепелова на Тульской опытной станции обнаружила трутовок не только в безматочной семье, но и в семье с неплодной маткой, в отроившейся семье и в рое.

В большинстве случаев матки спариваются через 7—10 дней после выхода из маточников. Трутни достигают половой зрелости на 12—14-й день. Вылет матки для встречи с трутнем происходит в ясную погоду между 12 и 17 часами.

Максимум летной активности трутней для средней полосы Советского Союза, по Михайлову, приходится на 14—15 часов 30 минут; для Калифорнии, по Хаувеллу и Юзингеру (1933), — на 14—16 часов 30 минут. Близок к этим данным максимум летной активности трутней медоносной пчелы в Уссурийском крае и Московской области (Лаврехин, 1946, 1949, 1960).

До недавнего времени считалось, что матка спаривается только с одним трутнем. Позднее стало известно много фактов о повторных вылетах неплодных маток на спаривание. В 1944 г. появилось сообщение Робертса о результатах наблюдений за спариванием 110 девственных маток трех неродственных линий. Из них 55 спарились один раз, а 55 — дважды. Вторичное спаривание у одной из маток наблюдалось в тот же день, у 45 маток — на следующий, у 8 маток — через 2 дня и у одной матки — через 3 дня после первого спаривания (Риббандс, 1953). В последние годы в печати появились работы, подтверждающие факт спаривания матки с несколькими трутнями.

Физиологическую основу многократного спаривания матки выяснила В. В. Тряско (1951), которая показала, что количество спермы в парных яйцеводах матки сразу после спаривания в несколько раз превышает то количество, которое продуцируется одним трутнем. Недостаточная наполненность парных яйцеводов, а вследствие этого часто и семяприемника побуждает матку к повторным вылетам на спаривание. Тряско установила также чрезвычайно интересный в биологическом отношении факт встречи матки с несколькими трутнями во время одного вылета.

Польский исследователь Войке опубликовал в 1962 г. данные, основанные на многочисленных экспериментах по биологии спаривания у медоносной пчелы. Наблюдения проводились с 1952 по 1960 г. за вылетом на брачную проигру приблизительно 800 маток. Выяснено, что каждый трутень в среднем продуцирует 1,5—1,75 мм³ спермы, содержащей 1,7 мм³, или около 11 млн. сперматозоидов. В яйцеводах возвратившихся с брачного полета маток объем спермы оказался в пределах от 0,6 до 28,2 мм³, в среднем из подсчета 123 маток — 11,6 мм³. Наивысший объем спермы в яйцеводах матки — 28,2 мм³ — в 17 раз превосходит объем спермы, продуцируемой одним трутнем. Следовательно, такие матки должны были спариться с 17 трутнями; более половины их спаривалось с семью, восьмью, девятью или десятью трутнями. В яйцеводах возвратившихся с брачного полета маток содержалось 87 млн. сперматозоидов, а во всем половом тракте — около 100 млн. Установлено, что яйцеводы освобождались от спермы в течение 10—20 часов после спаривания. В среднем в семяприемнике у маток, начавших откладывать яйца, содержалось 5,3 млн. сперматозоидов; у 75% из обследованных 102 маток, спарившихся во время первого брачного вылета, сперматозоидов было 5 млн., у 23 маток, спарившихся дважды, — 5,98 млн., а у 4 маток, совершивших три брачных вылета, — 6,97 млн. Матки, у которых после первого вылета было менее 3 млн. сперматозоидов, в 86% случаев вылетали на спаривание второй и даже третий раз. Из 1327 прослеженных брачных вылетов только 23 матки (1,7%) совершали их повторно в тот же самый день, причем из спарившихся маток повторно в тот же день вылетало 8,5%. В большинстве случаев повторные вылеты происходили в последующие дни.

Исследования, проведенные Тряско и Войке, показывают, что причина повторных вылетов маток на спаривание заключается в недостаточном наполнении их семяприемников спермой во время первого спаривания. Перед вылетом на спаривание матки совершают от одного до трех предварительных, т. е. ориентировочных, полетов. Средняя продолжительность брачного полета — около 25 минут, в некоторых случаях — 15—20 минут.

Другое важное наблюдение, связанное с поведением

трутней, состоит в обнаружении особых мест скоплений трутней в воздушном пространстве. По сообщению Рутнера (1963) и др., в определенных местах обнаруживаются скопления трутней. Воздушное пространство, где скапливаются трутни, невелико, от 50 до 200 м, причем эти пункты посещаются трутнями из года в год. Матки, никем не сопровождаемые, прилетают сюда и, оказавшись вблизи от трутней, начинают привлекать их, после чего происходит спаривание. Чем обусловлено постоянство трутней разных генераций к посещению одних и тех же мест, остается невыясненным. Матки привлекают трутней секретом, выделяемым мандибулярными железами. Кроме того, Реннер (1964) описал особые пахучие железы у матки, представляющие большие комплексы одноклеточных желез, расположенных под вторым, третьим и четвертым тергитами ее брюшка. От этих желез отходят выводные каналы, в которых обнаружен секрет. В возрасте 1—2 недель матки выделяют приятный ароматический запах — очевидно, продукты секретирования названных желез. Выделение запаха совпадает с брачным полетом. Хотя физиологическое значение описанных желез еще не выяснено, Реннер считает вероятным предположение, что они выделяют вещество, служащее наряду с секретом мандибулярных желез средством привлечения трутней.

Новые исследования по биологии спаривания матки заставляют по-иному подходить к истолкованию сущности пчелиного сообщества. Пчелы-работницы семьи, матка которой встречается с несколькими трутнями, неоднородны по своим наследственным признакам. Следовательно, само понятие пчелиной семьи как биологически целостной системы оказывается более сложным.

В племенной работе с медоносной пчелой следует считаться с тем фактом, что матка и трутни во время брачной проигры могут улетать от пасеки на расстояние нескольких километров.

Своеобразие процесса спаривания матки состоит в том, что встреча ее с трутнем происходит вне гнезда. Данный факт нельзя истолковать иначе, как приспособление для предупреждения близкородственного спаривания. Трутень после спаривания погибает.

Через 2—3 дня после возвращения с брачной проигры матка начинает откладку яиц. За это время сперматозоиды, попавшие при акте спаривания в яйцеводы

матки, поступают в семяприемник (рис. 26, Б). Избыточная часть спермы выдавливается наружу и застывает в виде так называемых сперменных хвостиков.

После спаривания матка становится плодной. Яйчники ее значительно увеличиваются в размерах (рис. 26, В, а, б), что соответствует начинающемуся процессу развития в них яиц. Плодная матка откладывает двоякого рода яйца: оплодотворенные, в которые через отверстие — микропиле — попали сперматозоиды (при прохождении яйца мимо протока семяприемника), и неоплодотворенные, в которые сперматозоиды не попали. Из первых развиваются пчелы-работницы и матки, из вторых — трутни. После оплодотворения в яйце начинаются процессы, приводящие к формированию сложного многоклеточного существа — пчелы-работницы или матки.

Совокупность яиц, личинок, предкуколок и куколок называют расплодом, или деткой. Так как переход в стадию предкуколки сопровождается запечатыванием пчелами ячейки крышечкой, различают открытый расплод (яйца и личинки) и печатный (предкуколки и куколки)./

РАЗВИТИЕ ПЧЕЛЫ-РАБОТНИЦЫ, МАТКИ, ТРУТНЯ

Развитие пчелы-работницы, матки, трутня заключается в ряде последовательных изменений, начинающихся в яйце и заканчивающихся выходом из-под куколочной шкурки взрослого насекомого. Различают следующие основные стадии развития: яйцо, личинка, предкуколка, куколка.

Эмбриональное развитие. Изменения, происходящие внутри яйца, называются эмбриональным развитием; все остальные стадии относятся к постэмбриональному развитию.

Эмбриональное, или зародышевое, развитие (от греческого эмбрион — зародыш) включает все изменения, происходящие под оболочкой яйца, в результате которых из одноклеточного яйца формируется сложное многоклеточное существо — личинка.

Яйцо медоносной пчелы состоит из цитоплазмы и ядра; оно вытянутой цилиндрической формы, слегка

изогнуто, 1,5 мм длиной. Свободный (противоположный от места прикрепления ко дну ячейки) конец яйца слегка расширен. Здесь находится микропиле — отверстие (рис. 30, *м*), через которое из семяприемника матки внутрь яйца (при прохождении его по яйцеводу) проникают сперматозоиды. Как уже отмечалось, снаружи яйцо покрыто оболочкой — хорионом, образовавшейся за счет отмерших клеток фолликулярного эпителия; под наружной оболочкой находится вторая оболочка яйца — желточная. В цитоплазму яйца медоносной пчелы включено значительное количество питательного вещества — желтка.

Эмбриональное развитие сначала проявляется в последовательных делениях ядра, получивших название дробления. Ядра, образующиеся в результате деления, перемещаются к периферии яйца и образуют вместе с участками цитоплазмы одноклеточный слой — бластодерму (рис. 31, *А, Б, В*). На выпуклой стороне яйца клетки бластодермы увеличиваются в высоту, образуя зародышевую полосу (рис. 31, *Г, зп*). В ней происходит дифференциация клеток, формирование тканей и органов, приводящих к развитию личинки. Во второй половине второго дня на переднем конце зародышевой полосы появляются утолщения — бугорки, среди которых распознают зачатки мозга, антенн, верхней губы и трех пар ног (рис. 31, *Д*). Довольно рано появляются несколько пар дыхательных отверстий — стигм, зачатки прядильных желез и мальпигиевых сосудов (рис. 32).

В дальнейшем зародышевая полоска увеличивается в размерах и занимает все яйцо. Появляются ротовое и заднепроходное отверстия; от них внутрь тела отходят впячивания, из которых образуется передняя и задняя кишка. Зачатки передней и задней кишки, развивающиеся за счет наружного зародышевого листка — эктодермы, соединяются с зачатками средней кишки, образующимися из внутреннего зародышевого слоя — энтодермы. Мальпигиевы сосуды — органы выделения — представляют собой трубчатые слепые выросты переднего участка задней кишки. Прядильные железы разрастаются в длину, доходя почти до заднего конца тела личинки. Развитие дыхательной (трахейной) системы сначала в виде небольших трахейных трубочек. Затем появляются продольные трахейные стволы с более мел-

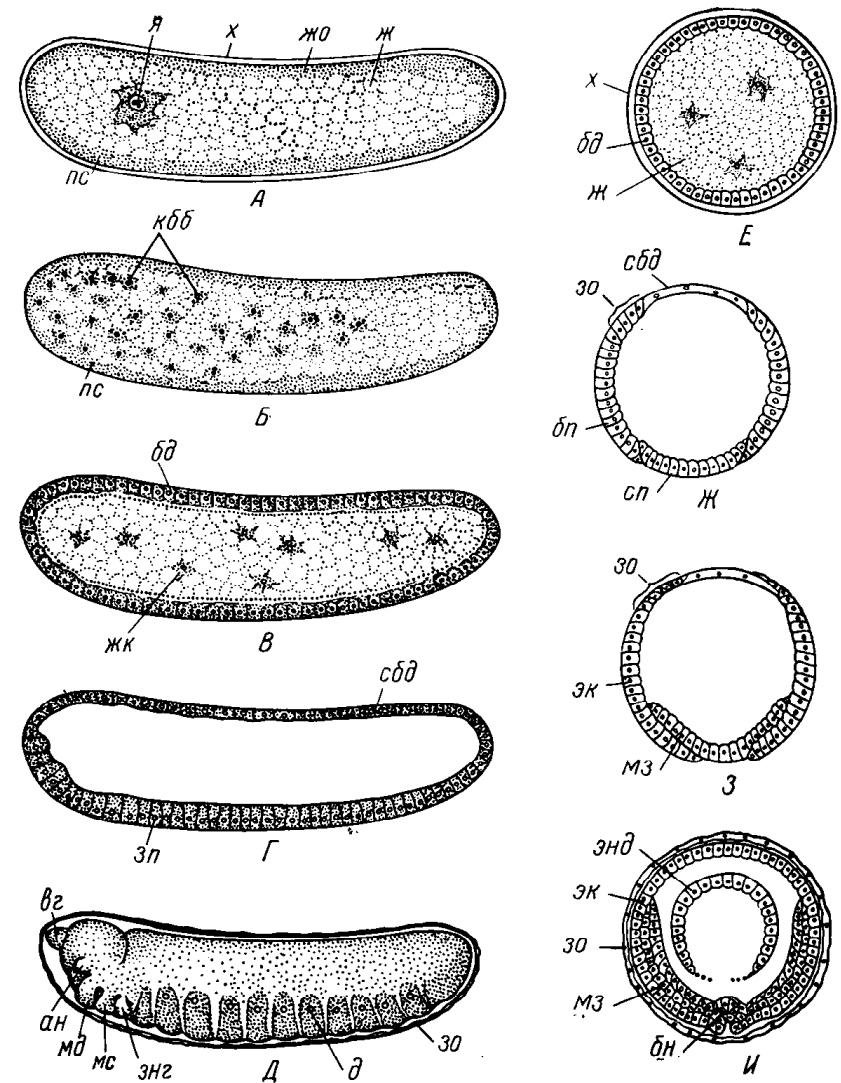


Рис. 31. Развитие зародыша (эмбриональное развитие) пчелы-работницы:

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

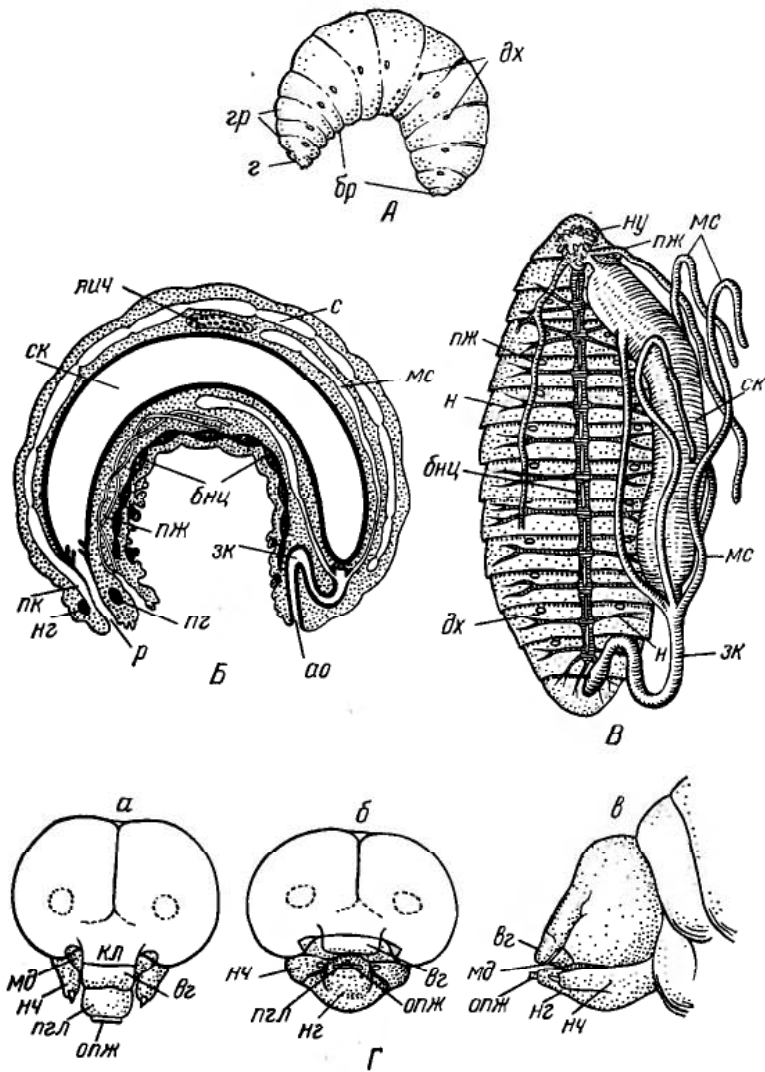


Рис. 32. Личинка пчелы-работницы:

А — внешнее строение личинки; г — голова; гр — грудные сегменты; бр — брюшные сегменты; дх — дыхальца; Б — личинка в продольном разрезе; р — рот; пк — передняя кишка; ск — средняя кишка; зк — задняя кишка; ао — анальное (заднепроходное) отверстие; мс — мальпигиевы сосуды; с — сердце (спинной сосуд); пж — прядильные железы; нг — надглоточный ганглий (мозг); пг — подглоточный ганглий; бнц — брюшная нервная цепочка; яич — яичники; В — личинка, вскрытая со спинной стороны; н — нервы (остальные буквенные обозначения те же, что и на позиции Б); Г — голова личинки; а — вид со спинной стороны; б — вид спереди; в — вид сбоку; кл — клипеус; вг — верхняя губа; мд — мандибулы; мч — нижние челюсти (максиллы); пгл — подглоточник; нг — нижняя губа; олж — отверстие прядильной железы.

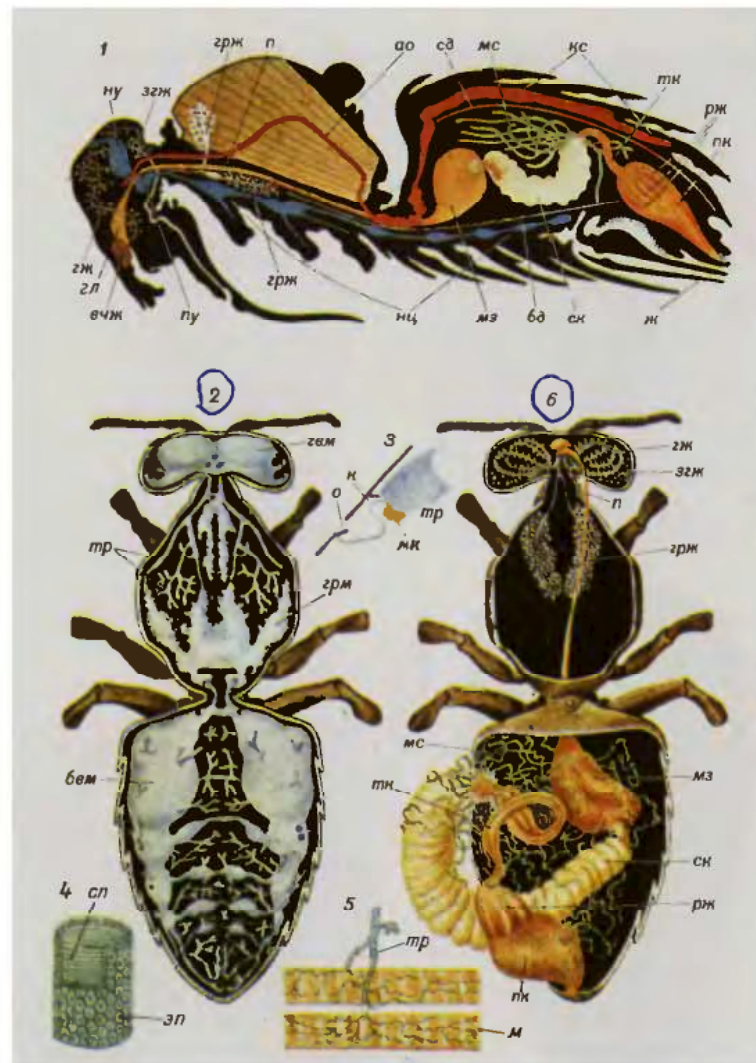
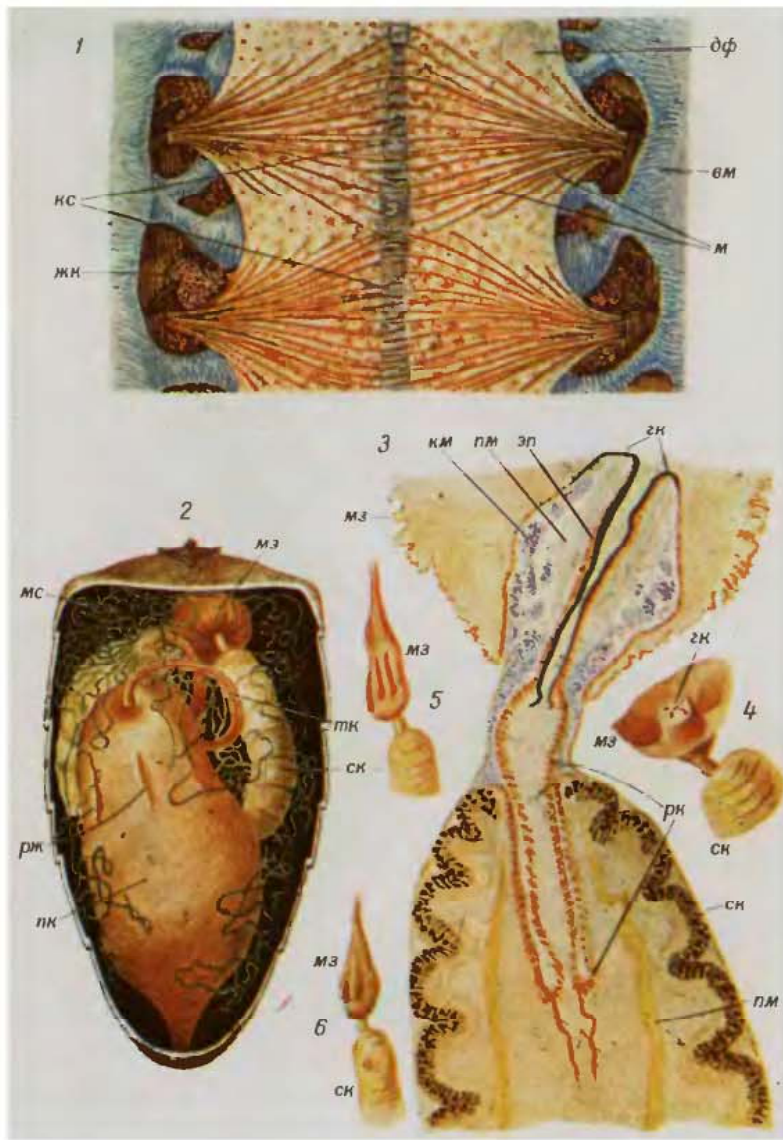


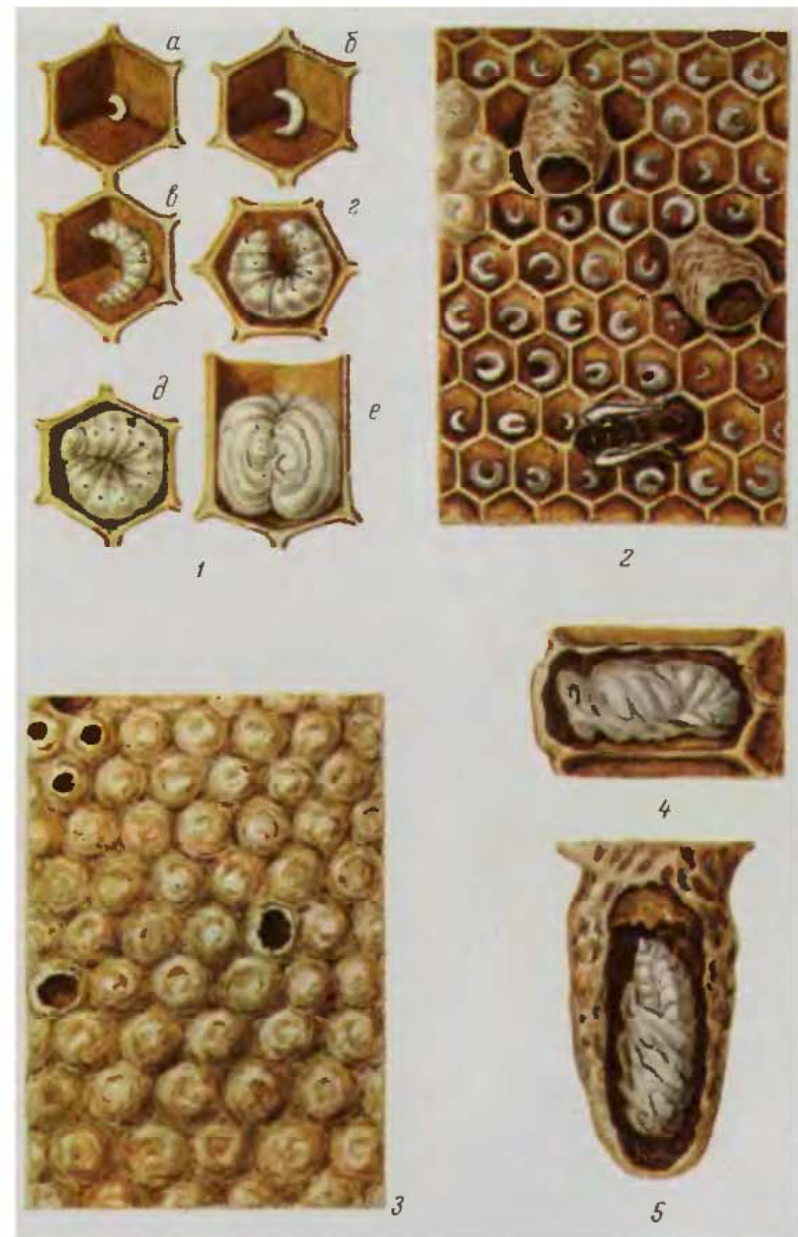
Таблица 1. Органы пищеварения, дыхания, кровообращения, выделения;

1 — продольный срез через тело пчелы (схема); гл — глотка; п — пищевод; м — медовый зобик; ск — средняя кишка; тк — тонкая кишка; рж — ректальные железы; мс — мальпигиевы сосуды; кс — камеры сердца; ао — аорта; нг — надглоточный ганглий головного мозга; зжж — задняя головная железа; пг — подглоточный ганглий головного мозга; нц — нервная цепочка; ж — жало; гд — гипофарингеальная железа; сд — спинная диафрагма; бд — брюшная диафрагма; грж — грудная железа; вчж — верхнечелюстная (мандибулярная) железа; 2 — трахейная система, тр — трахеи; гзм — головные воздушные мешки; грм — грудные воздушные мешки; бзм — брюшные воздушные мешки; 3 — строение дыхальца; о — отверстие дыхальца; к — клапан дыхальца; нг — мышцы клапана; тр — трахея; 4 — часть трахеи при сильном увеличении микроскопа; эл — клетки эпителия, покрывающие наружную стенку трахеи; сп — спиральная хитиновая пружина, выстилающая трахею изнутри; 5 — разветвления трахейных трубочек в мышцах; тр — трахея; м — мышцы; 6 — органы пищеварения (пояснение буквенных обозначений см. на рисунке 1).



Т а б л и ц а II. Органы пищеварения, кровообращения и выделения (продолжение):

1 — часть спинного сосуда (сердце) работницы; кс — камеры сердца; дф — диафрагма; жк — жировые клетки; м — мышцы диафрагмы; вл — воздушный мешок; 2 — кишечник пчелы к концу зимовки; лк — прямая кишка (вследствие переполнения каловыми массами занимает значительное место в полости брюшка); мз — медовый зобик; мс — мальпигиевы сосуды; тк — тонкая кишка; ск — средняя кишка; рж — ректальные железы; 3 — часть медового зобика и средней кишки в продольном разрезе; мз — стенка медового зобика; гк — губы клапана; эл — эпителиальные клетки стенок клапана; лм — продольная мускулатура клапана; км — кольцевая мускулатура клапана; рк — рукав клапана; лм — перитрофическая мембрана; ск — средняя кишка; 4 — нижняя часть медового зобика (мз) работницы с открытыми стенками; губы клапана (гк) замкнуты; 5 — медовый зобик и часть средней кишки матки; б — медовый зобик и часть средней кишки трутня.



Т а б л и ц а III. Рост и развитие пчелы-работницы и матки:

1 — личиночные стадии пчелы-работницы: а — личинка непосредственно по выходе из яйца; б — личинка однодневного возраста; в — личинка двухдневного возраста; г — личинка трехдневного возраста; д — личинка четырехдневного возраста; е — личинка старшего возраста незадолго перед запечатыванием ячейки крышечкой; 2 — часть сота с открытым расплодом и двумя незапечатанными свищевыми маточниками; в нижней части рисунка показана пчела-работница (с опущенной в ячейку головой), снабжающая личинку кормом; 3 — часть сота с печатным расплодом на выходе; из двух ячеек (приблизительно в середине рисунка) вышли молодые пчелы; 4 — куколка пчелы-работницы в запечатанной ячейке; 5 — куколка матки в запечатанном маточнике.



Т а б л и ц а IV. Итальянская раса медоносной пчелы *Apis mellifera ligustica* Spin.

Матка со свитой пчел-работниц на соте.



Т а б л и ц а V. Пчела-работница итальянской расы подает ароматический сигнал, указывающий местоположение леткового отверстия.

Пчела приподняла брюшко и отвела книзу его концевой седьмой сегмент. Благодаря этому обычно скрытый под задним краем шестого тергита переднекраевой поясок седьмого тергита выступает наружу. На поверхность пояса, в его поперечный канал выносит свой секрет железа Насонова. Частыми (до 180 в сек) взмахами крыльев пчела создает ток воздуха над секретом, тем самым активно распространяя его аромат на значительное расстояние. Во время вентилирования пчела не изменяет своего положения. Направление ароматической воздушной струи остается постоянным, и она используется в качестве ориентира другими индивидами семьи при их возвращении в гнездо.



Таблица VI. Метаморфоз пчелы-работницы.

В в е р х у — стадия свернутой личинки близится к завершению. Личинка, однако, еще не заполняет всей ячейки. Я ч е й к а с личинкой открыта; две соседние ячейки (слева и справа) запечатаны; в н и з у — предкуполка (продольный срез ячейки). Обращена брюшной стороной кверху, головным концом вправо. Из-под оболочки просвечивают зачатки ротовых органов и конечностей. Предкуполка неподвижна. Стадия предкуполки наступает после того, как выпрямленная личинка оплетет стенки ячейки коконом. Несколько раньше, ко времени выпрямления личинки, пчелы запечатывают ячейку крышечкой из смеси воска и перги.



**Таблица VII. Метаморфоз пчелы-работницы (продолжение).
Куполка в запечатанной ячейке (продольный срез).**

На стадии куполки, наступающей после сбрасывания личиночной оболочки по окончании перестройки личиночных органов на органы взрослой пчелы, происходит постепенное потемнение кутикулы. Вначале куполка белого цвета. Потом глаза принимают фиолетовую окраску и темнеют (в в е р х у). Далее последовательно, начиная с головы, окрашиваются в темные тона грудной отдел и брюшко (в н и з у). Под куполочной оболочкой увеличиваются крылья.

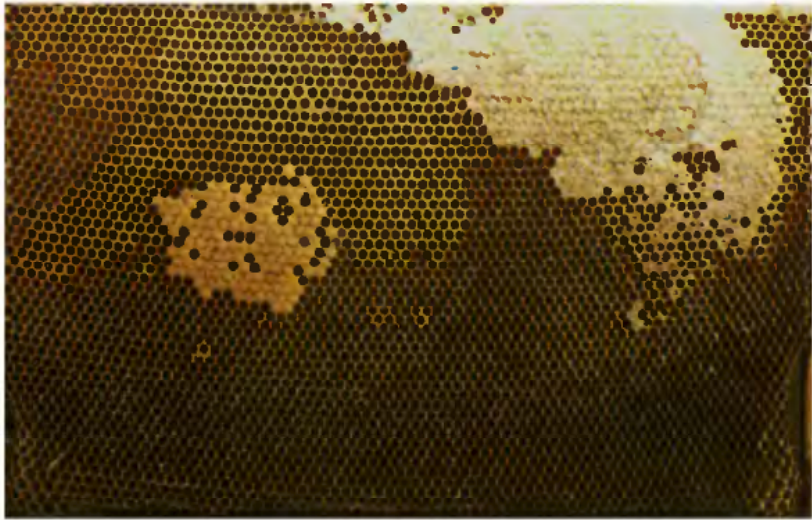


Таблица VIII. Вверху — метаморфоз пчелы-работницы (окончание):

Сбросив куколочную оболочку и развернув сморщенные до этого времени крылья, молодая пчела некоторое время шевелится в закрытой ячейке, а затем прогрызает мандибулами крышечку и выбирается на сот.

Внизу — сот, отстроенный пчелами-работницами на вошине. Использовался он пчелиной семьей для вывода расплода неоднократно и из желтого сделался коричневым.

В середине сота, несколько ближе к его левому краю, который обращен к летковому отверстию улья, небольшая, округлых очертаний область печатного и открытого расплода. Запечатанный мед сосредоточен в противоположном от летка правом верхнем углу сота, откуда он сужающейся полосой тянется вдоль верхней планки и языком спускается вниз у правого края сота (печатка мокрая). Сфотографирован 15 февраля (Московская область).

кими трахейными ответвлениями и поперечными трахейными перемышками.

На более поздней стадии развития зародыш сегментируется (расчленяется). Придатки передних члеников, стигмы трахей, зачатки ганглиев нервной цепочки располагаются поsegmentно. Из головной лопасти (акрон с антеннами) и четырех сегментов (интеркалярного, или премандибулярного, мандибулярного, максиллярного и нижнегубного) образуется голова личинки, а впоследствии и голова взрослой пчелы-работницы, три следующих сегмента, на которых у зародыша заметны зачатки будущих ног, образуют грудь. Примерно через трое суток (через 72—76 часов при 35,5°C) завершается формирование личинки под оболочкой яйца. Незадолго перед выходом личинки из яйца зачатки антенн и трех пар ног исчезают. Пара придатков нижнегубного сегмента сливается, превращаясь в нижнюю губу личинки. Нервная система к этому времени состоит из мозга и брюшной нервной цепочки, ганглии которой располагаются поsegmentно.

Постэмбриональное развитие. К концу третьих суток личинка прорывает оболочку яйца, выходит из него и ложится на дно ячейки. Распространенное мнение о том, что личинка не может выйти из яйца до тех пор, пока не появится около него капля жидкости, которую откладывают в ячейку пчелы-работницы, опровергается. По недавним исследованиям, личинка медоносной пчелы выходит из яйца без предварительного внесения в ячейку жидкого вещества. Капля жидкости, появляющаяся при вылуплении личинки, своим происхождением связана с жидкостью, окружающей зародыш внутри яйца и выступающей наружу при прорыве личинкой оболочки яйца. С выходом личинок из яйца начинается постэмбриональное развитие.

По внешнему виду и внутреннему строению личинка резко отличается от взрослой пчелы-работницы. Червеобразное тело личинки (белого цвета) состоит из головы, тринадцати члеников туловища и анальной лопасти. На голове нет антенн, отсутствуют глаза, ротовые придатки недоразвиты. Первые три членика туловища относятся к грудному отделу. В отличие от взрослой пчелы членики груди личинки очень хорошо отграничены друг от друга. На грудных члениках нет ни крыльев, ни ног. Остальные десять члеников туловища представляют

брюшко. Членики брюшка по своему строению сходны с грудными сегментами. На туловищных сегментах расположено десять пар дыхалец (рис. 32, А), через которые воздух проникает внутрь трахей.

Значительно отличается личинка от взрослой пчелы и по строению внутренних органов (рис. 32, Б, В). Кишечник личинки состоит из передней, средней и задней кишки. Передняя кишка — сравнительно короткая трубка без медового зобика, характерного для передней кишки взрослой пчелы. Самый крупный отдел кишечника — средняя кишка, занимающая значительную часть тела. Задняя кишка небольших размеров, имеет вид простой трубки. Средняя кишка не сообщается с задней, и непереваренные частицы пищи в течение всей личиночной жизни остаются в ней. Соединяются же эти отделы кишечника в конце личиночной стадии перед прядением кокона; только тогда экскременты поступают в заднюю кишку, а из нее — наружу, на дно ячейки.

Аорта личинки состоит из 12 камер (у взрослой пчелы 5 камер), периферические сосуды, как и у взрослой пчелы, отсутствуют. Органы дыхания представлены трахейными стволами с более мелкими ответвлениями от них, распространяющимися по всему телу. В противоположность взрослой пчеле, в трахеях личинки нет воздушных мешков. Органы выделения — 4 мальпигиевых сосуда, открывающиеся в переднюю часть задней кишки.

Нервная система личинки отличается от таковой взрослой пчелы. Хотя у нее, как и у взрослой пчелы, в голове расположены надглоточный и подглоточный ганглии, ее туловищный мозг содержит 11 ганглиев. У личинки нет ни органов зрения, ни органов обоняния. Между спинным сосудом (сердцем) и кишечником расположены яичники (рис. 32, Б, *яич*). Примечательно, что по числу яйцевых трубочек личинка пчелы-работницы не отличается от личинки матки. Большое число яйцевых трубочек в яичниках личинки пчелы-работницы сохраняется до конца личиночной стадии. Во время последующих стадий (предкуколки и куколки) происходит распад личиночных органов и тканей (гистолиз), яйцевые трубочки также дегенерируют*, и у взрослой

* Дегенерация (от лат. *degenerare* — вырождаться) — в биологии то же, что редукция, т. е. ослабление, уменьшение и упрощение органов. В эволюционном развитии тех или иных организмов дегенерация может иметь и положительное значение.

пчелы-работницы остается обычно не более 5, редко до 20 недоразвитых яйцевых трубочек. У личинки же матки продолжается прогрессивное развитие яичников и в стадии куколки. Образование у личинки пчелы-работницы большого числа яйцевых трубочек имеет важное биологическое значение: благодаря этому обстоятельству пчелы-работницы в состоянии вывести «свищевую» матку взамен погибшей из личинок пчел-работниц не старше трехдневного возраста. На данном биологическом явлении и основан искусственный вывод маток.

Своеобразие строения личинки пчелы-работницы выражается в сильном развитии жирового тела, в котором накапливаются резервные питательные вещества (жиры, белки, углеводы), используемые при дальнейшей сложной перестройке личиночных органов на куколочные и имагинальные. Сухая масса жирового тела к концу личиночного развития составляет 14% от сухой массы всего тела личинки. Личинка отличается от взрослой пчелы-работницы также образованием прядильных желез, открывающихся на нижней губе. В них секретировается вещество, используемое личинкой для прядения кокона перед переходом в стадию предкуколки.

По выходе из яйца личинка кольцом ложится на дно ячейки (цв. табл. III, рис. 1). Длина ее 1—1,5 мм. Производя вращательные движения, она поглощает корм, быстро увеличиваясь в размерах. За 6 дней масса личинки возрастает более чем в 1500 раз. Такой интенсивный рост обусловлен усиленным питанием. В первые три дня личинка пчелы-работницы и трутня получает молочко, а в последующие дни — кашу (смесь меда и пыльцы). Молочко — вещество, секретированное гипофарингеальными и мандибулярными железами кормилиц. Оно отличается высокими питательными свойствами. В нем содержатся белки, жиры, углеводы, витамины группы В, минеральные вещества. Молочко и кашу откладывают в ячейки с личинками кормилицы. На одну личинку приходится ежедневно в среднем 1300 посещений, а за всю личиночную жизнь — около 10 000 посещений.

Тело личинки покрыто тонкой кутикулой, и поэтому увеличение размеров личинки по мере роста возможно лишь при условии периодического сбрасывания личиночной шкурки — линьки. Перед сбрасыванием старой шкурки под ее покровами образуется новая, более круп-

ная, соответствующая более крупным размерам растущей личинки. За время личиночной стадии происходят четыре линьки. С каждой из них размеры личинки увеличиваются, и к шестому дню она занимает всю ячейку (цв. табл. V). К концу шестого дня личинка выпрямляется, располагаясь головным концом к отверстию ячейки. К этому времени пчелы-работницы запечатывают ячейку крышечкой из смеси воска и перги. По выпрямлении личинка прядет кокон, т. е. оплетает внутреннюю поверхность ячейки секретом прядильных желез. По некоторым данным, в состав кокона входят также вещества, выделяемые стенками тела личинки и мальпигиевыми сосудами. Прядение кокона выпрямленной личинкой — одно из замечательных биологических приспособлений: в последующие стадии — предкуколки и куколки — происходит разрушение личиночных органов и тканей и формирование куколочных, вследствие чего в этих стадиях организм пчелы наиболее подвержен воздействиям внешней среды (температуры, влажности). Кокон же предохраняет развивающийся организм от отрицательных воздействий внешних факторов.

Стадия личинки пчелы-работницы длится 6 дней, матки — 5, трутня — 7 дней. По окончании прядения кокона личинка выпрямляется и становится неподвижной. Наступает стадия предкуколки (рис. 33). Сначала с внешней стороны выпрямленной личинки незаметно каких-либо изменений, но под личиночной оболочкой происходит обособление отделов, свойственных куколке и взрослой пчеле, — головы, груди, брюшка. На голове появляются сложные и простые глаза, антенны, ротовые придатки, на груди — зачатки двух пар крыльев и трех пар ног. Внутренние органы подвергаются распаду — гистолизу. Взамен личиночных возникают куколочные органы. В передней кишке появляется медовый зобик с клапаном, средняя кишка приобретает петлеобразную форму и складчатое строение, задняя подразделяется на два отдела — тонкую и прямую кишку. Взамен четьрех трубочек крупных мальпигиевых сосудов появляется большое число их (до 100) в виде тонких длинных нитей. Ганглии нервной цепочки частично сливаются между собой, вследствие чего у куколки и взрослой пчелы-работницы оказывается 7 ганглиев брюшной нервной цепочки вместо 11 ганглиев у личинки. В трахейной системе на месте боковых трахейных трубочек возникают

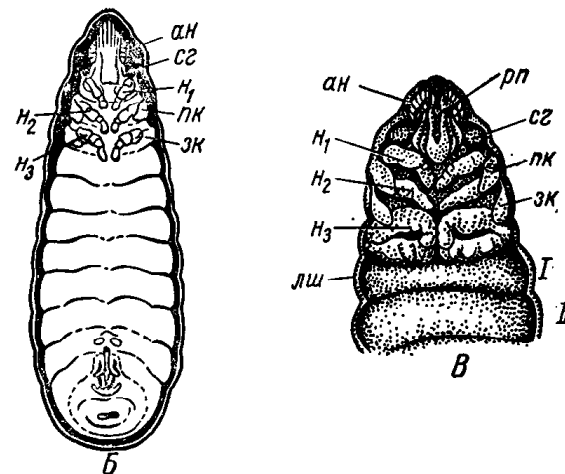
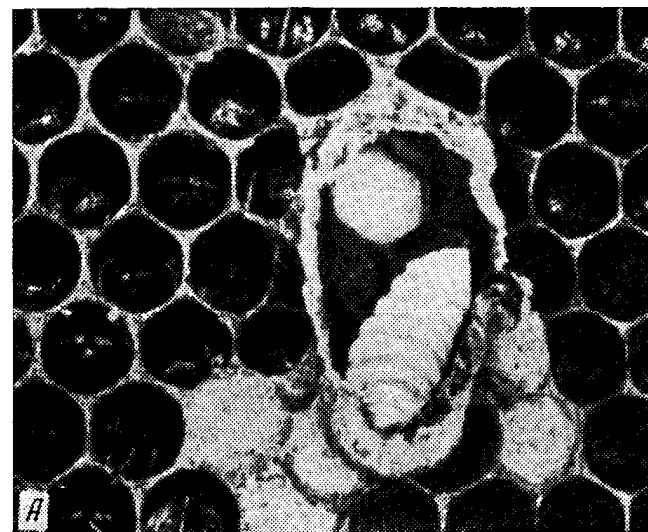


Рис. 33. Личинка старшего возраста, предкуколка:

А — свищевой маточник со вскрытой наружной стенкой (внутри взрослая маточная личинка, остаток маточного корма; в основании маточника заметна шестигранная ячейка, показатель того, что свищевые матки воспитываются из молодых личинок пчел-работниц); Б — предкуколка (вид с брюшной стороны); ан — антенны; сз — сложные глаза; н₁ — передняя нога; н₂ — средняя нога; н₃ — задняя нога; пк — передние крылья; зк — задние крылья; В — передний конец предкуколки перед окукливанием: лш — личиночная шкурка; рп — ротовые придатки; н₁ — передняя нога; н₂ — средняя нога; н₃ — задняя нога; пк — переднее крыло; зк — заднее крыло; I, II — сегменты брюшка.

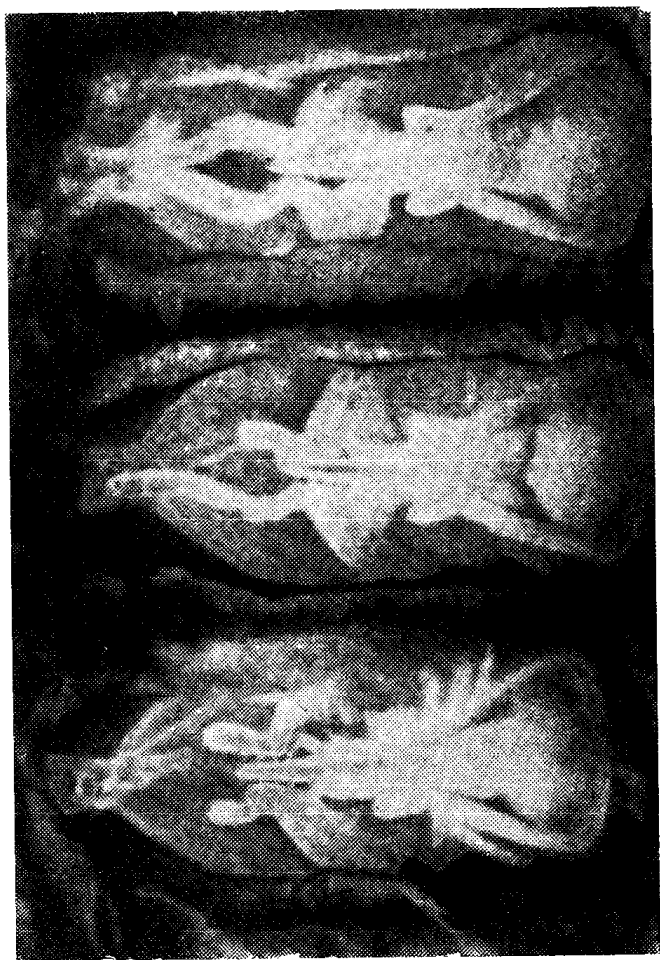
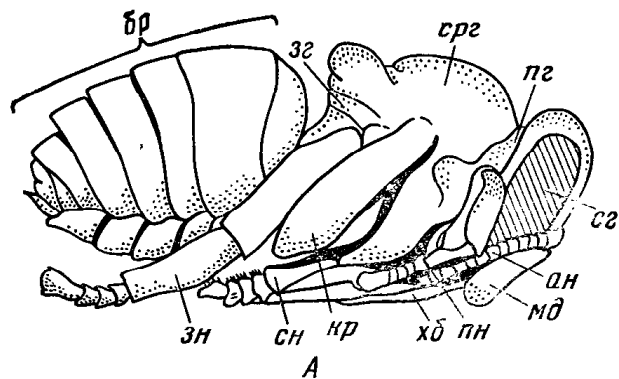


Рис. 34 Куколка:

А — вид сбоку; Б — с брюшной стороны, ан — антенны; сг — сложный глаз; мд — мандибулы; хб — хоботок, пн — передняя нога, сн — средняя нога; зн — задняя нога; кр — крыло, пг — переднегрудь, срг — среднегрудь; зг — заднегрудь; бр — брюшко.



Рис. 35. Последовательные стадии развития пчелы-работницы от яйца до взрослой личинки (вверху) и изменения в пигментации на стадии куколки (внизу).

крупные воздухоносные мешки. Личиночные яичники подвергаются дегенерации. Большая часть яйцевых трубочек (у личинки пчелы-работницы в одном яичнике их бывает 150) распадается, и остается от 1 до 20 трубочек, свойственных взрослой пчеле-работнице. Жировое тело резко уменьшается, так как с прекращением питания лишь оно служит источником энергии для перестройки личиночных органов.

Продолжительность стадии предкуколки для пчелы-работницы 3 дня, для матки — 2 дня, для трутня — 4 дня. В конце стадии предкуколки личиночная шкурка сбрасывается, из-под нее выходит куколка. По своему строению куколка похожа на взрослую пчелу, но вначале тело ее лишено пигментации; антенны, ротовые придатки, ноги и крылья плотно прижаты к телу, находятся в нерасправленном состоянии (рис. 34).

Последующие изменения в строении куколки заключаются в постепенном потемнении тела: глаза становятся

ся фиолетовыми, затем темнеют голова, грудь, брюшко (рис. 35). В конце куколочной стадии сбрасывается шкурка (последняя, шестая линька), из-под которой выходит вполне сформировавшаяся пчела. Антенны, ротовые придатки, ноги, крылья расправляются. Кровь из полости крыльев оттекает в полость тела, верхняя и нижняя пластинки крыла тесно соединяются друг с другом, образуя крылья взрослой пчелы. Стадия куколки пчелы-работницы длится 9 дней, а общее развитие — 21 день. Сбрасыванием куколочной шкурки заканчивается метаморфоз и начинается последняя фаза в жизни пчелы, получившая название «имаго» (совершенное насекомое). Мандибулами пчела прогрызает крышечку ячейки и выходит на поверхность сота. В течение имагинальной жизни никаких существенных изменений во внешней организации пчелы не происходит (см. также цв. табл. VI, VII, VIII).

Матка, пчела-работница и трутень во время развития проходят одни и те же стадии (яйцо, личинка, предкуколка, куколка), но с некоторыми отличиями. Личинка, из которой развивается матка, выходит, как и личинка пчелы-работницы, из оплодотворенного яйца и в первые дни ничем не отличается от личинки пчелы-работницы. Через 2—3 дня маточные личинки увеличиваются по массе значительно быстрее личинок пчел-работниц. Максимальная масса первой, по Комарову, 307 мг, вторых — 176,3 мг. Дальнейшее направление развития на матку или пчелу-работницу зависит от характера питания: маточную личинку в течение всей личиночной жизни кормилицы снабжают молочком; личинку же пчелы-работницы они кормят молочком лишь 3 дня, а затем дают ей смесь меда и перги. Кроме того, личинка матки и после запечатывания маточника продолжает питаться во время прядения кокона молочком, отложенным на дно маточника (рис. 33, А).

В маточном желе (молочке) содержится (%): белка 40—45, аминокислот 20, углеводов 20 и жиров 13—15 (по Гонтарскому, 1954). В состав маточного желе входят все 10 незаменимых аминокислот, чем, как полагают, и объясняется высокая ценность этого секрета. Найдены в нем жиры, жироподобные вещества — липиды (фосфолипиды, стеарин, воск), жирные кислоты. Последние придают маточному желе кисловатый вкус (рН 3,4—4,5). Углеводы представлены пятью сахарами,

из которых четыре — сахароза, фруктоза, глюкоза, рибоза — определены, а пятый остался неизвестным. Маточное желе богато витаминами: в 1 г сухого вещества его содержится 5—7 мг тиамина (В₁), 6—10 мг рибофлавина (лактофлавин, В₂), 2—2,5 мг пиридоксина (В₆), 47—75 мг амида никотиновой кислоты (В₃), 65—110 мг пантотеновой кислоты (В₅), 1,6—1,8 мг биотина (Н), 78—150 мг инозитола, 0,2 мг фолиевой кислоты (Вс) и 0,1485 мг витамина В₁₂. В маточном желе обнаружены в одинаковых, а частью в удвоенных количествах все витамины, содержащиеся в пыльце. Пантотеновой кислоты, биотина, фолиевой кислоты в нем в несколько раз больше, чем в пыльце растений (табл. 1).

Таблица 1. Содержание витаминов в меде, пыльце и маточном желе (по Бреккеру, 1958)

Название витамина	Содержится (мг) в 100 г		
	меда	пыльцы	маточного желе
Тиамин	0,0044	0,6	1,8
Лактофлавин	0,026	1,7	2,8
Пиридоксин	0,01	0,9	1,0
Никотиновая кислота	0,11	10,0	11,0
Пантотеновая кислота	0,055	3,0	32,0

Биохимическими исследованиями (Ляйнгепс и Рембольд, 1959) выявлено различие между молочком личинок пчел-работниц и маточным желе. В маточном желе молодых маточных личинок содержится пантотеновой кислоты в 4 раза, фолиевой кислоты в 2 раза больше. Исследованиями Шуэля и Диксона (1959) выявлено также различие по составу белков и углеводов между диетой маточных личинок и личинок пчел-работниц в возрасте 0—30 ч.

Пчелы-работницы выводят маток при роении, при тихой смене, или самосмене, маток, при гибели старой матки (свищевые матки). При подготовке к роению или перед тихой сменой маток они отстраивают на сотах (обычно на их ребрах или на нижнем крае) «мисочки», отличающиеся от рабочих и трутневых ячеек округлой формой. После выхода личинки из отложенного маткой в мисочку яйца пчелы-кормилицы в изобилии снабжают ее маточным желе и по мере роста личинки надстраивают стенки мисочки, вследствие чего получается особая форма ячейки — маточник. По форме он напоминает желудь, направленный вершиной книзу. Снаружи стен-

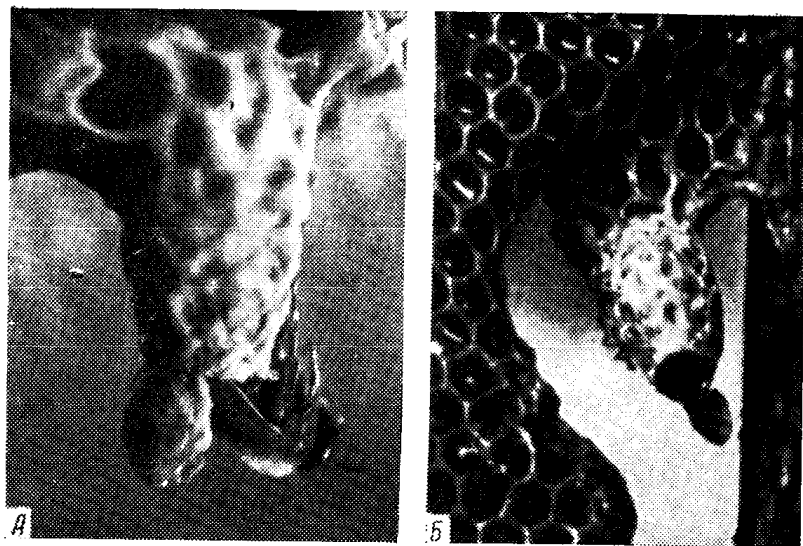


Рис. 36. Выход матки из маточника:
 А — выходящая из маточника матка; Б — роевой маточник непосредственно после выхода матки (крышечка еще остается соединенной с маточником).

ка маточника ячеистая, изнутри гладкая. При внезапной утрате старой матки пчелы-работницы выбирают для вывода новой одну или несколько личинок пчел-работниц (обычно не старше трехдневного возраста) и над шестигранной ячейкой начинают надстраивать маточник.

Через 5 дней заканчивается стадия маточной личинки. Пчелы-работницы запечатывают маточник, личинка в нем выпрямляется и начинает прядение кокона. При этом маточная личинка делает перерывы, во время которых потребляет желе, остающееся на дне маточника, отчего кокон матки не имеет дна. По окончании прядения кокона маточная личинка выпрямляется и становится неподвижной, что означает переход ее в стадию предкуколки. Процессы расчленения тела на отделы, обособление придатков головы и груди, явления распада внутренних личиночных органов и создания куколочных в общем протекают так же, как при развитии пчелы-работницы. Различие проявляется лишь при формировании органов размножения: если у предкуколки пчелы-работницы происходит распад яйцевых трубочек в яичниках, то у предкуколки матки продолжается прогрессивное

развитие яичников с большим числом яйцевых трубочек (до 150 в среднем в каждом яичнике).

Через два дня шкурка предкуколки сбрасывается, и наступает стадия куколки (рис. 34). Изменения в наружном виде куколки матки подобны описанным для пчелы-работницы. Внутренние органы перестраиваются на органы взрослой матки. После шести дней стадии куколки происходит последняя линька, и, сбросив куколочную шкурку, выходит матка, завершившая развитие. Через некоторое время она надрезает мандибулами основание крышечки, последняя откидывается, и матка выходит на соты (рис. 36, А). Весь цикл развития матки длится 16—17 дней.

Трутни в отличие от маток и пчел-работниц развиваются из неоплодотворенных яиц. Общая продолжительность развития трутня 24 дня (табл. 2).

Описанный выше характер развития пчелы-работницы, матки и трутня носит название *полного превращения*, или *метаморфоза*, особенность его заключается в прохождении стадии куколки. Последнее обусловлено значительным различием между строением личинки и взрослого насекомого. Стадия куколки оказалась необ-

Таблица 2. Продолжительность стадий развития пчелы-работницы, матки и трутня

Стадия развития	Сроки развития (дней)		
	пчелы-работницы	матки	трутня
Яйцо	3	3	3
Личинка	6	5	7
Предкуколка	3	2	4
Куколка	9	6	10
Общая продолжительность развития	21	16	24

ходимой для перестройки личиночных органов на куколочные и имагинальные. У насекомых же с неполным превращением отсутствует стадия куколки, так как из яйца выходит личинка, в основных чертах строения сходная с взрослым насекомым. Поэтому переход от молодых стадий к взрослой совершается постепенно, без стадии куколки (поденки, веснянки, прямокрылые, стрекозы и др.).

Развитие пчел-работниц, маток и трутней совершается под воздействием взаимосвязанных внешних и внутренних факторов. К первым факторам относятся пища, температура, влажность и содержание кислорода в воздухе. Под вторыми имеются в виду наследственные особенности развивающегося организма и его железы внутренней секреции.

О значении внешних условий для развития пчел-работниц, маток и трутней медоносной пчелы, как и для развития всех животных, свидетельствуют многие факты. Доказано, например, что в гнезде с расплодом поддерживается постоянная температура около 35° с колебаниями от 32 до 36° . Отклонение же от этих пределов приводит к недоразвитию некоторых органов или к гибели расплода. Сведения о регуляции относительной влажности в гнезде с расплодом менее определены: по измерениям Бюделя (1949), она колеблется от 30 до 50% ; по Эртелю, — от 40 до 62% (летом). Потребность в кислороде на отдельных стадиях развития особей неодинакова. Различна она у личинок и куколок пчел-работниц и маток. Мелампи и Виллис (1939) выяснили, что потребление кислорода в пересчете на 1 г тканей личинки снижается с увеличением ее возраста: личинки в возрасте $2-3$ дней потребляют в течение часа 2900 мм³ кислорода, $4-5$ -дневные — 1063 и $7-8$ -дневные — 374 мм³. Потребление кислорода в пересчете на 1 г тканей личинки матки в возрасте от двух до трех дней на 50% выше, чем у личинки пчелы-работницы того же возраста. Это связано с тем, что у первой обмен веществ протекает значительно интенсивнее. Различное потребление кислорода личинками матки и работницы подтверждено исследованиями Гонтарского (рис. 37).

Важнейшим фактором, необходимым для развития всех особей пчелиной семьи, служит пища. Она обуславливает различие в живой массе между личинками пчел-работниц и маток после $3-4$ дней личиночного развития (рис. 38). Пища для молодых стадий личинок, вышедших из оплодотворенных яиц, имеет и другое, особое значение: качественное своеобразие в пище личинок маток и пчел-работниц оказывает решающее влияние на весь ход их развития. Установлено, что потенциальные возможности дальнейшего развития оплодотворенных яиц медоносной пчелы совершенно одинаковы. В зависимости же от характера питания из любого оп-

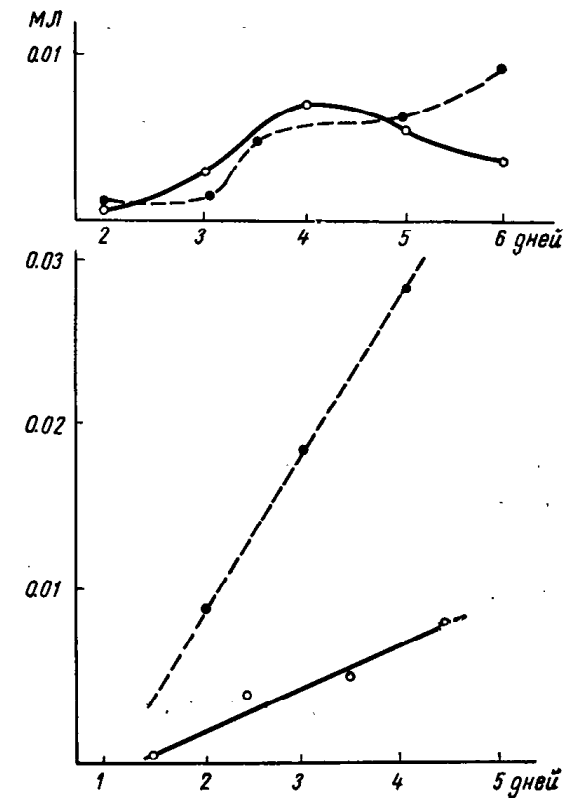


Рис. 37. Потребление кислорода личинками пчел-работниц (вверху) и маток (внизу), по Гонтарскому (1960). По горизонтали — возраст личинки (дни), по вертикали — среднее количество кислорода, потребляемого одной личинкой в течение часа (мл³). Сплошные линии — личинки, содержащиеся в термостате; пунктирные линии — личинки, взятые из улья.

лодотворенного яйца может развиваться либо матка, либо пчела-работница. Но этим не ограничиваются наследственные свойства оплодотворенного яйца: при известных условиях питания из него могут развиваться многочисленные переходные формы с проявляющимися в разной степени признаками матки и пчелы-работницы (см. «Полиморфизм»). Этот поразительный факт издавна привлекал внимание исследователей к изучению качественного и количественного состава пищи личинок маток, пчел-работниц и трутней. Анализ личиночного корма показывает, что его состав непостоянен: он изменя-

ется в широких пределах, вследствие чего трудно определить, за счет каких составных частей корма происходит дифференциация двух форм самок.

Сделана попытка решить данный вопрос путем кормления личинок вне улья (Рейн, 1933). При выкармливании маточным желе личинок пчел-работниц получены взрослые пчелы-работницы. Позднее (1951) вне гнезда были выведены трутни на молочке из рабочих ячеек. Исходя из того, что с третьего дня личинки пчел-работниц вместо молочка начинают получать смесь меда и перги, Гайдак высказал предположение, согласно которому развитие женской личинки в сторону пчелы-работницы обусловлено более скудным питанием по сравне-

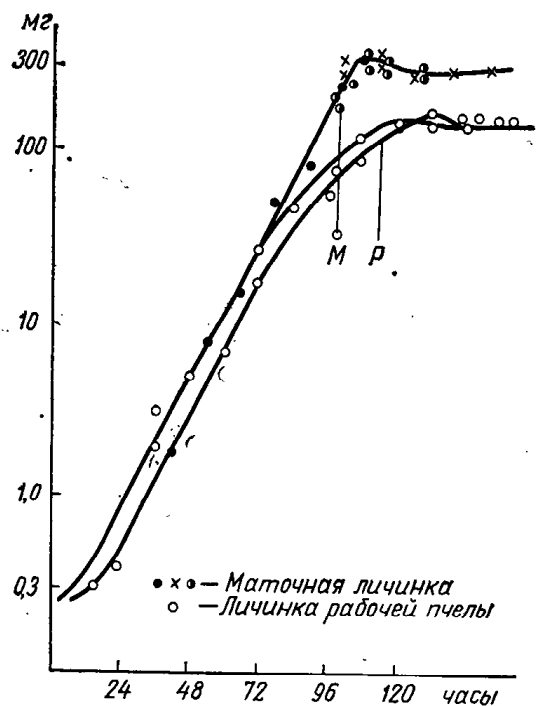


Рис. 38. Кривые увеличения живой массы личинок маток и пчел-работниц от вылупления из яйца до окукливания. Буквами «М», «Р» под вертикальными линиями показано приблизительно время запечатывания маточника и ячеек с личинками пчел-работниц. Живая масса личинок, особенно маточной, продолжает увеличиваться после запечатывания маточника за счет питания оставшимся в маточнике желе. Затем наблюдается уменьшение живой массы, что совпадает с прядением кокона и опоражниванием кишечника (по Бишопу, 1961).

нию с личинкой матки, получающей в течение всей личиночной жизни желе в избытке. Однако предположению Гайдака противоречит факт получения в искусственных условиях на маточном корме, даваемом в избытке, гигантских пчел-работниц (Рейн, 1933; Комаров, 1937), но не маток. С другой стороны, при искусственном выводе маток неоднократно получают карликовые особи массой менее 100 мг, но обладающие всеми признаками маточного типа. Следовательно, предположение Гайдака и других авторов о недостатке корма как о факторе, определяющем дифференцировку двух форм самок во время развития женских личинок, нельзя считать обоснованным. Уиверу (1955) впервые удалось вывести взрослую матку вне гнезда, в термостате. Успех Уивера объясняется тем, что он в своем опыте пользовался свежим кормом из маточных ячеек, которым и снабжал подопытных личинок. Впоследствии и другими исследователями получены матки при выкармливании личинок вне пчелиного гнезда.

Общепринято, что молочко выделяется гипофарингеальными железами. В противоположность этому, Козьмина и Комаров (1932) пришли к заключению, что молочко секретируется мандибулярными железами, а гипофарингеальные железы выделяют фермент инвертазу. Ряд исследований подтверждает, что гипофарингеальные железы выделяют фермент инвертазу, но тем не менее доказано их участие в выработке каких-то составных частей молочка. Выявлена также роль мандибулярных желез в секретировании веществ, входящих в состав молочка.

Гофман (1960) провел сравнение между выделяемым пчелами-работницами секретом и содержимым разных желез. Он подтвердил сообщение Рейна о выделении кормилицами двойного рода секрета для маточных личинок — молочко-белого и прозрачного. До трехдневного возраста маточных личинок кормилицы снабжают преимущественно молочко-белым секретом, с четвертого дня в диете таких личинок преобладает прозрачный секрет. Возраст кормилиц, выделяющих белый секрет, колеблется между тремя и восемнадцатью днями, а возраст кормилиц, секретирующих прозрачное вещество, — между тринадцатью и двадцатью тремя днями. В белом секрете нет сахара, а в состав прозрачного он входит. Полученные Гофманом результаты совпадают с микро-

химическим анализом: в корме молодых маточных личинок содержится больше белка, в корме личинок старшего возраста больше углеводов. Кислотность белого секрета (рН 4,0) соответствует кислотности содержимого мандибулярных желез (рН 3,9). Это дает основание предполагать, что белый секрет выделяется мандибулярными железами. Содержание сахара в прозрачном секрете и отсутствие его в гипофарингеальных железах, по-видимому, объясняется тем, что он представляет собой смесь секрета гипофарингеальных желез и меда. Работами других авторов также установлена общность некоторых составных частей молочка и секрета мандибулярных желез.

Многочисленными исследованиями установлено огромное значение пыльцы для жизнедеятельности сообщества медоносной пчелы. В составе пыльцы обнаружены все вещества, которые находятся в молочке: белки, жиры, витамин А, витамины комплекса В — фолиевая, пантотеновая, никотиновая кислоты, рибофлавин и др. Содержание белка в пыльце разных растений колеблется от 8 до 80%. Несомненно, все важнейшие составные части молочка, белки и витамины вырабатываются организмом пчелы-работницы исключительно за счет пыльцы. Предполагают, что пчелы-работницы предпочитают смесь пыльцы с разных растений, благодаря чему, по-видимому, выравниваются колебания в питательных свойствах различной пыльцы и гарантируется выработка равноценного по качеству молочка.

Нормальное развитие гипофарингеальных и мандибулярных желез, секреторирующих составные части молочка, возможно лишь при питании пчел-кормилиц пергой. Такое питание необходимо для формирования всего организма пчелы-работницы, для развития жирового тела, восковых желез. Поэтому молодые пчелы-работницы вскоре после выхода из ячейки усиленно потребляют пыльцу и питаются ею во время выкармливания расплода и строительства сотов.

Давно подмечена тесная связь между интенсивностью выведения расплода и количеством потребляемой пчелиной семьей пыльцы. Установлено, что недостаток пыльцы вызывает уменьшение количества расплода в семье. Питание пыльцой — одно из лучших средств борьбы с такими опасными болезнями медоносной пчелы, как нозематоз, акарапидоз, гнилец. Пчелиные семьи, со-

державшиеся на белковой диете, более устойчивы к возбудителям болезни, чем испытывающие белковое голодание. В последнем случае часто выводятся пчелы-работницы и матки карликовых размеров, с недоразвитыми крыльями.

Знание сроков развития разных особей медоносной пчелы и биологических особенностей этого развития дает возможность сделать некоторые выводы для техники пчеловодства. Следует иметь в виду, что матка достигает половой зрелости и вылетает на брачную прогулку обычно через 7—10 дней по выходе из маточника (реже в более молодом возрасте); через 36—48 часов по возвращении с брачного полета она начнет откладывать яйца. Таким образом, при развитии маток в роевых маточниках должно пройти 25—30 дней со времени откладки яйца в мисочку, прежде чем развившаяся из него матка будет сама в состоянии откладывать яйца. При искусственном выводе маток необходимо соответственно учитывать, в каком возрасте личинки даны семье на маточное воспитание: если, например, двухдневного возраста, то матки, развившиеся из них, выйдут из маточника через 11 дней (из общих 16 дней развития матки надо вычесть: 3 дня — в стадии яйца и 2 дня — личиночной стадии).

Искусственный вывод маток основывается на следующих трех биологических фактах: во-первых, что матки и пчелы-работницы развиваются из совершенно одинаковых яиц (оплодотворенных); во-вторых, что дальнейшее направление развития на матку или пчелу-работницу зависит от режима питания личинки; в-третьих, что из молодых личинок пчелы-работницы безматочной семьи могут воспитать матку (в практике для вывода маток обычно берут личинок не старше двухдневного возраста).

Знание особенностей развития матки помогает осуществлять контроль над роением: известно, что семьи медоносной пчелы среднерусской породы, населяющей большую часть территории нашей страны, отпускают рой в первый или на второй день после запечатывания маточника.

Важно также иметь в виду, что откладка в мисочку яйца является несомненным указанием на подготовку семьи к роению.

Закладка в гнезде свищевых маточников свидетель-

ствуется о том, что старая матка или погибла, или в силу тех или иных причин потеряла способность к нормальной яйцекладке. Пчеловод может оказать помощь такой семье, уничтожая свищевые маточки и подставляя ей роевые или искусственные (при искусственном выводе маток) маточки, либо путем посадки молодой (плодной или неплодной) матки. В случае оставления в семье свищевых маточников за ней следует наблюдать до тех пор, пока вышедшая из маточника матка не спарится с трутнем и не начнет нормально откладывать яйца. При искусственном выводе маток и вообще при различных манипуляциях с маточниками важно учитывать, что наибольшему риску гибели от сотрясения, охлаждения и т. п. матки подвергаются во время прохождения стадии предкуколки и первых дней куколочной стадии.

Нормальная откладка маткой яиц, как и нормальное развитие расплода, протекают при температуре в пределах 34—36°C. Следовательно, надо принимать меры, способствующие поддержанию пчелами-работницами в гнезде с расплодом указанной температуры, что особенно важно в холодное время года (хорошее утепление, умеренное и своевременное расширение гнезда и др.).

В работе по созданию к главному медосбору полноценных по численности пчел-работниц семей, по формированию отводков, искусственному выводу маток необходимо знание сроков развития особей пчелиной семьи и тех сроков, в течение которых матки и трутни оказываются способными выполнять свои основные функции, а пчелы-работницы будут в состоянии вылетать из улья за сбором нектара и пыльцы.

Выше уже упоминалось о сроках развития матки и откладки ею яиц; для пчел-работниц со времени откладки яйца и до вылета развившейся из него особи за нектаром требуется около 35—40 дней, а для трутня со времени откладки яйца и до готовности трутня к спариванию с маткой приблизительно 35—38 дней.

ЭНДОКРИННАЯ СИСТЕМА

На процессы роста, линьки и изменений в строении органов, происходящих во время метаморфоза пчелы-работницы, матки и трутня медоносной пчелы, как и других насекомых, оказывает влияние ряд веществ, выделяемых в гемолимфу эндокринными железами (желе-

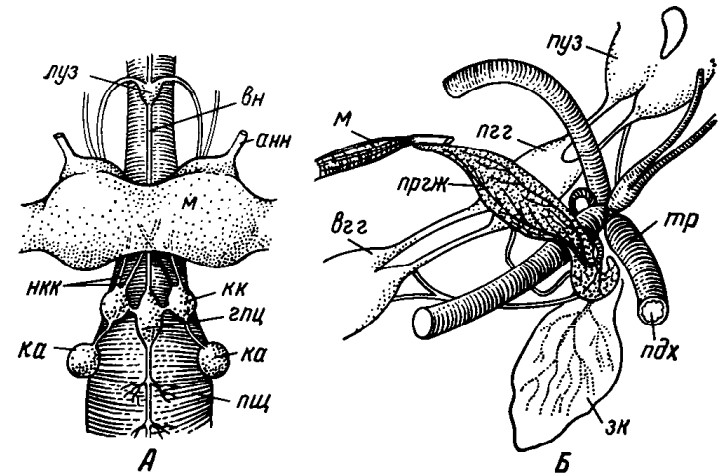


Рис. 39. Железы внутренней секреции личинки пчелы:

А — мозг и железы внутренней секреции; пщ — пищевод; м — мозг; луз — лобный (фронтальный) узел; вн — возвратный нерв; анн — антеннальный нерв; гпц — гипocereбральный узел; кк — корпоры кардиака; ка — корпоры аллята (прилежащие тела); нкк — нервы, соединяющие мозг с корпоры кардиака; Б — переднегрудная железа (пргж); тр — трахея; пуз — подглоточный узел; пгг — первый грудной ганглий; вгг — второй грудной ганглий; эк — зачаток переднего крыла; пдх — переднее дыхальце; м — мышца.

зами внутренней секреции) и называемых гормонами*. У насекомых различают следующие эндокринные органы.

В переднем отделе мозга расположена *интерцеребральная железа*. Отростки ее нейросекреторных клеток направлены назад, и расширенные окончания их образуют пару так называемых *кардиальных тел* (согрома cardiaca, рис. 39, кк), лежащих позади мозга, по бокам пищевода. С кардиальными телами связана расположенная недалеко от них, ближе к средней линии пищевода пара *прилежащих тел* (согрома allata, рис. 39, ка). Под пищеводом, рядом с первым грудным ганглием личинки развивается парная *проторакальная* (переднегрудная) *железа* в виде рыхлого комплекса тяжей из крупных эктодермальных клеток. Она иннервируется от первого и второго грудных ганглиев. От крупной, расположенной в груди трахеи отходит ветвь, которая проникает в про-

* Гормоны (от греческого *hormon* — возбуждать, побуждать) — вещества, продуцируемые железами внутренней секреции и выделяемые непосредственно в кровь.

торакальную железу и разветвляется внутри нее (рис. 39, Б).

Интерцеребральная железа выделяет несколько гормонов, регулирующих различные физиологические процессы.

В процессе превращения личинки во взрослое насекомое, или имаго, эндокринная система функционирует следующим образом. У насекомых увеличение размеров в личиночной стадии может происходить лишь периодически, при сбрасывании личиночной шкурки, так как плотная шкурка оказывается препятствием для непрерывного роста. Первоначальный стимул для линьки создает проторакотропный гормон интерцеребральной железы. Он вырабатывается в ее нейросекреторных клетках, а накапливается в кардиальных телах, откуда выделяется в гемолимфу и начинает оказывать стимулирующее влияние на проторакальную железу. Последняя выделяет экдизон — стероид, синтезируемый из холестерина. Экдизон заставляет эпидермис выделять личиночный секрет, что ведет к линьке. Существует поразительное сходство между стимулирующим действием проторакотропного гормона и одного из гормонов гипофиза позвоночных на выработку стероидов надпочечниками.

В регуляции метаморфоза принимают участие и прилежащие тела. При их удалении у молодой личинки за ближайшей линькой следует окукливание, несмотря на то, что в норме ей предстояло проделать одну или даже несколько личиночных линек. Если же, напротив, пересадить прилежащие тела от молодой личинки зрелой, которая вот-вот должна окуклиться, то вместо метаморфоза у нее произойдет дополнительная личиночная линька. Прилежащие тела являются накапливающим органом, подобно кардиальным телам, но накапливается в них другой нейросекрет, неотенин, или ювенильный гормон, т. е. способствующий сохранению личиночной организации. Молекула неотенина построена на основе цепи жирной кислоты. Неотенин подавляет метаморфоз, но не препятствует линьке, так что личинка линяет и продолжает расти. После четвертой линьки, когда она заполнит собой всю ячейку, этот гормон перестает выделяться и наступает окукливание.

Эндокринная система подчиняется регулируемому влиянию центральной нервной системы, вследствие чего, несмотря на противоречивый характер функционирова-

ния отдельных ее элементов, осуществляется последовательный ход изменений, приводящий в конце концов к превращению личинки в имаго. Но и на функцию центральной нервной системы эндокринные органы тоже оказывают влияние.

По завершении метаморфоза проторакальные секреторные клетки исчезают, а интерцеребральная железа, кардиальные и прилежащие тела у имаго остаются.

Выяснено, что рост и деятельность прилежащих тел зависит от питания: белковое содействует увеличению их размеров, углеводное подавляет их развитие. Хотя эти данные получены на взрослых пчелах-работницах, они, вероятно, применимы и к личинкам. У многих насекомых нейросекреторные клетки начинают вырабатывать гормон только при определенных условиях питания на стадии личинки.

РОЕНИЕ

В силу особенностей организации сообщества медоносной пчелы ни один из ее индивидов не может образовать новую семью. Вследствие этого обстоятельства в эволюции медоносной пчелы возникло приспособление к расселению в пространстве путем отделения части пчелиной семьи вместе с маткой. Отделяющаяся часть семьи и называется роем, а процесс обособления новой семьи — роением. Подготовка пчелиной семьи к роению начинается задолго до самого роения. Одним из показателей предварительной подготовки к роению некоторые считают откладку маткой неоплодотворенных яиц и воспитание трутней. Но едва ли этот признак может быть признан достоверным, так как известно много случаев воспитания в пчелиных семьях трутней, не сопровождаемого последующим роением. Бесспорным признаком перехода пчелиной семьи в роевое состояние считают закладку мисочек и откладку в них яиц. Однако бывает и так, что мисочки отстраиваются в гнезде и матка откладывает в них яйца вне связи с предстоящим роением. Это происходит при так называемой самосмене, или тихой смене, маток, когда матка становится неполноценной в силу тех или иных обстоятельств (возраст, болезни и др.) и пчелиная семья взамен нее выводит новую, молодую матку. Склонность к тихой смене

маток особенно отчетливо выражена у кавказской и крайнской пород. Появившаяся новая неплодная матка вылетает после ориентировочного облета на спаривание, возвращается в улей и начинает откладывать яйца, а старая матка уничтожается пчелами.

Переход пчелиной семьи в роевое состояние отличается от самосмены маток по числу закладываемых маточников: при самосмене число их незначительно, при роении достигает десяти и более. Рой выходит из улья вскоре после запечатывания первого маточника.

В 1956 г. получены дополнительные материалы о поведении пчел-работниц при роении (Линдауэр). Незадолго до выхода роя некоторые из них приходят в состояние необычайного возбуждения; неправильными зигзагообразными движениями они как бы протискиваются между находящимися рядом особями и как бы расталкивают их. При этом они совершают вибрационные движения брюшком и издают жужжащие звуки, в результате которых возникают ультразвуковые колебания, которые могут быть обнаружены посредством анализатора частоты. Сначала такие движения совершают 2—3 пчелы-работницы, через минуту — дюжина, а затем все больше и больше пчел-работниц начинают бегать в бешеном темпе по сотам; число их быстро возрастает, и, наконец, минут через десять выходит рой. Матка поддается общему возбуждению. Если она задерживается в улье, то пчелы-работницы непрерывно продолжают возбужденный бег с жужжанием до тех пор, пока матка не выйдет наружу и не присоединится к рою. Описанный здесь бег с жужжанием служит сигналом к выходу роя. Эта форма стимулирования пчел к выходу с роем характеризуется двумя особенностями. Во-первых, она рассчитана на быстрое возбуждение пчел, что при выходе роя биологически вполне целесообразно, так как обеспечивает их прививание в роевой клуб за короткое время и ускоряет вылет отроившихся пчел на место нового жилища; следовательно, в результате этого уменьшается риск гибели роевых пчел, оказавшихся вне гнезда, от всякого рода отрицательных воздействий внешней среды. Во-вторых, такая сигнализация действует возбуждающе на все возрастные группы пчел, находящиеся в улье, что с биологической стороны также находит свое объяснение: рой, состоящий из пчел разного возраста, при основании нового самостоя-

тельного гнезда окажется более жизнестойким по сравнению с роем из одновозрастных пчел.

При роении сначала выходит сравнительно немного пчел-работниц; потом число их быстро возрастает, и из улья устремляется целый поток пчел, взлетающих в воздух и образующих в нем своеобразную подвижную сеть, не теряющую своей общей формы, несмотря на быстрые перемещения внутри нее пчел. Через несколько минут рой начинает прививаться обычно на каком-либо дереве (если оно окажется поблизости), образуя на нем роевую гроздь. В состоянии роевой грозди пчелы могут находиться от нескольких минут до 2—3 часов, лишь в виде редкого исключения — до нескольких дней. Уже с давних пор натуралисты, пчеловоды наблюдали пчел-разведчиц перед поселением роя. Линдауэр показал, что отыскание нового места и поселение в нем отроившихся пчел регулируется определенным образом (о сигнализации на роевой грозди см. главу «Поведение»).

Из гнезда с первым роем уходит плодная матка; в улье остаются часть пчел-работниц, расплод, запечатанные маточники. Примерно через неделю после роения из маточника выходит неплодная матка. Если роевое состояние после ухода первого роя прекратилось, пчелы-работницы разрушают оставшиеся маточники и уничтожают находящиеся в них маток. В случае продолжающегося стремления пчелиной семьи к роению, она отпускает второй рой (вторак) с неплодной маткой. При бесконтрольном содержании пчел могут выходить и последующие рои. Оставшаяся в гнезде после роения неплодная матка через несколько дней вылетает на «брачную проигру» и, возвратившись в улей после удачного спаривания, начинает через день-два откладывать оплодотворенные яйца; постепенно в пчелиной семье восстанавливается нормальная жизнедеятельность.

Как правило, с роем уходит большая часть пчел. В возрастном отношении они, по-видимому, распределяются поровну между частью, оставшейся в улье, и роем. Следовательно, в составе роя оказываются пчелы всех возрастов. Как уже упоминалось, это имеет важный биологический смысл: пчелиная семья, обосновавшаяся в новом месте, имеет больше возможностей выжить при наличии в ней пчел-работниц разного возраста. Выяснено, что матка при роении покидает улей

не ранее, чем из него выйдет значительная (если не бóльшая) часть отраивающихся пчел. Если матка не выйдет из улья, то роевые пчелы возвращаются в него.

Существует много противоречивых взглядов на причины возникновения в пчелиной семье роевого состояния. Согласно, например, предположению Герстунга, в определенный период развития пчелиной семьи создается избыток кормилиц, вырабатывающих личиночный корм в большем количестве, чем необходимо для потребления личинками. Этот избыточный корм кормилицы используют для воспитания маточных личинок, что в конечном результате приводит семью к роению. Но гипотеза Герстунга не находит подтверждения во многих фактах. Основную ее предпосылку о том, что все пчелы-работницы обязательно проходят стадию развития гипофарингеальных желез и выступают в роли кормилиц, нельзя считать правильной. В силу лабильности (подвижности) организма во многих случаях молодые пчелы-работницы приступают к добыванию нектара в раннем возрасте. опыты же со стряхиванием всех пчел в улей с порожними сотами не приводили к роению, хотя именно в данном случае из-за недостатка личинок должно было бы создаваться избыточное количество корма, которое побудило бы пчелиную семью к переходу в роевое состояние. Однако такая семья не роилась. Наблюдались случаи, когда при переполнении гнезда печатным расплодом и вылупляющимися из ячеек молодыми пчелами матка продолжала откладывать яйца, и в семье не проявлялось стремления к роению.

Другая гипотеза о причинах роения, высказанная Демутцом (1921—1931), заключается в предположении, что переход пчелиной семьи в роевое состояние вызывается переполнением гнезда с расплодом пчелами-работницами. Эта гипотеза находит подтверждения во многих наблюдениях, согласно которым роевое состояние всегда сопровождается переполнением гнезда с расплодом пчелами. Тем не менее, по некоторым сообщениям, и при переполненном гнезде роение наступает не всегда. Следовательно, гипотеза перепаселенности не охватывает все факты.

Третья гипотеза о факторах, вызывающих роение, высказана Батлером (1954 г. и позже) на основе его взглядов о роли «маточного вещества». Согласно Батлеру, маточное вещество, секретруемое мандибулярными железами матки, подавляет развитие ячничков пчел-работниц, закладку ими мисочек и воспитание маток. Недостаток маточного вещества стимулирует воспитание пчелами-работницами новых маток и переход семьи в роевое состояние. Однако гипотеза Батлера не объясняет некоторые факты, наблюдаемые при роении. Почему, например, в ряде случаев после удаления маточников из семьи, готовящейся к роению, у нее угасает стимул к роению; как объяснить, что при возникновении хорошего медосбора роевое состояние во многих семьях исчезает; ведь в обоих приведенных примерах соотношение между продуцируемым маточным веществом и числом пчел должно было бы оставаться на прежнем уровне.

Сроки наступления роения различны не только для разных климатических зон, но и для одной местности значительно колеблются по годам. Кожевников (1931)

приводит пример одного из самых ранних выходов роя для средней полосы — 22 мая и указывает, что начало роевого периода может колебаться по годам в пределах месяца. Обычно в средней полосе роение начинается в первой половине июня и заканчивается во второй половине июля. Очень часто неконтролируемое роение наносит ущерб хозяйству. Это связано с тем, что при выходе роя незадолго до главного медосбора материнская семья с новой молодой маткой не успевает ко времени наступления медосбора накопить достаточное число пчел-работниц, которые могли бы использовать медосбор; семья же, образовавшаяся за счет роя, при таких условиях ослабевает из-за кратковременности индивидуальной жизни пчел-работниц и ко времени медосбора не в состоянии достичь должного уровня по числу пчел — сборщиц нектара. Пчелиные семьи, приходящие в роевое состояние во время медосбора, также не могут накопить достаточные запасы меда из-за общего понижения активности при подготовке к роению и во время самого процесса роения. По указанным причинам в большинстве случаев при рациональном ведении пчеловодческого хозяйства стремятся ограничить и предупредить на пасеках роение разными способами. Эти меры по борьбе с роением основываются на знании закономерностей развития сообщества медоносной пчелы применительно к местным условиям, на изучении сроков цветения основных видов медоносных растений местной флоры, на знании биологических и хозяйственных признаков пород медоносной пчелы, используемых в хозяйстве, и на знакомстве с биологией роения.

На основе накопленных наукой и практикой данных можно наметить некоторые меры по предупреждению роения. Роение прежде всего представляет собой наследственное биологическое свойство медоносной пчелы, и у разных пород ее оно проявляется в разной степени: горная кавказская отличается хорошо выраженной несклонностью к роению; крайнская, напротив, пользуется репутацией роильвой. Далее в пределах одной породы, например среднерусской, наблюдаются и роильвые и нероильвые группы. Следовательно, должна быть поставлена задача отбора групп пчел нероильвых или с умеренной роильвостью, конечно в сочетании с другими ценными в хозяйственном отношении признаками.

Давно замечено, что семьи с молодыми матками, особенно вывода данного весенне-летнего сезона (матками-сеголетками), в меньшей степени проявляют склонность к роению или вообще не роются. Поэтому надо следить за регулярной сменой маток, стараясь не держать маток старше двухлетнего возраста, за исключением выдающихся по своим качествам. Хотя и не существует исчерпывающих теорий или гипотез, объясняющих причины возникновения роевого состояния, тем не менее надо принять во внимание тот факт, что в большинстве случаев роение сопровождается перенаселенностью пчелиного гнезда. Во избежание переполнения гнезда важно постоянно следить за тем, чтобы семье всегда предоставлялось достаточное пространство для откладки маткой яиц, для развития расплода, для складывания нектара, перги и накопления меда. Это решается постановкой дополнительных, хорошо отстроенных рамок с сушкой, рамок с вощиной, своевременной постановкой магазинных надставок или дополнительных корпусов. Хорошей мерой, способствующей проявлению пчелами активности, надо признать не только постановку рамок с вощиной, но и строительные рамок с начатками вошины. Действенной мерой является метод ранних отводков с плодной маткой. Часть расплода, передаваемого из основной семьи отводку, будет служить средством, предотвращающим перенаселенность гнезда и уменьшающим возможность проявления роевого инстинкта.

Контрольные вопросы

1. Расскажите о строении органов размножения матки, пчелы-работницы, трутня. 2. Каких пчел называют трутовками? 3. Что называется оогенезом? Сперматогенезом? 4. По каким признакам личинка отличается от взрослой пчелы-работницы? 5. При каких условиях происходит нормальная откладка маткой яиц? 6. Чем куколка отличается от личинки? 7. Что называется гистологией? 8. Расскажите об условиях, необходимых для нормального развития пчелы-работницы, матки, трутня. 9. На какой особенности развития личинки медоносной пчелы основывается искусственный вывод маток? 10. В чем заключается биологическое значение роения? 11. Каковы признаки подготовки пчелиной семьи к роению? 12. Перечислите способы, сдерживающие стремление пчел-работниц к роению.

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ОСОБЕЙ ПЧЕЛИНОЙ СЕМЬИ

Полиморфизм (поли — много, морфос — форма) в переводе означает многоформность. В природе распространено явление полового диморфизма (ди — два), двухформности, или разделение полов на мужской и женский, истолковываемое как частный случай полиморфизма. Понятие «полиморфизм» было определено более ста лет тому назад Лейкартом (1851—1853), ему же принадлежит и введение в науку этого термина. Под полиморфизмом Лейкарт имел в виду различия у особей одного и того же вида, когда эти особи выполняют различное назначение. Развивая данное положение, Лейкарт подчеркивал, что физиологической основой полиморфизма является разделение работ между особями того или иного вида. Понятие полиморфизма принимается большинством ученых в приведенной выше трактовке Лейкарта.

К полиморфным животным относятся колонии некоторых беспозвоночных, а также общественные насекомые: термиты, муравьи, некоторые виды ос и пчел.

Пчела медоносная *Apis mellifera* L. является примером общественного вида с ярко выраженным полиморфизмом. По строению тела и выполняемой функции в сообществе медоносной пчелы отчетливо разграничены две формы самок — матка и пчелы-работницы, а также самцы — трутни. За весенне-летний период в пчелиной семье успевает смениться несколько поколений пчел-работниц, так что матка круглый год живет в окружении молодых пчел. От пчел-работниц она отличается более крупными размерами. Длина ее тела 20—25 мм, живая масса около 200 мг. Тело матки стройное, продолговатое, брюшко выдается за кончики крыльев. Голова матки на теменной стороне выпукло очерчена, простые глаза несколько сдвинуты на лоб (рис. 40). Хоботок значительно короче, чем у пчелы-работницы, что, несомненно, обусловлено утратой инстинкта добывания нектара. За-

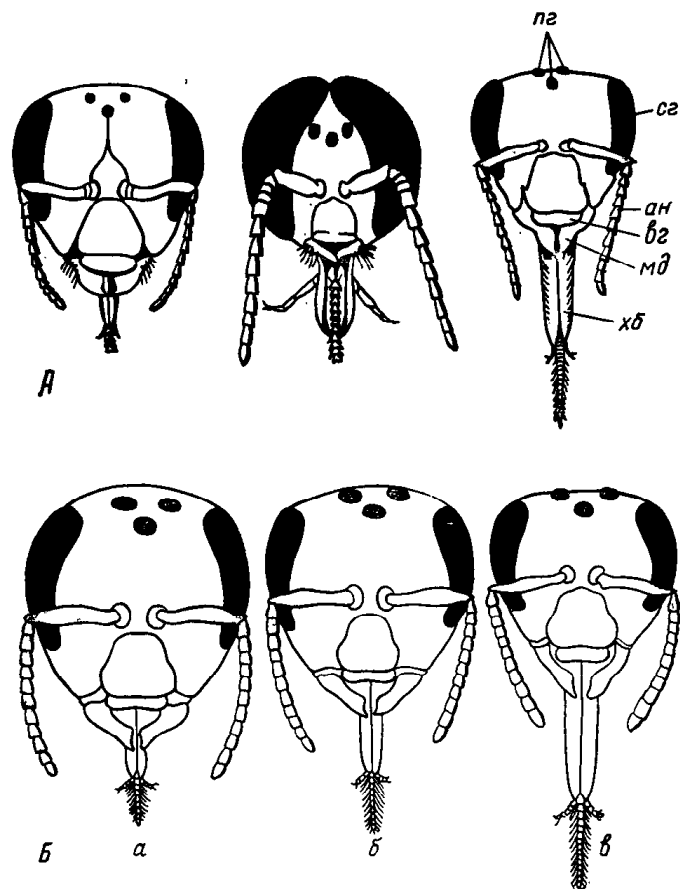


Рис. 40. Голова основных и переходных форм медоносной пчелы: А — голова матки, трутня и пчелы-работницы (вид спереди); лг — простые глаза; сг — сложный глаз; ан — антенны; вг — верхняя губа; мд — мандибулы; хб — хоботок; Б — голова матки (а), переходной формы типа матки (б) и пчелы-работницы (в).

то мандибулы матки очень сильно развиты. Кожевников считает затруднительным объяснение факта такого значительного развития мандибул матки (1905): мандибулами она прогрызает лишь крышечку маточника при выходе из него да пользуется ими при столкновении с матками-соперницами. На конце мандибулы имеется зубец, который рассматривается как сохранившийся примитивный признак древних предков медоносной пчелы. Яркими признаками, характеризующими матку как форму самки, обособленную от пчелы-работницы, надо считать

отсутствие восковых зеркалец на брюшных полукольцах (рис. 41), а также корзиночек и щеточек на задних ногах (рис. 42). Эти особенности объясняются тем, что она не принимает участия ни в добывании пищи (нектара, пыльцы), ни в строительстве сотов.

По внутреннему строению матка сильно отличается от пчел-работниц. У нее атрофированы* гипофарингеальные железы, а мандибулярные, напротив, развиты очень хорошо (рис. 43). Но наиболее сложного и совершенного развития достигают органы размножения матки. По данным Кожевникова, Лошеля, Цандера, число яйцевых трубочек у маток колеблется в пределах 320—360. Бла-

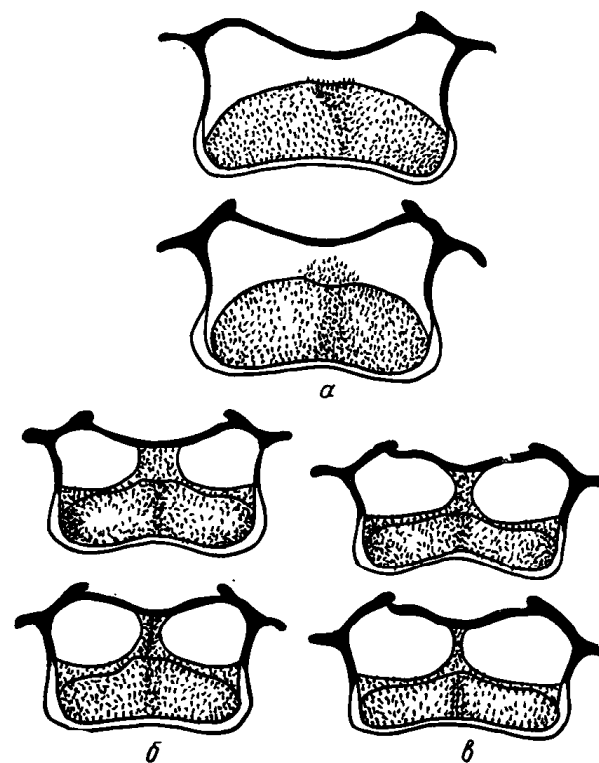


Рис. 41. Четвертый и пятый стерниты матки (а), переходной формы типа матки (б) и пчелы-работницы (в).

* Атрофия — уменьшение в размере какого-либо органа или ткани вследствие длительного бездействия.

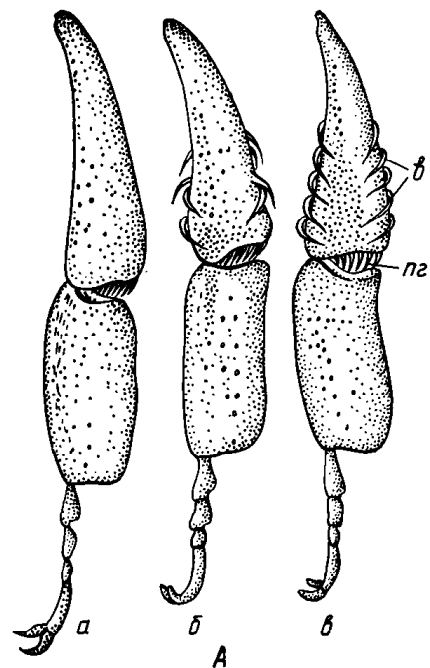


Рис. 42. Строение задних ног матки, переходной формы типа матки и пчелы-работницы:

А — наружная сторона голени матки (а), переходной формы типа матки (б) и пчелы-работницы (в); пг — пыльцевой гребешок; в — волоски; Б — первый членик лапки матки (а), переходной формы типа матки (б), переходной формы типа пчелы-работницы (в) и пчелы-работницы (г), (вид с внутренней стороны).

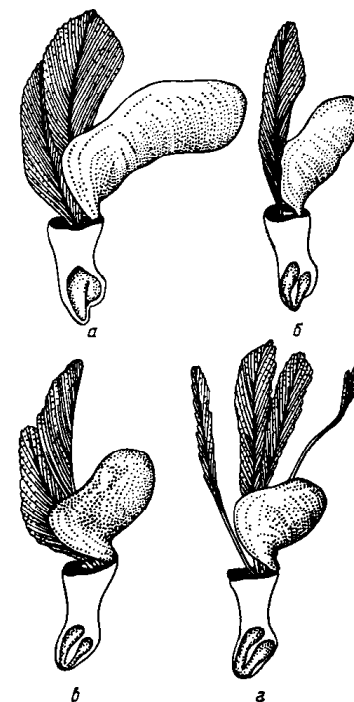
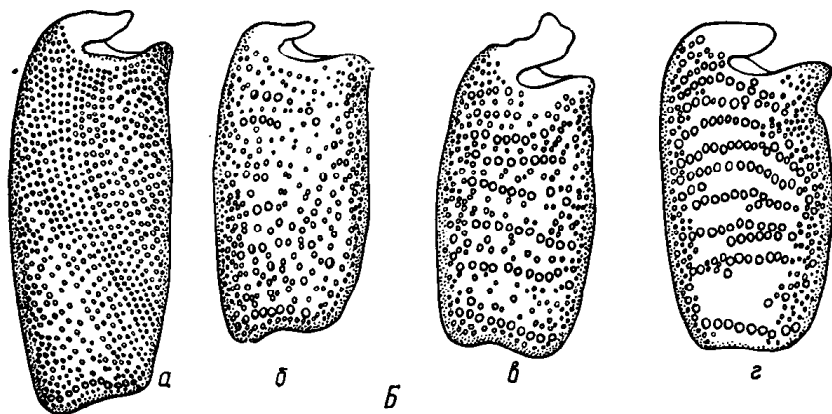


Рис. 43. Мандибулярные (верхнечелюстные) железы матки (а), переходной формы типа матки (б), переходной формы типа пчелы-работницы (в) и пчелы-работницы (г).

годаря этому летом матка может откладывать до 1500 и более яиц в сутки. Общая масса отложенных за сутки яиц равна ее собственной массе. Такие сильно развитые органы размножения и высокая плодовитость матки медоносной пчелы могли возникнуть лишь в связи с утратой ею инстинктов добывания пищи, ухода за потомством, строительного и других, за исключением откладки

яиц. «Специализация» матки привела к наиболее совершенному выполнению этой ее единственной функции.

Пчелы-работницы — самое многочисленное население пчелиной семьи. Летом в семье средних размеров их насчитывается 30—40 тыс., а в сильных — до 50—70 тыс. и более. Пчел-работниц называют иногда недоразвитыми самками, но правильнее было бы рассматривать их как самок с недоразвитыми органами размножения, так как по своему строению они хорошо приспособлены к выполнению многообразных функций, связанных с жизнедеятельностью пчелиной семьи.

Пчелы-работницы значительно мельче маток. Длина их тела 12—14 мм, масса около 100 мг. Тело пчелы-работницы по общей форме сходно с телом матки, но короче, и кончики крыльев находятся приблизительно на уровне конца брюшка. Голова в теменной области имеет прямолинейные очертания; простые глаза расположены на темени. Мандибулы пчелы-работницы в отличие от мандибул матки сильно видоизменены: на конце их нет зубца, но на внутренней поверхности обнаруживаются два валика, что связано главным образом с обработкой воска при строительстве сотов и с размельчением пыльников растений. Максиллы и нижняя губа (хоботок) развиты значительно сильнее, нежели у матки. Длина хоботка пчелы-работницы равна приблизительно 6 мм. Хорошее развитие ротового аппарата пчелы-работницы объясняется выполнением ею многообразных функций — сбора твердой и жидкой пищи, кормления личинок,

постройки сотов. На передней части нижних полуколец брюшка пчелы-работницы (стернитах) — с четвертого по седьмой — находятся светлые, лишенные волосков участки хитина, разделенные поперечной перемычкой. Эти образования получили название восковых зеркалец. Под зеркальцами располагаются восковые железы, выделяющие жидкий воск, поступающий сквозь поры наружу и застывающий на зеркальцах в виде восковых пластинок. Цветочную пыльцу пчелы-работницы собирают при помощи приспособлений на задних ногах — корзиночек и щеточек (рис. 13).

В отличие от матки у пчелы-работницы хорошо развиты гипофарингеальные железы (рис. 16), с которыми связано выделение личиночного корма — молочка и, по мнению ряда авторов, фермента инвертазы, необходимого для разложения сложного тростникового сахара на простые. Это имеет важное значение как при переработке нектара в мед, так и в процессах пищеварения самой пчелы-работницы. Зато органы размножения пчелы-работницы рудиментарны*: яичники состоят из небольшого числа яйцевых трубочек (1—20, редко более). Семяприемник, яйцеводы и влагалище настолько недоразвиты (рис. 44), что пчелы-работницы не в состоянии спариваться с трутнями и в нормальной семье не откладывают яиц.

Трутни выделяются крупными размерами (длина 15—17 мм) и цилиндрической формой тела. Почти вся поверхность головы трутня занята сложными глазами, сходящимися на темени (рис. 40). Антенны состоят из 13 члеников (у матки и пчелы-работницы их 12). Ротовые придатки слабо развиты, но на конце мандибулы, как и у матки, сохранился зубец. На нижних полукольцах брюшка у трутней нет восковых зеркалец; отсутствуют также корзиночка и щеточка на задних ногах. Нет у них и жала. Из внутренних органов у трутней хорошо развиты органы размножения. Количество сперматозоидов (мужских половых клеток), развивающихся в семенниках, исчисляется миллионами. Все строение трутней связано с ограниченностью выполняемой ими функции, заключающейся в спаривании с матками. Никакого участия в других сторонах жизнедеятельности пчелиной семьи они не принимают.

* Рудиментарный — недоразвитый, исчезающий, остаточный.

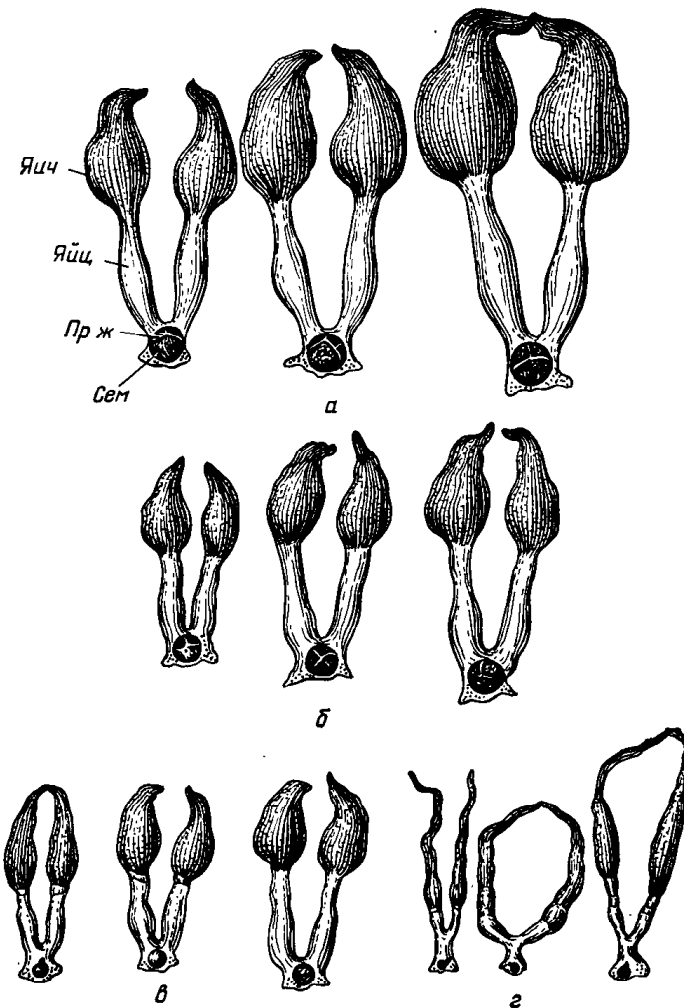


Рис. 44. Органы размножения матки (а), переходной формы типа матки (б), переходной формы типа пчелы-работницы (в) и пчелы-работницы (г); *яич* — яичник; *яйц* — яйцевод; *прж* — придаточная железа семяприемника; *см* — семяприемник.

Трутни — временные жильцы в семье, они появляются весной, а с окончанием главного медосбора изгоняются из гнезд пчелами-работницами и погибают. Издавна на трутней установился взгляд как на членов пчелиного сообщества, не выполняющих никакой работы, непроизводительно расходующих запасы корма и тем

самым играющих скорее отрицательную роль, чем положительную. Такой взгляд основан на незнании биологии медоносной пчелы. Деятельность трутней, как и деятельность матки, сосредоточена на воспроизведении потомства. Только после спаривания с трутнем матка может откладывать оплодотворенные яйца, из которых развиваются пчелы-работницы и матка. Следовательно, трутни выполняют очень важную функцию, без которой невозможно само существование медоносной пчелы в природе. Пчелиные семьи выводят большое количество трутней, благодаря чему обеспечивается наибольшая вероятность встречи матки с ними во время брачной проигры. Выполнив свое назначение, трутень погибает.

Таким образом, сообщество медоносной пчелы представлено двумя формами самок (пчелы-работницы и матка) и самцами (трутни). Между ними наблюдается

Таблица 3. Отличительные признаки матки и пчелы-работницы

Признаки	Матка	Пчела-работница
Живая масса	230 мг (по Цандеру)	Около 100 мг
Длина тела	20—25 мм	12—14 мм
Длина хоботка	3,2—3,4 мм	Около 6 мм
Восковые зеркальца	Отсутствуют	Имеются на 4—7 брюшных полукольцах
Приспособления для сбора пыльцы	Отсутствуют	На наружной стороне голени задней ноги корзиночка, на внутренней стороне первого членика лапки щеточка
Мандибулы	С зубцом на конце	Без зубца, с валиками на внутренней поверхности
Яичники:		
длина	5—6 мм	3 мм
ширина	3—6 мм	0,2—0,3 мм
Число яйцевых трубочек	Около 150 в одном яичнике	1—10 (редко более)
Семяприемник	1,5 мм	0,1 мм
Гипофарингеальные железы	Отсутствуют	Хорошо развиты
Мандибулярные железы	Крупные, хорошо развиты	Хорошо развиты
Число откладываемых в течение жизни яиц	Около 500 000	25 шт. (при особых обстоятельствах откладываются пчелами-трутовками)
Продолжительность жизни	2—5 лет	5—8 недель летом, несколько месяцев зимой

разграничение в выполняемых функциях и связанные с ним различия в строении. Деятельность матки ограничена откладкой яиц. В силу узкой «специализации» у нее исчезли все остальные материнские инстинкты. Может показаться, что в этом отношении она стоит как бы на более низкой ступени организации по сравнению с матками ос и шмелей, обладающих более разнообразными формами поведения (способность существовать некоторое время без других членов сообщества, сбор пищи, постройка гнезда, уход за потомством). Но такой вывод нельзя признать обоснованным. Сосредоточение матки медоносной пчелы на одной функции обеспечило несравненно более совершенное ее выполнение. Матка медоносной пчелы за сутки откладывает яиц больше, чем шмелиная за весь летний сезон.

Если деятельность матки и трутней ограничена воспроизведением потомства, то пчелы-работницы почти полностью утратили эту функцию. Зато все остальные формы поведения, свойственные самкам одиночных пчел и ос, маткам шмелей и общественных ос, у них не только сохранились, но усложнились и усовершенствовались. Это положение подтверждается высокоразвитым строительным инстинктом пчел-работниц, чрезвычайно совершенными инстинктами ухода за потомством, исключительной по своей сложности системой сигнализации, способностью поддерживать температуру и влажность в гнезде на определенном уровне и регулировать всю сложную деятельность пчелиной семьи.

Отмечая разграничения в функциях между членами сообщества медоносной пчелы, нельзя забывать о другой стороне взаимоотношений между ними: о их тесном единстве. Объединение двух форм самок и самцов медоносной пчелы в одну сложную биологическую систему достигло такой ступени развития, что ни матка, ни пчелы-работницы, ни трутни не в состоянии жить в отдельности сколько-нибудь продолжительное время и не могут обеспечить воспроизведение потомства.

Выяснение отношений между членами пчелиного сообщества, проблема регулирования жизнедеятельности семьи как целого привлекали внимание натуралистов с древнейших времен и являются предметом живейшего интереса в наше время. Более ста лет тому назад виднейший эволюционист додарвинского периода в России профессор зоологии Московского университета

К. Ф. Рулье (1857) в книге «Три открытия в естественной истории пчелы» подчеркнул необходимость рассматривать пчелиное сообщество как целое. Об этом же писал крупнейший знаток русского пчеловодства академик А. М. Бутлеров (1891): «Деятельность матки и пчел находится во взаимной зависимости и регулируется посредственно или непосредственно внешними условиями». Представляет интерес и мнение крупного зоолога и видного деятеля в области пчеловодства профессора Г. А. Кожевникова, рассматривавшего сообщество медоносной пчелы в качестве биологической единицы.

Сложным и нерешенным до настоящего времени является вопрос о том, каким образом достигается согласованная деятельность пчелиной семьи. Как уже отмечалось, матка выполняет функцию откладки яиц. Однако ее значение для семьи этим не ограничивается. Открытие Батлером маточного вещества (1954), вначале одного, а затем целого комплекса маточных веществ, и последующие исследования (совместно с сотрудниками) показали, что вещества эти выделяются мандибулярными железами матки и играют в пчелином обществе роль объединяющего фактора; когда пчела-работница кормит матку, то при соприкосновении с мандибулами последней маточные вещества попадают на ее ротовой аппарат, а далее передаются остальным пчелам также через соприкосновение (Велтуис, 1971). По мнению Батлера, распространение маточных веществ между пчелами влияет на их физиологию, предотвращая развитие у них яичников, и подавляет у них действия, направленные на выведение новых маток.

Приведенные здесь факты вовсе не означают, что матка может рассматриваться как регулирующее начало во всех жизненных проявлениях пчелиной семьи. Наоборот, наблюдения свидетельствуют о решающей роли пчел-работниц в жизни сообщества. Так, пчелы-работницы заменяют матку, если она оказывается не в состоянии выполнять функцию откладки яиц (самосмена); пчелы могут ограничивать матку в откладке яиц, стимулировать ее выход с роем и вылет на брачную прогулку. Выяснена также решающая роль пчел-работниц при выборе нового жилища для поселения роя (Линдауэр, 1955).

Что касается возникновения той формы сообщества,

какую представляет пчелиная семья, то среди ископаемых остатков не было обнаружено таких форм, которые могли бы рассматриваться в качестве переходных ступеней в эволюции медоносной пчелы. Поэтому приходится обращаться к косвенным фактам.

Еще в начале XX столетия (1900, 1905) Г. А. Кожевников обратил внимание на огромное количество маточников (до 100 и более), закладываемых пчелами желтой кавказской и сирийской пород; на случай мирного сожительства старой и молодой матки в семье кавказянки; на более быстрое развитие трутенок у южных рас медоносной пчелы; отсутствие ясного разграничения между маткой и рабочей особью у гигантской пчелы, а также на откладывание трутеньками неоплодотворенных яиц. Все эти факты Кожевников истолковывал как указание на остатки первобытного состояния пчелиного сообщества, когда в нем было несколько маток, а переход к одноматочному состоянию совершился в более позднюю эпоху. Позднее (1938) проф. В. В. Алпатов, изучавший строение органов размножения разных видов пчел, установил, что яичник рабочей особи у гигантской пчелы состоит в среднем из 66 яйцевых трубочек, у индийской пчелы — из 17, а у медоносной пчелы — из 10 яйцевых трубочек. Данные о большом числе яйцевых трубочек у индийской пчелы из Уссурийского края подтверждены дальневосточной экспедицией Московского университета (Л. В. Данилова, 1960). Японские ученые Сакагами и Акахира (1958) выяснили, что размеры яичников и число яйцевых трубочек у рабочей особи японской пчелы, относящейся также к индийской пчеле, значительно больше, чем у медоносной пчелы. Эти данные рассматриваются упомянутыми авторами как доказательства более первобытной степени полиморфизма у гигантской (*Apis dorsata* F.) и индийской (*Apis cerana indica* F.) пчел.

Большое значение в истолковании современного состояния сообщества медоносной пчелы имеют работы о так называемых переходных формах, т. е. о таких организмах, у которых сочетаются признаки пчел-работниц и маток (Клейн, 1904; Кожевников 1921; Беккер, 1925; Комаров, 1935). Особенно тщательное исследование внешнего и внутреннего строения переходных форм проведено П. М. Комаровым. Он установил два типа переходных форм: переходные формы типа матки и пе-

переходные формы типа пчелы-работницы. Первый тип переходных форм стоит ближе к матке, второй — ближе к пчеле-работнице. По всем важнейшим признакам строения (голова, ротовой аппарат, жало, брюшные полукольца, приспособления для сбора пыльцы, головные железы, органы размножения) у переходных форм обнаруживаются черты смешанного характера (рис. 40—44).

Так, по данным Комарова, у нормальных маток число яйцевых трубочек в обоих янчинках колеблется от 269 до 380, у переходных форм типа матки — от 87 до 213, у переходных форм типа пчелы-работницы — от 41 до 323 яйцевых трубочек.

П. М. Комаров провел также наблюдения за поведением переходных форм. В то время как у нормальных маток ярко выражен инстинкт вражды друг к другу, переходные формы типа матки, с числом яйцевых трубочек менее 100, посаженные вместе, не проявляют антагонизма и не вступают в борьбу; они не вылетают также на брачную проигру. При встрече нормальной матки и переходной в борьбе погибает последняя. Переходная форма типа пчелы-работницы не только по внешнему строению, но и по поведению ничем заметно не отличается от пчел-работниц. Из этого следует, что две формы самок медоносной пчелы не являются чем-то законченным, разделенным непреходимыми гранями. Наоборот, при известных условиях кормления личинок, например при переносе рабочих личинок в маточники в возрасте старше трех суток, могут появиться формы с теми или иными признаками промежуточного характера.

При изучении происхождения двух форм самок медоносной пчелы известную помощь оказывают данные исследований биологии смежной группы общественных перепончатокрылых — тропических ос. Рядом авторов (Иммс и др.) выявлено, что у некоторых общественных тропических ос в основании сообщества принимают участие несколько самок-сестер. В умеренной зоне сообщества ос образуются единственной самкой — маткой, а позднее появляются осы-работницы. Предполагается, что многоматочность у общественных ос представляет первичное явление, наблюдающееся и в современную эпоху в тропиках. Переход к одноматочности мог возникнуть в связи с распространением ос в умеренной области, где в условиях более холодного климата ока-

залось целесообразным перезимовывание одиночных осемененных самок.

Изложенные выше факты из биологии медоносной пчелы и других видов общественных пчел, исследования по переходным формам, по биологии общественных ос и одиночных пчел с зачатками общественной жизни дают основание полагать, что и сообщества предков медоносной пчелы в отдаленную эпоху состояли из одинаковых самок. В дальнейшем вследствие начавшегося разделения в функциях происходила дифференциация одной формы самок на две. Этот процесс углублялся и в силу тех преимуществ, которые оказались у первобытных общественных пчел при начавшемся обособлении двух форм самок, привел впоследствии к более совершенному разделению труда между пчелой-работницей и маткой, наблюдаемому в наше время. Можно согласиться с мнением Кожевникова и других исследователей, что как матка, так и пчелы-работницы представляют собой формы, значительно уклонившиеся от исходных, более примитивных предков.

ОДИНОЧНЫЕ ПЧЕЛЫ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ ОБЩЕСТВЕННОЙ ЖИЗНИ У НАСЕКОМЫХ

В отличие от общественных насекомых одиночные пчелы живут отдельными особями; при этом родители не вступают в общение со своими потомками. Тем не менее у одиночных пчел обнаруживаются сложные формы заботы о потомстве, выражающиеся в постройке гнезд, добывании пищи, охране гнезда. Знакомство с жизнью одиночных пчел помогает понять, каким изменениям подвергались инстинкты их предков в соответствии с изменениями условий существования. С другой стороны, знание образа жизни одиночных пчел проливает свет на возникновение общественной жизни в мире насекомых, высшей ступенью которой явились сообщества ос, муравьев, медоносной пчелы с их высокоразвитым строительным инстинктом, с разделением на стазы в морфологическом и функциональном отношении, с необычайно сложными инстинктами заботы о потомстве, с удивительными способами общения между взрослыми особями и своеобразными приспособлениями к переживанию неблагоприятного времени года.

Общее число видов всех пчел на земле достигает 20 000, из них описано только 12 000 видов (Фризе, 1922). Из этого числа примерно 550 видов относятся к общественным пчелам, остальные являются одиночными. Хотя одиночные пчелы распространены во всех географических областях, больше всего они населяют места с сухим, теплым или жарким климатом (Аргентина, Восточная Бразилия, Туркмения, Техас, долины Альп, Пиринеев). В средней полосе Советского Союза насчитывается от 200 до 300 видов одиночных пчел, а на юге, например в Средней Азии, более 1200 видов (В. В. Попов, 1950). Немногие из одиночных пчел устраивают свои гнезда на открытых местах, на камнях, под крышами строений, на ветках растений и т. п. Большинство же их поселяется в каких-либо готовых укрытиях (в полых стеблях растений, например тростника, в раковине наземных улиток, соломенных крышах и др.) или в полостях, приготовляемых самими пчелами: в сердцевине стеблей малины, ежевики, ясеня, клена, лещины и др. Пчела-плотница — ксилокопа, пчела-литургус могут выгрызть полости в довольно крепкой древесине. Преобладающая часть пчел устраивает гнезда в грунте, на крутых обрывах, в глинобитных стенах (антофоры, коллеты), в песчаной и супесчаной почве, на опушке и полянах леса.

Наиболее примитивными из всех одиночных пчел являются коллеты. Отсутствие на теле приспособлений для сбора цветочной пыльцы и раздвоенный конец язычка сближают их с осами. Коллеты, по наблюдениям С. И. Малышева, появляются у нас весной. На возвышенном месте с супесчаной почвой эта пчела выкапывает вертикальную нору, или главный ход, до 20 см глубиной, а в конце роет короткий боковой ход, который и используется в качестве ячейки. На стенки ячейки коллет при помощи раздвоенного язычка наносит жидкость, выделяемую изо рта. Она застывает в виде шелковистой пленки, отличающейся значительной устойчивостью (не плавится при нагревании, не растворяется в хлороформе). Когда постройка ячейки заканчивается, коллет приступает к заготовлению корма. Собирая с цветков ивы пыльцу и нектар, он приносит их во рту и зобике и откладывает на дно ячейки. Получается полужидкая каша из смеси меда и пыльцы. Затем коллет откладывает яйцо на стенку ячейки, а не на

заготовленный корм. Это обстоятельство заслуживает внимания по той причине, что у одиночных ос, питающихся нектаром и пыльцой, яйцо также приклеивается к стенке ячейки, в то время как у огромного большинства одиночных пчел яйцо откладывается на корм. После откладки яйца ячейка заделывается крышечкой из той же шелковистой пленки, которой коллет покрывает стенки ячейки. Далее таким же образом отстраиваются другие ячейки, числом до пяти, после чего коллет закрывает гнездо и может начать отстройку гнезда на новом месте.

Пчелы другого рода — прозописы, объединяемые в одно семейство с коллетами, также не имеют приспособлений для сбора пыльцы и приносят пыльцу и нектар на ротовых частях и в зобике. Прозописы устраивают гнезда в полых стеблях растений и других готовых вместилищах. В отличие от описанного выше вида коллетов, прозописы, как и некоторые другие виды коллетов, откладывают яйцо на заготовленную провизию и в этом отношении ведут себя так же, как и преобладающее большинство одиночных пчел. У всех остальных одиночных пчел выработались приспособления в виде хитиновых волосков на теле или корзиночек на задних ножках для сбора и приноса пыльцы. Возникли они одновременно с усовершенствованием строительного инстинкта и других инстинктов заботы о потомстве.

Многие одиночные пчелы, в том числе и антофоры, располагают свои гнезда поблизости друг от друга, благодаря чему в ряде случаев образуются колонии из большого числа гнезд, занимающих площадь в несколько десятков метров.

Сложность поведения одиночных пчел заставляет предполагать, что до современного состояния они дошли через ряд последовательных этапов. На основе сравнительного изучения морфологических особенностей одиночных пчел и ос у исследователей сложилось представление о том, что одиночные пчелы произошли от так называемых сфекоидных, или роющих, ос в отдаленное время, приблизительно около 80 млн. лет тому назад. Представители отряда перепончатокрылых, к которому принадлежат одиночные пчелы, обнаружены в отложениях юрского периода (около 150 млн. лет назад). Вместе с тем известно, что в меловых отложениях найдено много цветковых растений. С достаточным ос-

нованием полагают, что эволюция пчел протекала параллельно с эволюцией цветковых растений. С точки зрения естественного отбора для растений важным фактором являлось перекрестное опыление, которое наиболее эффективно осуществлялось насекомыми. Этим и объясняется возникновение и усовершенствование у растений таких приспособлений для привлечения насекомых, как окраска, запах, выделение пыльцы, нектара, особое строение цветка, способствующее перекрестному опылению и препятствующее самоопылению. У насекомых же (преимущественно у перепончатокрылых) выработывались приспособления для успешного сбора на цветках растений пищи (нектара, пыльцы), например преобразование ротовых придатков в лижуще-сосущий аппарат, видоизменение переднего отдела кишечника в медовой зобик, развитие на теле приспособлений для сбора пыльцы (щеточка, корзиночка), превосходное развитие органов зрения, обоняния.

Доказательством тесной взаимоприспособленности растений и насекомых являются результаты исследований цветового зрения медоносной пчелы (Фриш), восприятия пчелами ультрафиолетовых лучей (Кюн, Даумер), неравномерного отражения ультрафиолетовых лучей венчиком цветков (Даумер, 1958; Мазохин-Поршняков, 1965).

Важнейшим переломным этапом в эволюции пчел, по-видимому, был переход их своеобразных предков от животной пищи к питанию нектаром и пыльцой и к снабжению этими продуктами развивающихся потомков.

Как показано многими исследователями и особенно Малышевым (монография «Перепончатокрылые, их происхождение и эволюция», 1959), своеобразные предки пчел прошли через длинный ряд сложных преобразований, прежде чем оказалась возможной эволюция пчелиных с их более совершенной заботой о потомстве. В настоящее время не сохранилось тех групп своеобразных перепончатокрылых, от которых произошли одиночные пчелы. Однако, как указывалось выше, среди современных одиночных пчел имеются представители, которые по своей морфологии и поведению близки к сфекоидным осам (коллеты, прозописы), что является подтверждением родственных связей пчел с их своеобразными предками.

Особый интерес представляет вопрос о происхождении общественной жизни пчел. У всех общественных пчел родители (по крайней мере мать) живут вместе со своими потомками в одном гнезде и между ними в той или иной форме осуществляется сотрудничество (постройка гнезд, добывание пищи, уход за потомством и др.).

Следует считать обоснованной ту точку зрения, согласно которой пчелиные и другие сообщества возникли в результате постепенного усиления контактов родителей со своими потомками, а не из случайных скоплений, наблюдаемых среди некоторых насекомых. У огромного большинства одиночных пчел самка-мать оставляет гнездо после снабжения ячеек кормом и откладки яйца. Дальнейшее развитие потомков происходит совершенно самостоятельно: здесь полностью отсутствует общение матери с молодым поколением. Однако у одного из видов пчел — галиктов (*Halictus quadricinctus*) — мать, отложив яйца, улетает не сразу; сидя в норке; она дожидается выхода молоди. В данном случае общение между родительским и дочерним поколением этим и ограничивается. Молодые самки-галикты разлетаются, спариваются с самцами и в одиночку основывают свои гнезда. У другого вида галиктов — *Halictus malachurus*, по наблюдениям Штоккерта, обнаруживаются зачатки общественной жизни. Перезимовывавшие самки галикта малахурус остаются вместе в одном гнезде, в котором откладывают яйца. Около середины июня выходит молодое поколение, состоящее из самок значительно меньших размеров по сравнению с самками-родителями. Вследствие сильного отличия от родителей это поколение было сначала выделено систематиками в самостоятельный вид *Halictus longulus* — галикт лонгулюс. Все самки лонгулюс не способны к спариванию, вместе с родителями они отстраивают новые ячейки и собирают пыльцу и нектар для снабжения новых потомков. В августе появляется поколение крупных самок малахурус, а также самцов. Осенью старое поколение самок малахурус, все самки лонгулюс и самцы погибают, а молодые плодные самки малахурус перезимовывают совместно. С весны описанный жизненный цикл повторяется.

Поколение самок лонгулюс, не способных к спариванию и откладке яиц, можно рассматривать как рабо-

чих особей в сообществе галикта малахурус. Следовательно, в данном случае налицо возникновение общественной жизни у пчел в ее начальной фазе, показывающей черты некоторого сходства со шмелями, у которых перезимовавшая плодная самка отстраивает весной гнездо, вылетает за нектаром и пыльцой, ухаживает за потомством. Первые поколения шмелей являются рабочими особями, не способными к спариванию и выполняющими обязанности по постройке и охране гнезда, сбору пищи и уходу за расплодом.

Обнаружены факты более примитивного состояния общественной структуры и двух других видов пчел из семейства галиктов — *Augochlorella*. Весной в гнезде встречаются одна или несколько самок, выполняющих в это время года все функции, включая сбор пыльцы. После вылупления первого поколения остается только одна яйцекладущая самка. Она может отстраивать ячейки и сторожить гнездо, но не вылетает за пыльцой. Другие самки хотя и часто спариваются, редко откладывают яйца, но выполняют все остальные функции. Матки и не откладывающие яйца самки отличаются по размерам, но явных морфологических отличий между ними нет. Следовательно, у данных пчел общественная жизнь проявляется в крайне примитивной форме. Пчела же медоносная во всех отношениях стоит выше галиктов и шмелей. Несмотря на огромную разницу между ними, самый факт возникновения зачатка общественной жизни в группе одиночных пчел и появления ряда фаз усложнения среди сообществ насекомых (осы, муравьи, общественные пчелы) свидетельствует о возможности эволюции общественной жизни до высшей ее ступени, на которой находятся современные сообщества медоносной пчелы и муравьев.

Эволюция общественной жизни пчел проходила под знаком усиления связей между родительским и дочерним поколениями, обусловивших разделение в функциях между ними. В свою очередь, начавшееся разграничение в функциях между матерью и ее потомками привело к морфологической дифференцировке, обособлению двух форм самок и к более совершенному выполнению каждой формой свойственной ей функции.

В неразрывной связи с дифференцировкой форм протекал процесс усиления роли сообщества насекомых

как биологической единицы высшего порядка по отношению к членам, ее составляющим. Напротив, самостоятельное значение отдельных особей, входящих в сообщество, постепенно утрачивалось. Структура семьи медоносной пчелы может служить иллюстрацией высшего этапа, достигнутого в эволюции общественной жизни насекомых.

Давно обращено внимание на экономическое значение одиночных пчел в качестве агентов перекрестного опыления многих растений, в том числе таких ценных культур, как красный клевер, люцерна.

Особенно заслуживает внимания факт более успешного по сравнению с медоносной пчелой вскрывания цветков люцерны при посещении их некоторыми видами одиночных пчел.

Согласно исследованиям Института зоологии Академии наук СССР (Попов, 1951) и других учреждений, опылителями люцерны являются некоторые виды таких родов, как галикты, андрены, номии, мелитты, мелитурги, эвцеры, мегахилы.

По наблюдениям Д. В. Панфилова (1951, 1952), перекрестное опыление участков с семенниками люцерны во всех районах Волгоградской области было полностью обеспечено обитающими в природе одиночными пчелами. Всего в Волгоградской области насчитывается более 240 видов одиночных пчел. Из 47 видов пчел, найденных на люцерне, во вскрывании ее цветков и опылении участвуют, по Панфилову, 35 видов. Наибольшую роль в опылении люцерны в окрестностях Камышина играли 11 видов. Ими в 1951 г. опыление люцерны осуществлялось на 85%. Сравнение за два года пчел — опылителей люцерны показало относительное постоянство видового состава одиночных пчел, посещавших эту культуру.

Расширение распашки земель ведет к сокращению мест гнездования одиночных пчел; вместе с тем насаждение полезащитных лесных полос создает благоприятные условия для обитания многих одиночных пчел, в том числе и для опылителей люцерны. В связи с этим семенники люцерны целесообразно закладывать около южных и западных опушек полезащитных полос, вблизи, оврагов, балок, канав, откосов. Можно также устраивать вблизи посевов люцерны удобные для гнездования одиночных пчел места, например канавы с утрамбованной насыпью, обращенной на юг. Таким путем можно добиться увеличения видового и численного состава одиночных пчел, что, несомненно, будет действовать успешно на опыление люцерны.

1. Что называется полиморфизмом? 2. В чем выражаются различия в строении и выполняемых функциях между маткой и пчелами-работницами? 3. Что представляют собой анатомические и физиологические трутовки? 4. Как объяснить происхождение полиморфизма у медоносной пчелы? 5. По каким признакам переходные формы отличаются от нормальных маток? 6. Как объяснить вывод значительного числа трутней в пчелиной семье? 7. Приведите примеры сообществ насекомых, более просто организованных по сравнению с медоносной пчелой. 8. Под влиянием каких факторов возникла общественная жизнь у насекомых?

Систематическое положение

ПОНЯТИЕ О СИСТЕМЕ ЖИВОТНОГО МИРА

Систематика, или классификация, — наука о распределении животных на определенные группы на основании сходств и различий в строении, в индивидуальном развитии, т. е. в изменениях, претерпеваемых организмом от стадии яйца до формирования взрослого животного. При огромном разнообразии форм животных и растений, населяющих нашу планету, невозможно было бы развитие научных отраслей в биологии без знания положения того или иного животного (или растения) в природе, т. е. без знания его систематического положения.

Научная систематика животных и растений связана с именем шведского ученого Карла Линнея. В 1735 г. вышло первое издание его книги «Система природы», в которой он изложил научные основы классификации. Линней предложил обозначать каждую форму животного и растения двумя латинскими названиями. Первое название означает род, второе — вид того или иного животного или растения. Это правило можно пояснить следующим примером. У некоторых общественных пчел — медоносной, индийской, гигантской, карликовой — имеются сходные признаки в строении тела и в биологии (строительство сотов из воска с расположением ячеек горизонтальными рядами по обе стороны общего вертикального средостения). Наряду со сходством у названных групп пчел имеются и некоторые различия как в строении тела, так и в биологии. Поэтому их относят к одному роду *Apis* (пчела), но к разным видам, а именно: гигантская — *Apis dorsata* F., карликовая — *Apis florea* F., индийская — *Apis indica* F., медоносная — *Apis mellifera* L).

Буквенное обозначение, стоящее после видового названия, представляет начальную букву фамилии автора, впервые описавшего данный вид животного (или растения). Так, в приведенном выше примере *Apis dorsata* F. латинская буква F означает первую букву фамилии на-

туралиста Фабриция, давшего название гигантской пчеле, а также карликовой. Латинская буква *L.*, стоящая после видового названия медоносной пчелы — *Apis mellifera L.*, означает первую букву фамилии Линнея.

Предложенное Линнеем научное обозначение форм животных и растений двумя латинскими названиями получило название биномиальной, или бинарной, номенклатуры. Ввиду большого удобства бинарная номенклатура Линнея была принята учеными всех стран, и в настоящее время ею пользуются во всех научных областях, связанных с биологией. По мере развития научных знаний о животных возникла необходимость в объединении родов и видов в более крупные группы. Уже Линней ввел такие систематические категории, как отряды и классы. В отряды объединяются сходные роды, а группы отрядов, сходных друг с другом, объединяются в классы. В XIX столетии на основе развития сравнительной эмбриологии, палеозоологии, сравнительной анатомии, физиологии и других биологических дисциплин разработана система животного мира, в основных чертах сохранившая значение до настоящего времени.

Высшей систематической категорией считается тип. Иногда типы разделяются на подтипы. В один тип объединяются животные, характеризующиеся общим планом строения. Например, паукообразные (скорпионы, пауки, сольпуги и др.), ракообразные (речные раки, креветки, крабы и др.), многоножки, насекомые имеют ряд сходных признаков в строении тела (хитиновый покров, обособление головы, туловища, а иногда и грудного отдела, расчлененное туловище и конечности, сходство в строении нервной системы, органов кровообращения и др.). Поэтому всех их объединяют в один тип — членистоногие, латинское название которого *Arthropoda* (артропода). Но так как у перечисленных групп животных наряду с чертами сходства имеются и отличительные признаки, например разный характер расчленения тела и строения его придатков, неодинаковые способы дыхания и своеобразие развития в течение индивидуальной жизни, их относят к разным классам — ракообразным, паукообразным, многоножкам, насекомым. В состав класса входят отряды, в отряды — семейства, далее идут роды и виды. Таким образом, положение медоносной пчелы в системе животного мира представляется в следующем виде:

тип *Arthropoda* (артропода) — членистоногие,
класс *Insecta* (инсекта) — насекомые,
отряд *Hymenoptera* (гименоптера) — перепончатокрылые,

семейство *Apidae* (апидэ) — пчелиные,
род *Apis* (апис) — пчела,
вид *mellifera* (меллифера) — медоносная.

По правилам бинарной номенклатуры в научной литературе обычно не указывают дробных систематических подразделений, а ограничиваются родовым и видовым названиями животного, т. е. применительно к пчеле — *Apis mellifera L.*

Низшей и основной систематической единицей является вид. Уже до Линнея была сделана попытка определить понятие вида. Видом считали группу особей, сходных друг с другом в той же степени, как и потомки одних родителей. Систематиками нашего времени определение вида расширено и уточнено. Виды — это группы природных популяций, свободно скрещивающихся между собой и не скрещивающихся с другими группами, хотя и живущими на одной территории с ними. Подтверждением правила о нескрещиваемости между собой разных видов может служить индийская пчела Дальнего Востока, живущая в близком соседстве с популяцией украинской пчелы, завезенной туда переселенцами в XIX столетии и разводимой там в течение нескольких десятилетий. Ни одного случая скрещивания этих двух видов неизвестно. К такому же заключению пришел профессор Токуда на основе многолетних наблюдений за медоносной пчелой, разводимой на пасеках Японии совместно с местной индийской пчелой.

ВИДЫ ОБЩЕСТВЕННЫХ ПЧЕЛ РОДА APIS

К роду *Apis* относятся четыре хорошо обособленных вида: 1) пчела гигантская, 2) пчела карликовая, 3) пчела индийская, 4) пчела медоносная.

Пчела гигантская. Распространена в Индии, на островах Цейлоне, Суматре, Яве и др. Это самая крупная из общественных пчел. Длина тела трутней — 16 мм, пчел-работниц — 18 мм. Матка по величине не отличается от пчелы-работницы. Гнездо гигантской пчелы состоит из единственного сота, отстроенного снаружи, под ветвями деревьев. Соты отстраиваются иногда на высо-

те 30—40 и даже 50—80 м от земли. Величина сота значительна — около 1 м в длину и 70 см в ширину. На небольшом пространстве под кроной тропических деревьев может быть отстроено несколько десятков сотов, но каждый сот будет соответствовать отдельному гнезду. В соте около 70 тыс. ячеек. Толщина его в месте воспитания расплода 34 мм, а в медовой части достигает 130 мм. Голова, грудь и конец брюшка пчелы бархатисто-темной окраски, основные членики брюшка коричневатокрасные, в живом состоянии почти красно-фуксиновые. Окраска основания брюшка хорошо контрастирует с дымчато-коричневыми крыльями, отливающими под лучами тропического солнца синевато-фиолетовым оттенком.

В 1883 г. Дате доставил несколько сообществ гигантской пчелы в Германию, но опыты по ее акклиматизации не увенчались успехом. Из-за биологической особенности основывать гнездо на открытом воздухе и склонности к перекочевыванию из одних мест в другие пчела гигантская не поддается одомашниванию.

Пчела карликовая (рис. 45, сверху) распространена от Передней Индии до Суматры, Борнео и Явы. В противоположность пчеле гигантской, пчела карликовая отличается наименьшими размерами из всех пчел, принадлежащих к роду *Apis*, длина тела матки 13 мм, трутня — 12, пчелы-работницы — 7—8 мм. Карликовая пчела строит единственный сотик под ветвями деревьев, на открытом воздухе. Размеры сота (по Фризе) 26 см в длину и 20 см в ширину; в соте 1400 медовых ячеек, 4000 пчелиных, 300 трутневых и несколько маточников. Ячейки в соте трех видов — рабочие, трутневые и маточники. Вследствие небольших размеров сотов и основания гнезда на открытом месте пчела карликовая почти не имеет практического значения. Гнезда ее являются предметом охоты местного населения.

Пчела индийская. Имеет очень широкий ареал: населяет Индию, острова Малайского архипелага, обнаружена на Тихоокеанских островах (южнее экватора), с незапамятных времен обитает в Китае, на Японских островах. В СССР естественные гнезда этой пчелы обнаружены как в южных, так и в северных районах Приморского края (Иман, Ново-Покровка). По своей биологии индийская пчела приближается к пчеле медоносной. Она отстраивает в дуплах деревьев несколько верти-



Рис. 45. Пчела карликовая — *Apis florea* F. (сверху) и пчела индийская — *Apis cerana indica* F. (внизу) в сравнении со среднерусской пчелой — *Apis mellifera* L. Стрелкой отмечена матка.

кальных параллельных сотов (рис. 21) с ячейками трех видов — рабочими, трутневыми и маточниками. Медовые соты отличаются превосходной белой печаткой. Так же, как и у медоносной пчелы, у нее хорошо выражено различие между маткой, пчелой-работницей и трутнем. По ряду же важнейших признаков в устройстве гнезда, в строении и поведении индийская пчела отличается от медоносной. Матка, все пчелы-работницы и трутни сообщества индийской пчелы по размерам тела меньше соответствующих особей медоносной пчелы. Ячейки в сотах индийской пчелы (рабочие, трутневые, маточники) меньше ячеек медоносной пчелы. Диаметр окружности, описанной около трутневой ячейки индийской пчелы, приблизительно равен диаметру рабочей ячейки в сотах медоносной пчелы.

Экспедициями Московского университета (1946—1950) в некоторых гнездах дикой уссурийской (индийской пчелы) было обнаружено до 12 сотов. Высота некоторых из них достигала 80 см, толщина медовых сотов до 40 мм, а сотов в месте расплода — 20—28 мм и более. Расстояние между средостениями двух смежных сотов составляло 31—33 мм, ширина улочек около 8 мм. Трутневый расплод индийской пчелы запечатывается конусообразной крышечкой с отверстиями на вершине конуса. Спинные полукольца брюшка пчелы-работницы этого вида в передней части желтоватой окраски, брюшные (стерниты) — бледные. Окраска хитина трутней черная.

В Индии, Китае, Японии индийскую пчелу содержат как в неразборных ульях, так и в рамочных. В естественных гнездах индийской пчелы на Дальнем Востоке находили до 20 и более килограммов меда. Пчелиные семьи описываемого вида, доставленные в Останкино (под Москвой) и прожившие здесь два сезона (1947—1949), показали большую стойкость в отношении низких температур (способность облетывать при температуре ниже 0°C и совершать полеты при плюс 4—5°C). Вместе с тем из-за склонности к оставлению гнезда (слету) и неспособности к воспитанию свищевых маток содержание их в рамочных ульях сопряжено со значительно большими трудностями, чем содержание медоносной пчелы.

ПОДВИДЫ И ПОРОДЫ МЕДОНОСНОЙ ПЧЕЛЫ

Пчела медоносная с незапамятных времен населяет территорию европейской части Советского Союза, Кавказа, всех стран Европы, Ближнего Востока, Африки. В зависимости от природно-климатических условий в пределах этого вида сформировались группы, значительно отличающиеся друг от друга как по морфологическим признакам, так и по поведению. Изменения в строении и биологии животных, обусловленные приспособлениями к условиям населяемой местности, называются географической изменчивостью. Примером географической изменчивости служит медоносная пчела, населяющая территорию нашей страны с ее огромной протяженностью с севера на юг, с разнообразными природными условиями (лесная зона, степь, предгорья Кавказа, горный Кавказ, Закавказье).

Группы пчел, сложившиеся в силу естественноисторических условий в пределах вида, в зоологическом отношении принято называть подвидами. В таком случае к видовому названию добавляют третье латинское название. Например, среднерусскую пчелу обозначают *Apis mellifera mellifera* L., итальянскую — *Apis mellifera ligustica* Spin. и т. д.

В связи с тем, что используемые человеком группы медоносной пчелы почти не изменились по своим природным особенностям, их следует называть в зоотехническом смысле примитивными породами в отличие от заводских пород животных, сложившихся под планомерным воздействием человека.

В 20—30-х годах нашими учеными детально изучена географическая изменчивость популяций медоносной пчелы, населяющих территорию европейской части Советского Союза. Установлены некоторые закономерности изменений в экстерьере пчелы-работницы по направлению с севера на юг этой части страны. Ниже описаны морфологические и биологические признаки основных групп пчел, населяющих СССР и распространенных за его пределами.

1. Среднерусская (она же европейская) пчела — *Apis mellifera mellifera* L. — населяет европейскую часть нашей страны, а также Англию, Францию, ФРГ, ГДР и другие страны. Медоносная пчела, обитающая у нас в лесной зоне, в частности в Башкирии, от-

личается от южных популяций крупными размерами тела, более коротким хоботком: для северной части лесной зоны длина его 5,7 мм. Кубитальный индекс* более 60 (рис. 9, Г). Живая масса матки (Тула) 190—220 мг, масса пчелы-работницы около 100 мг. Среднее число яйцевых трубочек в обоих яичниках роевой матки, по данным В. В. Алпатова и П. М. Комарова (Тула), 324,3. Окраска хитина темная. Печатка меда белая. При осмотре изымаемых из гнезда рамок пчелы ведут себя беспокойно, проявляют большую склонность к ужалению. Число закладываемых маточников при роении не превышает 20, а роев отпускает не более 6. Среднерусская пчела проявляет жизнестойкость при длительной зимовке в умеренной климатической зоне, хорошо приспособлена к использованию медосбора с гречихи, липы, белого клевера и других медоносных растений.

Украинская пчела сформировалась в степной зоне. Служит хорошим примером закономерностей географической изменчивости, установленных для пчел, населяющих нашу страну в направлении с севера к югу (Алпатов, Скориков и др.). По сравнению со среднерусской рабочей особью украинской пчелы меньше по размерам тела; хоботок же у нее, наоборот, длиннее — 6,4—6,7 мм, кубитальный индекс — 50,8, площадь восковых зеркалец меньше. На брюшных полукольцах (тергитах) появляется желтизна.

2. Кавказские пчелы. Различают несколько подгрупп их. Равнинная пчела Северного Кавказа (предкавказская) — *Apis mellifera gemipes* Gerst. — по ряду признаков приближается к украинской пчеле. Длина хоботка у рабочей особи равнинной пчелы около 6,7 мм; по размерам тела она меньше среднерусской, в спинных полукольцах брюшка еще больше желтизны, чем у украинской. При роении равнинная пчела закладывает очень много маточников (более 100) и отпускает до 12 роев.

Характерная особенность рабочей особи кавказской пчелы всех подгрупп — относительно большая ширина первого членика лапки задней ноги: отношение ширины

* Кубитальный индекс представляет отношение короткого отсека вершины третьей кубитальной ячейки переднего крыла к длинному отсеку этой ячейки, выраженное в процентах. Кубитальный индекс — стойкий наследственный признак, хорошо характеризующий подвиды и породы медоносной пчелы.

названного членика к его длине, выраженное в процентах, составляет для них 58—59, для среднерусской пчелы — 55,5, для итальянской — 56 (по Алпатову). Поэтому кавказскую пчелу называют широколапой. Как и все пчелы этой группы, равнинная пчела отличается спокойным нравом. Печатка меда в ее сотах мокрая (признак, характерный для всех групп кавказской пчелы); объясняется это тем, что при запечатывании меда восковой крышечкой между ней и медом не остается свободного пространства; вследствие соприкосновения крышечки с медом создается впечатление, что печатка меда как бы увлажнена. Предкавказская равнинная пчела приспособлена к условиям юга. Попытки транспортировки ее и разведения в умеренной зоне не увенчались успехом.

На территории Армении обитает *закавказская*, или *армянская пчела*. Последняя хорошо зарекомендовала себя в местных условиях.

Горные районы Грузии (Мегрелию, Сванетию, Абхазию и др.), а также Армении и Азербайджана населяет *серая горная кавказская пчела* (*Apis mellifera caucasica* Gorb.). По сравнению с равнинной предкавказской пчелой рабочая особь серой горной кавказской пчелы по размерам тела и восковых зеркалец представляет как бы возврат к среднерусской пчеле. Характеризуется выдающейся длиной хоботка (по Алпатову — 6,9 мм, по Скорикову — 7,2 мм) и исключительным миролюбием. Среднее число яйцевых трубочек в обоих яичниках матки, по Алпатову и Комарову, 341,5. При осмотре гнездовых рамок молодые пчелы-работницы спокойно сидят на сотах, матка при ярком дневном освещении продолжает откладывать яйца, а прилетевшие сборщицы нектара и пыльцы совершают танцы.

Горная кавказская пчела не склонна к роению; при подготовке же к роению отстраивает небольшое число маточников. Характерный для этой пчелы биологический признак — склонность к тихой смене (самосмене) маток. Горная кавказская пчела вылетает за пищей при более низкой температуре по сравнению со среднерусской пчелой и во многих случаях при проверке в умеренной зоне показала превосходство по накоплению запасов меда. Своеобразие в поведении пчел-работниц этой расы состоит в концентрации приносимого ими нектара и перерабатываемого меда в середине сотов, благодаря чему

откладка маткой яиц ограничивается. Имеется немало сообщений о том, что кавказянка более успешно опыляет красный клевер,

Горная кавказская пчела пользуется мировой известностью. Ее разводят в ряде зарубежных стран. В последние годы горная кавказская пчела в больших количествах транспортируется в умеренную зону нашей страны. Неплохие результаты получены при скрещивании ее с местной среднерусской, крайнской, итальянской и другими подвидами пчелы медоносной. В некоторых случаях горная кавказская пчела проявила неприспособленность к длительной зимовке в условиях средней полосы. Первым исследователем, наиболее тщательно изучившим горную кавказскую пчелу, был К. А. Горбачев.

В пределах подвида серая горная кавказская (грузинская) пчела различают несколько популяций, отличающихся друг от друга некоторыми морфологическими и биологическими признаками: на территории Западной Грузии — абхазскую, мегрельскую, гурийскую, земосванетскую, имеретинско-рачинскую, в Восточной Грузии — карталинскую, кахетинскую. По данным Грузинской опытной станции пчеловодства (М. А. Лекишвили и А. Л. Хидешели, 1961), наиболее длинным хоботком обладают гурийская (7,19 мм) и мегрельская (7,17 мм) пчелы. Наиболее высокой яйценоскостью отличаются карталинские матки, превосходящие маток остальных популяций на 30—35%.

Авторами настоящего пособия получены достоверные сведения о массе неплодных маток горной кавказской пчелы, выведенных в умеренной зоне (Звенигородская биостанция Московского университета, 1962—1965 гг.), При взвешивании непосредственно по выходе из маточника средняя масса 419 неплодных кавказских маток за 4 года оказалась равной 198 мг. Матки выводились искусственным путем на материале мегрельской пчелы из Грузинского матководного питомника. Достоверные данные получены и о живой массе пчел-работниц мегрельской популяции, развивающихся в умеренной зоне (та же биостанция: средняя масса 4000 особей (1964—1967 гг.) оказалась равной 112 мг. В связи с проводимой у нас в широких размерах акклиматизацией горной кавказской пчелы в средней полосе эти результаты имеют практическое значение. Они показывают, что матки и пчелы-работницы горной кавказской пчелы, воспроизводимые в умеренной зоне, не только не утрачивают своих природных качеств, но и в значительной степени приближаются по своей живой массе к маткам и пчелам-работницам среднерусской пчелы. По данным Грузинской опытной станции (1967), живая масса неплодных маток карталинской популяции 200,7 мг, мегрельских — 185 мг.

3. Итальянская пчела — *Apis mellifera ligustica* Spin. Родина этой пчелы — Апеннинский полуостров, откуда она транспортирована во многие страны мира — США, Канаду, Новую Зеландию, Австралию, Японию, Советский Союз и др. В спинных полукольцах брюшка у нее много желтизны. Длина хоботка 6,7 мм, по Гётце, и 6,23 мм, по Алпатову. У маток итальянской пчелы (США) число яйцевых трубочек достигает 327. Итальянская пчела очень спокойна, хорошо чистит гнездо, лучше борется с вошинной молью и более стойка по сравнению с темной (европейской) пчелой в отношении европейского гнильца. Роение происходит в умеренных границах. Итальянская пчела, в противоположность кавказской, не концентрирует запасы корма вокруг расплода. Поэтому во время медосбора матка беспрепятственно откладывает значительное количество яиц, вследствие чего итальянская пчела в недостаточной степени использует весенний и ранний летний медосбор.

4. Крайнская пчела — *Apis mellifera carnica* Pollm. Происходит из Каринтии и Крайны (восточные склоны Альп). Крайнская пчела по окраске приближается к серой горной кавказской; на спинных полукольцах брюшка у нее имеются ободки светлоокрашенных волосков. Характеризуется спокойным поведением. Крайнские матки плодовиты, отчего численность пчелиных семей бывает значительной. Пчела не склонна к воровству, трудолюбива. Хоботок у нее несколько короче, чем у горной кавказской пчелы (6,64 м, по Алпатову). Несмотря на это, крайнка не в меньшей степени приспособлена к посещению и опылению красного клевера. Печатка меда у нее белая. К отрицательным сторонам крайнской пчелы относится ее ройливость.

Не исключено, однако, что приписываемая крайнской пчеле ройливость обусловлена недоучетом ее склонности к воспитанию расплода и содержанием в слишком тесных для нее ульях.

В ряде стран крайнская пчела пользуется большой популярностью. Так, на пасаках ГДР она вытесняет местную темную пчелу. Значительное место занимает она в пчеловодстве Америки. В последнее время проявляется большой интерес к крайнской пчеле в нашей стране.

На территории Закарпатской Украины и смежных районов распространена значительно менее ройливая *карпатская пчела*, не отличающаяся по основным мор-

фологическим признакам от крайнской, но лучше приспособленная к более суровым природным условиям.

Кроме охарактеризованных выше подвидов и пород, существуют многочисленные группы медоносной пчелы на Ближнем Востоке, например персидская, кипрская, сирийская и др. Особенно богат подвидовыми группами и более мелкими местными группировками континент Африка с островом Мадагаскар. Египетскую пчелу в Африке разводят около 5000 лет. Широкое распространение в Африке получила желтая адансонова пчела. Значительный интерес представляет биология южноафриканской капской пчелы (*Apis mellifera capensis* Esch.), пчелы-работницы которой имеют более развитые семяприемники (по сравнению с другими подвидами медоносной пчелы), хотя сперматозонды в них не обнаружены. Пчелы-работницы данной популяции откладывают партеногенетические (неоплодотворенные) яйца, из которых развиваются самки.

Общепризнанными в мировом пчеловодстве считаются три породы медоносной пчелы: итальянская, серая горная кавказская, крайнская. Во многих странах с названными породами ведется селекционная работа. Выведенные в Америке линии пчел приближаются по своим признакам к полузаводским. В нашей стране для племенной работы избраны пчелы: среднерусская, дальневосточная (родственная украинке), серая горная кавказская, крайнская (карпатская), итальянская; поставлен вопрос о выведении породных групп, приспособленных к природным условиям той или иной зоны. На важность решения этой задачи неоднократно указывали крупные исследователи в области пчеловодства (Кожеников, Кулагин, Алпатов, Тюнин и др.).

Заслуживает внимания сравнительное изучение кавказской, крайнской, итальянской пчел в США. Коркинс и Джильберт (1932) на основе многолетних наблюдений за итальянской и кавказской пчелами в штате Вайоминг (2000 м над уровнем моря) пришли к заключению о превосходстве кавказской пчелы по продуктивности перед итальянской. Парк (1938) в результате пятилетнего изучения сделал вывод о превосходстве крайнской пчелы над итальянской и кавказской. Гудерхем же (1938) после шестилетних наблюдений установил, что итальянская пчела значительно выше по продуктивности крайнской пчелы.

По мнению некоторых авторов, все популяции медоносной пчелы, населяющие нашу планету, следует рассматривать в качестве двух эволюционных ветвей: одна из них включает пчел Азии (Индия, Пакистан, Япония, Корея, Китай, Уссурийский край нашего Дальнего Востока), другая — пчел Европы, Африки и Восточного Средиземноморья. Пчелы Европы, по-видимому, связаны своим происхождением с африканскими. По исследованиям Адама (1961), иберийская пчела, населяющая Испанию и Португалию, имеет признаки сходства с североафриканской (телианской) пчелой, причем он полагает, что пчела из Африки проникала в Южную Европу и расселялась в области Средиземноморья. После освобождения русской равнины и Европы от ледника (12 000—15 000 лет назад) началось постепенное заселение этих территорий пчелой с юга. Под воздействием новых условий северной и умеренной зоны и своеобразных природно-климатических и географических условий местного характера сложились разные группы пчел, известные под общим названием среднерусской (европейской) пчелы.

Контрольные вопросы

1. По каким признакам пчела медоносная относится к классу насекомых? 2. Какие виды относятся к роду *Apis*? 3. В чем состоят биологические различия между видами общественных пчел, относящихся к роду *Apis*? 4. Опишите характерные биологические и морфологические особенности основных подвидов медоносной пчелы. 5. Какие подвиды медоносной пчелы находят наибольшее распространение в мировом пчеловодстве? 6. Какие подвиды медоносной пчелы используются в пчеловодстве Советского Союза?

Глава восьмая

Поведение

Поведение поначалу можно определить как движения, производимые животным. Сюда относятся не только бег и остальные формы перемещения в пространстве, но и движения животного во время приема пищи и даже дыхательные движения. Более того, малейшие, едва заметные движения при настораживании животного или издавании им звука — тоже элементы поведения. И, наконец, поведение может проявляться в неподвижности, как, например, у хищника, застывшего в выжидательной позе перед нападением на жертву (внутренний процесс, совершающийся в это время в организме животного, повлияет на его последующее поведение). В целом под поведением надо понимать движение или его изменение, включая переход от движения к абсолютной неподвижности, иными словами, все проявления жизнедеятельности животного, доступные непосредственному наблюдению. Поведение так же разнообразно, как формы, размеры, окраска животных. Нет двух видов организмов, которые вели бы себя одинаково. Движения животных часто отличаются поразительной целесообразностью, т. е. тонким приспособлением к выполнению своей функции.

ПОВЕДЕНИЕ КАК ПРОЯВЛЕНИЕ НЕРВНО-МЫШЕЧНОЙ АКТИВНОСТИ

По способу осуществления поведение представляет собой мышечную работу. Мышечные волокна, состоящие из многих мышечных клеток, слагаются в пучки и образуют мышцы. Все формы поведения пчелы-работницы, будь то полет или сложные действия, связанные с постройкой сотов, добыванием нектара и пыльцы обусловлены сокращением скелетных мышц. Своими концами скелетная мышца, как правило, прикреплена к двум разным скелетным частям (склеритам). Сокращаясь,

т. е. становясь короче и толще, мышечные волокна выполняют механическую работу, смещая один склерит относительно другого. Благодаря сочленениям в твердом наружном скелете пчела-работница имеет возможность осуществлять сложные движения отдельными частями тела.

Мышцы могут только тянуть, но не толкать. Оттого они обычно образуют пары антагонистов: одна тянет подвижную часть в одну сторону, другая — в противоположную, например сгибатель и разгибатель первого членика лапки пчелы-работницы. Чтобы первый членик лапки мог при сокращении сгибателя приблизиться к голени, необходимо одновременное расслабление разгибателя. При сгибании одной ноги для сохранения равновесия должно измениться положение других ног. Каждое движение пчелы-работницы есть результат строго последовательного сокращения вполне определенных групп мышц. Например, сложная работа ротовых органов при набирании жидкой пищи обслуживается по меньшей мере двенадцатью парами мышц. Каждая пара выполняет свою особую работу, и все они действуют согласованно. Как только кончик язычка приходит в контакт с каплей нектара или меда, хоботок приводится в положение готовности для набирания пищи, язычок начинает быстро двигаться вверх и вниз, приходит в действие насос в голове, который засасывает питательную жидкость в пищевод, а в слюнных железах, по-видимому, стимулируется секреция. Множество других мышц тела и ног поддерживают характерную позу во время этого акта. Следовательно, вполне логично определить поведение как ряд координированных мышечных действий, целесообразных в данной ситуации.

Мышцы приводятся в действие нервами. По нервам, как по проводам, к мышцам из центральной нервной системы поступают импульсы, вызывая их сокращение. К разным мышцам импульсы поступают не одновременно, а в такой последовательности, чтобы сокращение многих мышц сложилось в определенную форму поведения. Вся система мышц в организме выступает в роли исполнительного органа, управляемого центральной нервной системой.

Центральная нервная система, в свою очередь, подвержена некоторым влияниям. Источники испытываемых ею воздействий двоякого рода. С одной стороны,

это органы чувств, а с другой — внутренние органы. Благодаря органам чувств пчела воспринимает изменения в окружающей обстановке. Получая по нервам импульсы от органов чувств, центральная нервная система согласует работу мышц с изменениями внешних условий. Помимо внешних условий, поведение в значительной мере определяется внутренним состоянием пчелы. Установлено, что отношение пчелы к внешним явлениям зависит от ее внутреннего состояния. Следовательно, пчела всякий раз реагирует лишь на некоторые внешние факторы в зависимости от того, к какой деятельности она предрасположена. Информация о внутреннем состоянии передается нервной системе, в частности химическим путем. Носители такой информации — гормоны — выделяются в гемолимфу эндокринными железами (см. стр. 114—117). Они не только стимулируют рост и развитие пчелы, но и влияют на ее поведение.

Внутреннее состояние изменяется изо дня в день, от часа к часу. С каждым изменением появляются новые потребности, а вместе с ними и реакция на новые стимулы.

Для понимания механизма поведения важно знать не только как возникает движение, но и то, почему оно заканчивается. Особенность живых существ состоит в том, что они делают лишь то, что необходимо, и не больше. В отличие от машин движение животного прекращается само собой. В некоторых случаях, правда, ту или иную форму движения может подавить внешний фактор, представляющий собой более сильный стимул для другого движения. Например, тень, внезапно упавшая на пчелу, насасывающую нектар из цветка, заставляет ее прекратить сбор корма и мгновенно слететь с цветка ввиду опасности. Но обычно пчела сама прекращает насасывание нектара. Жизненным процессам свойственна саморегуляция. Когда внутренняя потребность удовлетворена, движение прекращается за ненадобностью.

НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Клеточная структура нервной системы. Нервная система состоит из тонких, не видимых простым глазом нервных клеток (в среднем менее 0,1 мм в диаметре). В нервной клетке различают расширенную часть с ядром — тело клетки — и несколько отростков, один из ко-

торых обычно значительно длиннее остальных; его называют нервным волокном (рис. 46, А, *нв*). Отростки заканчиваются несколькими тоненькими веточками — нервными окончаниями. Нервные клетки своими окончаниями примыкают друг к другу, образуя единую систему.

Общая анатомия нервной системы. У низших многоклеточных животных (кишечнополостные) нервные клетки располагаются близко к поверхности тела. По мере прогрессивного развития животных некоторые из этих клеток погружались вглубь, сосредоточиваясь вдоль линии тела. В результате у всех высших животных нерв-

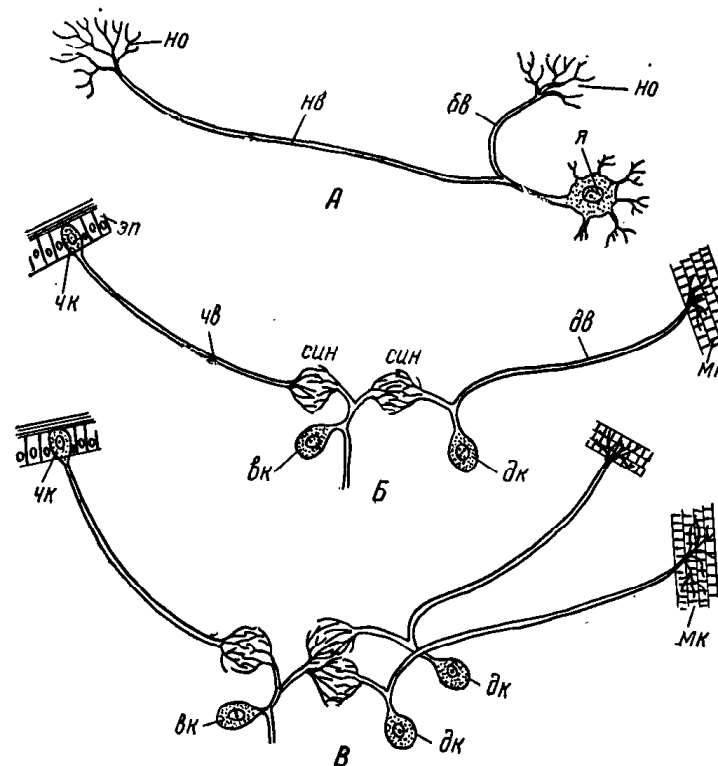


Рис. 46. Три типа нервных клеток и их связи (схема):

А — двигательная нервная клетка; я — ядро; нв — волокно (длинный отросток, или аксон, нервной клетки); бв — боковая ветвь (коллатераль) нервного волокна; но — нервные окончания; Б — простая рефлекторная дуга, образованная чувствительной (чк), вставочной (вк) и двигательной (дк) нервными клетками; эл — эпидермис; чв — чувствительное волокно (волокно чувствительной нервной клетки); син — синапс; дв — двигательное волокно (волокно двигательной нервной клетки); мк — мышечные клетки; В — чувствительная нервная клетка (чк) соединена вставочной нервной клеткой (вк) с боковыми ветвями двух двигательных нервных клеток (дк); мк — мышечные клетки.

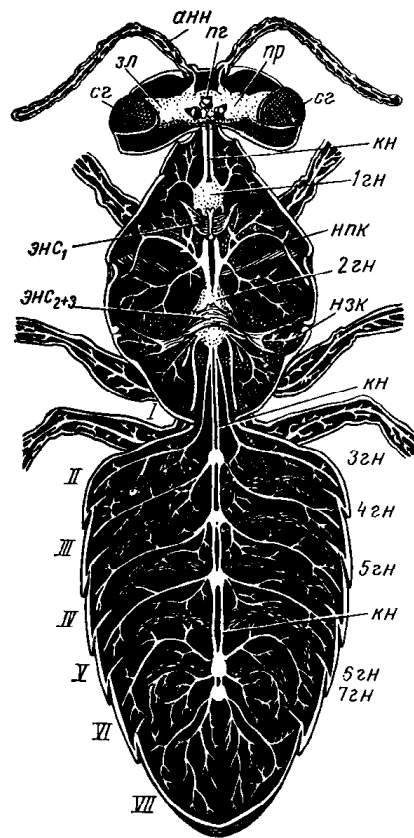


Рис. 47. Общий вид нервной системы пчелы-работницы:

анн — антеннальный нерв; пр — протоцеребрум; зл — зрительная лопасть мозга; пг — простой глаз; сг — сложный глаз; гн — ганглий брюшной нервной цепочки; нлк — нерв переднего крыла; нзк — нерв заднего крыла; энс₁ — эндостернит передней груди; энс₂₊₃ — эндостернит среднегруди и заднегруди; I—VII — брюшные сегменты; кн — коннективы.

ная система подразделилась на периферическую и лежащую в глубине тела центральную.

Клетки периферической нервной системы, называемые чувствительными нервными клетками, входят в состав органов чувств.

В центральной нервной системе пчелы тела нервных клеток сконцентрированы в ганглиях (рис. 47, гн), как правило, по два ганглия на каждый сегмент соответ-

ственно левой и правой сторонам. Оба ганглия в сегменте соединены перемычкой из нервной ткани, называемой комиссурой. Продольные тяжи, связывающие между собой ганглия каждой стороны тела, получили название коннективов (рис. 47, кн). Ввиду того, что оба ганглия в сегменте сближены до соприкосновения, поперечная комиссура внешне становится невидимой, хотя коннективы остаются разделенными. Комиссуры и коннективы полностью свободны от тел нервных клеток и представляют собой пучки параллельных нервных волокон, клеточные тела которых находятся в ганглиях. Нервные волокна начинают ветвиться лишь после вхождения в ганглий; там они вступают в контакт с окончаниями волокон других нервных клеток. В голове пчелы находится главная часть центральной нервной системы — мозг, отличающийся сложным внутренним строением.

С органами чувств и мышцами центральная нервная система соединена нервами, отходящими от ганглиев. Подобно комиссурам и коннективам, нервы слагаются из нервных волокон, покрытых общей оболочкой. Те нервные волокна, которые связывают центральную нервную систему с мышцами (рис. 46, Б, мк) и служат проводниками для сигналов к их сокращению, называются двигательными. По волокну и всю клетку, которой оно принадлежит, называют двигательной, или мотонейроном. Тело мотонейрона находится в ганглии. Нервные волокна, подводящие к центральной нервной системе сигналы от органов чувств, получили название чувствительных. Чувствительное волокно отходит от тела чувствительной клетки, расположенного вдали от центральной нервной системы (около эпидермиса в органе чувств). Заканчивается чувствительное волокно в ганглии центральной нервной системы.

Нервы бывают трех родов: чувствительные, двигательные и смешанные. В последнем случае нерв объединяет в себе как чувствительные, так и двигательные волокна. Поэтому в смешанном нерве сигналы передаются в двух противоположных направлениях: по чувствительным волокнам — от органов чувств к центру, по двигательным — от центра к мышцам; при этом, однако, и в чувствительной и в двигательной клетке сигнал распространяется от тела клетки к концевым разветвлениям волокна.

В ганглиях между мотонейронами и окончаниями чувствительных волокон вклиниваются так называемые вставочные нервные клетки (рис. 46, Б, вк), не имеющие длинных отростков и не выходящие за пределы центральной нервной системы. Клеточные тела и нервные окончания располагаются в ганглии в определенном порядке. По периферии ганглия сосредоточены тела вставочных и двигательных клеток, а сердцевина заполнена сплетением концевых разветвлений отростков чувствительных, вставочных и двигательных клеток. Внутри ганглиев нет циркуляции гемолимфы: снабжение питательными веществами, равно как и удаление продуктов обмена, происходит через оболочку ганглия.

Центральная нервная система. В центральной нервной системе пчелы различают головной мозг, состоящий из надглоточного и подглоточного ганглиев, и брюшную нервную цепочку (туловищный мозг) с двумя ганглия-

ми в груди и пятью в брюшке (цв. табл. 1, рис. 1). Из всех ганглиев только надглоточный располагается дорсально по отношению к пищеварительному тракту; остальные находятся под кишечником на вентральной стороне тела.

Надглоточный ганглий представляет собой важнейшую часть головного мозга. Он включает в себя три отдела: протоцеребрум, дейтоцеребрум и тритоцеребрум (прото-, дейто-, трито- от греческих слов «первый», «второй», «третий»; церебрум — по-латински «мозг»). Каждый отдел имеет симметричное строение, т. е. левая и правая его половины одинаковы. Протоцеребрум (рис. 48, *пц*) занимает верхнюю часть мозга. С боков от протоцеребрума отходят крупные зрительные лопасти, связанные со сложными (фасеточными) глазами. Снизу к нему примыкает дейтоцеребрум в виде двух

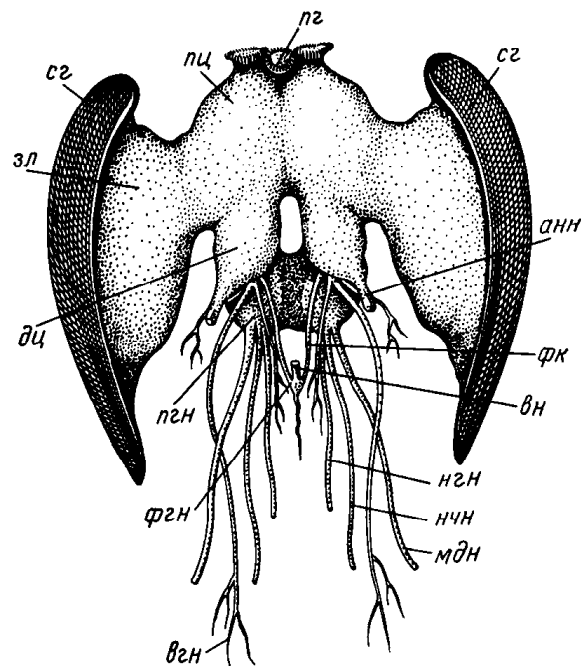


Рис. 48. Головной мозг пчелы-работницы с главными нервами головы (вид спереди):

пг — простой глаз; *сг* — сложный глаз; *зл* — зрительная лопасть мозга; *пц* — протоцеребрум; *дц* — дейтоцеребрум (антеннальная лопасть мозга); *анн* — антеннальный нерв; *пгн* — подглоточный ганглий; *фгн* — фронтальный ганглий; *фк* — фронтальный коннектив; *вн* — возвратный нерв; *нчн* — нижнегубной нерв; *нчн* — нижнечелюстной нерв; *мдн* — мандибулярный нерв; *вгн* — верхнегубной нерв.

грушевидных антеннальных лопастей, охватывающих с боков глотку; от каждой из них отходит крупный чувствительный нерв к органам чувств антенн и более мелкие двигательные нервы к мышцам антенн. За дейтоцеребрумом лежит тритоцеребрум, но он настолько мал, что определить его положение можно только по месту отхождения лобных коннективов и верхнегубных нервов, которые выходят из-под антеннальных лопастей. Лобные коннективы связывают тритоцеребрум с лобным ганглием, расположенным впереди от мозга; лобный ганглий посылает вперед, к мышцам, расширяющим цибарий, срединный лобный нерв, а назад — возвратный нерв, проходящий по верхней стенке кишечника.

По очертаниям и размерам головной мозг пчелы-работницы, трутня и матки неодинаков. Мозг трутня в целом гораздо крупнее мозга матки и пчелы-работницы. Однако его массивность обусловлена главным образом большими размерами головы трутня и усиленным развитием зрительных лопастей. Последние по своей структуре и функции соответствуют не мозгу, а сетчатке глаза позвоночного животного. Что же касается собственно мозга, то у трутня он наименьший; фактически наибольшей величины он достигает у пчелы-работницы.

Подглоточный ганглий (рис. 48, *пгн*) лежит в нижней части головы под глоткой и соединен с мозгом окологлоточными коннективами. У взрослой пчелы эти коннективы, однако, настолько коротки, что подглоточный ганглий кажется прикрепленным непосредственно к тритоцеребральной части мозга. Подглоточный ганглий — широкая, уплощенная масса нервной ткани, из которой выходят три пары крупных смешанных нервов к ротовым придаткам: мандибулярные, максиллярные и нижнегубные нервы. Кзади подглоточный ганглий отдает пару длинных коннективов, идущих к первому грудному ганглию (рис. 47).

То обстоятельство, что подглоточный ганглий иннервирует три пары придатков, свидетельствует о том, что он представляет собой ганглии трех сегментов, объединившихся в одну массу.

Брюшная нервная цепочка взрослой пчелы состоит из семи парных ганглиев (рис. 47, *1 гн* — *7 гн*) и их коннективов. Первый ганглий находится в переднегруди над стернитом этого сегмента; его основные нервы идут к первой паре ног. Второй ганглий в виде очень круп-

ной нервной массы лежит впереди основания средних ног. Нервы от второго ганглия подходят к основанию обеих пар крыльев, к средним и задним ногам и к первому сегменту брюшка за стебельком. Второй ганглий — сложный, образовавшийся в результате объединения ганглиев четырех иннервируемых им сегментов; у личинки эти ганглии обособлены и расположены посегментно (рис. 32, Б, бнц). Следующие два ганглия пчелы находятся во втором и третьем сегментах брюшка, но, поскольку нервы каждого из названных ганглиев идут в следующий сегмент, эти ганглии принадлежат соответственно третьему и четвертому сегментам. Пятый ганглий находится в пятом брюшном сегменте и иннервирует его. Шестой ганглий расположен в шестом сегменте, но снабжает нервами и седьмой. Поэтому шестой ганглий сложный; у личинки он представлен двумя отдельными ганглиями (рис. 32, Б, бнц). Последний ганглий взрослой пчелы, лежащий в передней части седьмого сегмента, соответствует последнему ганглию личинки, который уже у нее состоит из слившихся ганглиев восьмого, девятого и десятого сегментов (рис. 32).

Преобразование простой структуры брюшной цепочки личинки в то состояние, которое свойственно взрослой пчеле, завершается на стадии куколки.

Нервный импульс. Прежде считали, что сигналы, передающиеся по нервным волокнам, имеют электрическую природу. Дальнейшие исследования показали, что сигнал, или, как его обычно называют, нервный импульс, движется по нервному волокну гораздо медленнее, чем ток по проводам, а именно со скоростью от 7,5 до 90 м в секунду. Хотя это довольно большая скорость, все же она значительно уступает скорости движения электрического тока (160 000 км в 1 с). Нервный импульс представляет собой сложный комплекс химических и электрических явлений, разыгрывающихся в клеточной мембране нервного волокна. Клеточная мембрана — очень тонкий наружный живой слой цитоплазмы нервной клетки. Сверху она покрыта более плотной оболочкой клетки, представляющей собой неживое образование — продукт жизнедеятельности клетки. Внешняя поверхность мембраны нервного волокна заряжена положительно, а внутренняя — отрицательно. Напряжение между обеими поверхностями зависит от того, в какой мере мембрана проницаема для ионов, находящихся на ее

внутренней и наружной поверхностях. Если она легкопроницаема, то ионы будут проходить сквозь нее и нейтрализовать друг друга, в силу чего напряжение уменьшится.

Под влиянием внешних воздействий на органы чувств проницаемость мембраны чувствительного волокна в месте отхождения его от клеточного тела увеличивается, положительные и отрицательные ионы начинают взаимодействовать между собой, и напряжение в этом участке мембраны временно падает. Уменьшение напряжения в одном участке способствует увеличению проницаемости мембраны в соседнем участке нервного волокна. Таким путем вдоль всего нервного волокна распространяется волна снижения напряжения.

Рефлекторная дуга и рефлекс. Импульсы следуют по чувствительному волокну один за другим с разной скоростью, в зависимости от силы внешнего воздействия на орган чувств. Дойдя до разветвления нервного волокна, импульсы одновременно попадают в несколько нервных окончаний.

Клеточные оболочки, покрывающие как нервные волокна, так и клеточные тела, изолируют их друг от друга на всем протяжении, за исключением мест контакта концевых окончаний, получивших название синапсов (от греческого слова «смыкать») (рис. 46, Б, син). Дойдя до конца волокна, импульс в большинстве случаев не в состоянии перейти на концевые разветвления прилегающей вставочной клетки и стимулирует здесь выделение органического вещества ацетилхолина. Под влиянием последнего во вставочной нервной клетке заново возникает импульс, быстро распространяющийся по ее отростку.

В двигательную клетку импульсы передаются через синапс между окончаниями вставочной клетки и окончаниями боковой ветви двигательного волокна (рис. 46). Нервные окончания двигательного волокна, разветвляющегося в мышце, под влиянием нервных импульсов выделяют химическое вещество, вызывающее сокращение мышечных волокон.

У насекомых каждый мотонейрон контролирует почти все мышечные волокна, а каждое мышечное волокно связано со многими мотонейронами, из которых одни генерируют слабые токи и вызывают медленные сокращения мышечного волокна, другие же служат источниками гораздо более сильных токов и возбуждают больше

волокон. Кроме того, имеются тормозные нервные клетки, которые могут подавлять действие других мотонейронов. Благодаря такой организации обеспечивается тонкая регуляция движений при малом общем количестве мотонейронов и мышечных волокон. У позоночных на каждое мышечное волокно приходится только одно нервное окончание и возможен лишь один вид возбуждения мышц, зато сами мышцы делятся на быстрые и медленные.

Путь нервных импульсов от чувствительной клетки через вставочную к двигательной называют рефлекторной дугой, а ответ, в данном случае сокращение мышцы, — простым рефлексом. Прохождение импульсов по рефлекторной дуге в общих чертах легко можно представить, но в действительности в центральной нервной системе концевые разветвления множества чувствительных волокон, коротких отростков вставочных и двигательных клеток запутанно переплетаются друг с другом. Благодаря вставочным клеткам число проводящих путей, по которым распространяются импульсы, почти не ограничено.

Автономность ганглиев брюшной нервной цепочки. Каждый сегмент тела обладает значительной степенью автономии. Вероятно, каждый сегмент имеет свой собственный дыхательный центр, контролирующий движение расположенных в нем дыхалец, и в состоянии произвести такие движения, в которые не вовлекаются другие сегменты. Изолированный последний сегмент брюшка осуществляет рефлекс внедрения и изъятия жала. Грудной отдел пчелы, с которым связано большинство ее движений, будучи изолирован, совершает ряд действий, свойственных пчеле, а именно: хождение, схватывание, взмахивание крыльями. Координация движений, связанных с чисткой антенн, может осуществляться и после разрушения надглоточного ганглия. Подглоточный ганглий, по-видимому, равноценен ганглиям туловищного мозга в том отношении, что он контролирует движение ротовых придатков.

Свойственные каждому сегменту (или группе их) определенные стереотипные (т. е. проявляющиеся в неизменном виде) движения обеспечиваются постоянными рефлекторными путями на уровне соответствующего ганглия. Величина ответа определяется поступающими в этот ганглий импульсами с чувствительных клеток органов чувств. Однако сигналы от органов чувств поступают одновременно в высшие центры и на другие уровни центральной нервной системы. Высшие отделы конт

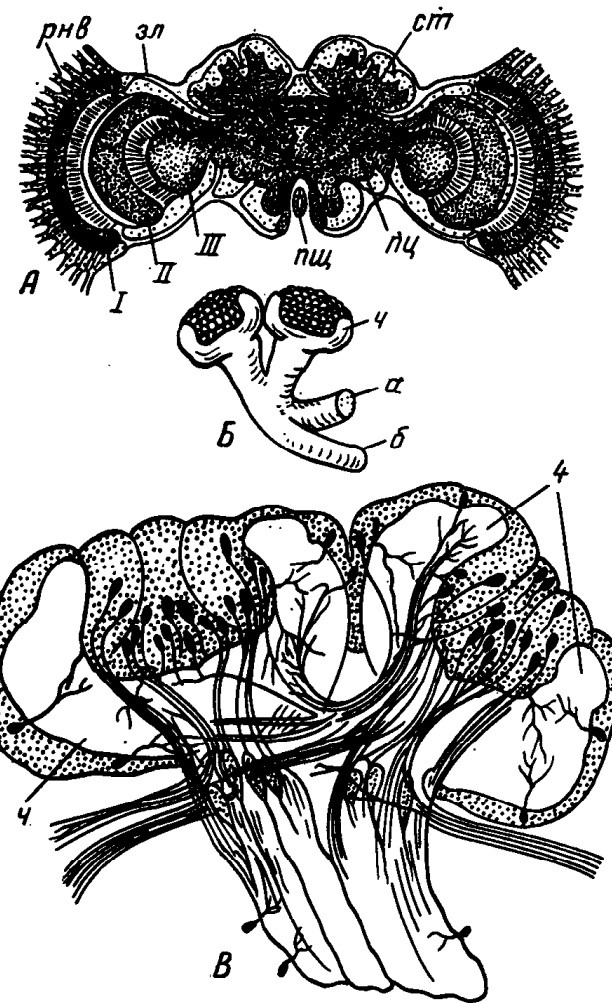


Рис. 49. Внутреннее строение головного мозга (схема):

А — фронтальный (параллельный лобной поверхности) срез через мозг пчелы-работницы; рнв — ретинальный нерв; зл — зрительная лопасть мозга; I — ганглиозная пластинка зрительной лопасти; II — наружная медуллярная пластинка зрительной лопасти; III — внутренняя медуллярная пластинка зрительной лопасти; ст — стебельчатое (грибовидное) тело; пц — protocerebrum; пщ — пищевод; Б — стебельчатое тело правой стороны (вид спереди); 4 — чаша стебельчатого тела; а — передний корешок стебельчатого тела; б — срединный корешок стебельчатого тела; В — срез через стебельчатое тело protocerebrum пчелы-работницы (4 — чаша).

ролируют автономные рефлекторные системы посредством возбуждающих и тормозных волокон, передавая приказы двух типов: стимулирующие их деятельность или прекращающие ее.

Главный координирующий центр головного мозга — стебельчатые тела, а наиболее дифференцированный и сложно устроенный его отдел — протоцеребрум. Большую часть протоцеребрума между зрительными лопастями и занимают стебельчатые тела — парное образование, называемое иначе грибовидными телами (рис. 49, А, ст). Каждое тело имеет на верхнем конце два расширения в форме чаши, поддерживаемой толстой ножкой, которая на нижнем конце раздваивается на доли, или «корешки». Одна доля заворачивает вперед в лобную область мозга, другая идет вниз и к середине, почти встречаясь с соответствующей долей противоположной стороны (рис. 49, Б). Каждая чаша образована нервными волокнами и как бы наполнена массой мелких вставочных клеток. Отростки клеток идут в ножку, но прежде отдают ветвь в чашу; несколько групп волокон проходит от одной чаши к другой. К стебельчатым телам подходят отростки вставочных клеток из зрительных лопастей, из дейтоцеребрума, из подглоточного ганглия. Они вступают в стебельчатые тела у основания чаши и через переднюю корешковую долю. Из стебельчатых тел нервные отростки выходят в составе нижней корешковой доли и направляются к так называемому центральному телу протоцеребрума, к двигательным центрам (скоплениям мотонейронов) антеннальных мышц, к двигательным центрам тритоцеребрума и подглоточного ганглия.

Помимо своей роли главных координирующих центров мозга, стебельчатые тела обеспечивают возможность наиболее сложных форм поведения пчелы.

Искусственным воздействием на нервные клетки слабым электрическим током можно имитировать ту реакцию, которая в естественных условиях возникает под влиянием нервных импульсов: в исследуемую область вводят электроды из вольфрамовой, стальной или платиновой проволоки диаметром 10—30 мкм (10—30 тысячных долей миллиметра). Электроды изолированы на всем своем протяжении, за исключением самого кончика. Электрическим раздражением отдельных участков стебельчатых тел у пчелы-работницы можно вызвать разнообразные формы поведения: отрыгивание пищи из

медового зобика, чистку, агрессивное поведение, строительную деятельность. Если одна форма поведения вызвана, то любая другая, до тех пор наблюдавшаяся, подавляется. Очевидно, это обусловлено возникновением конфликта в мотонейронах, участвующих в осуществлении обеих реакций. Конфликт разрешается путем подавления одной из них.

Деятельность мозга не исчерпывается процессами возбуждения и торможения, создания условных рефлексов и их разрушения. Эти процессы являются базой для работы специальной системы управления целенаправленными действиями — психики. Именно эта система обеспечивает координацию мышечной активности.

Психика не синоним понятия «сознание». Любой высокоразвитый организм выказывает свою психику. По поведению млекопитающего, птицы, рептилии, рыбы, насекомого можно видеть, что данное существо куда-то стремится, чего-то боится, в состоянии как-то ориентироваться в обстановке и даже «прогнозирует» возможные ситуации и свои действия в них.

На психическом уровне, т. е. на уровне высшего управления организмом, поведение строится на основе учета информации о ведущей потребности организма в данный момент. Одновременно оценивается ситуация в среде в отношении того, насколько она способствует удовлетворению потребностей. При этом постоянно привлекается прошлый опыт, зафиксированный в клетках мозга. Все это происходит до размышления, когда речь идет о человеке, и без размышления, если имеют в виду животных, которые не умеют размышлять.

Молодая пчела-работница с функционирующими гипофарингеальными железами, обнаружив в гнезде в восковой ячейке сота здоровую личинку младшего возраста, снабжает ее молочком. Та пчела-работница, у которой хорошо развиты восковые железы, испытывает неудовлетворенность и беспокойно блуждает по гнезду до тех пор, пока не натолкнется на строительную гирлянду других особей и не присоединится к ним.

ОРГАНЫ ЧУВСТВ И ИХ ВОСПРИЯТИЯ

Многие изменения во внешней среде, вызывающие целесообразные реакции у одних животных, остаются незамеченными другими. Каждый вид животных лучше

воспринимает те стороны окружающего мира, которые существенны для его процветания. Поведение животного во многом определяется его органами чувств.

Неотъемлемую часть всех органов чувств составляет чувствительная нервная клетка. Кроме чувствительной нервной клетки, в состав органов чувств входят вспомогательные образования не нервной природы, которые служат для передачи внешнего воздействия на чувствительную клетку. Органы чувств пчелы с очень сходными чувствительными клетками, но снабженные различными кутикулярными приспособлениями, служат для восприятия совершенно различных воздействий. Так, чувствительные клетки глаза возбуждаются продуктами фотохимической реакции, происходящей при действии света на зрительный пигмент родопсин; чувствительные клет-

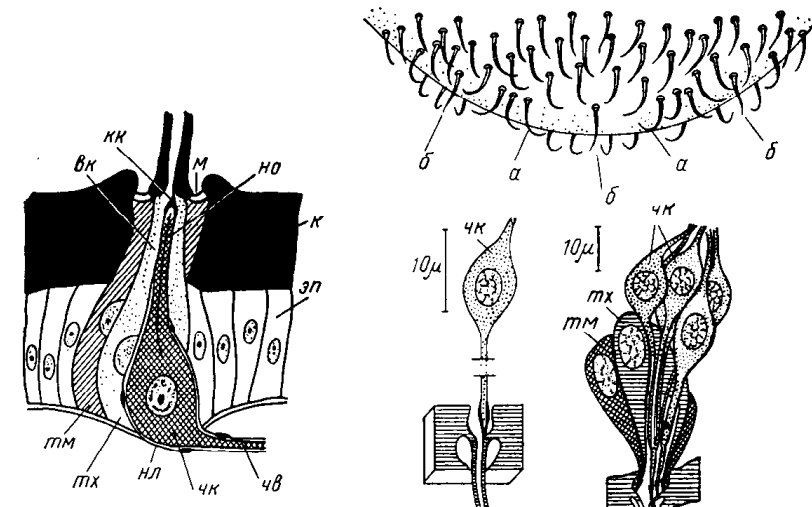


Рис. 50. Продольный срез основания осязательного волоска:

м — кутикулярная мембрана; к — кутикула; эп — эпидермис; тм — трогогенная клетка, выделяющая мембрану; тх — трихогенная клетка, образующая волосок; чк — чувствительная нервная клетка; нл — наружный отросток чувствительной нервной клетки; кк — кутикулярный колпачок; вк — вакуоль; чв — чувствительное волокно; нл — нервная мембрана (оболочка нервной клетки).

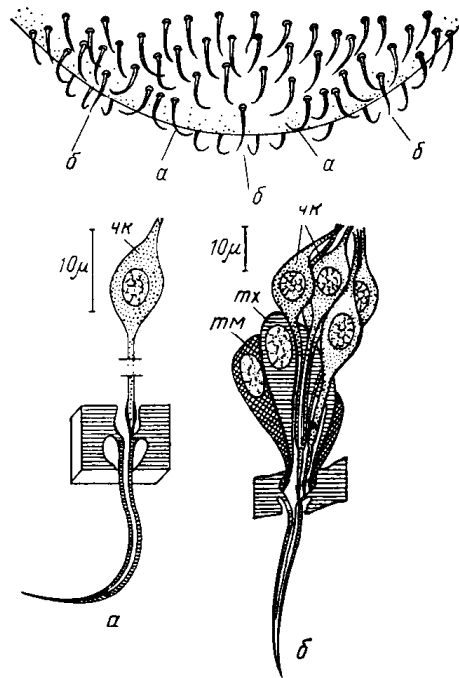


Рис. 51. Органы осязания на кончике антенны в виде крючковидных волосков (а), окружающих три копьевидные щетинки (б):

чк — чувствительная нервная клетка; тх — трихогенная клетка, образующая волосок; тм — трогогенная клетка, выделяющая мембрану.

ки органов температурного чувства, находящиеся на дне суженных снаружи углублений в кутикуле (см. ниже) (рис. 60, Д), реагируют на изменение скорости определенных химических процессов; чувствительные клетки органов осязания, имеющих вид волосков, возвышающихся над поверхностью кутикулы (рис. 50, 51), отвечают на механическое смещение их цитоплазмы при давлении извне.

Пигмент глаза родопсин во многом сходен с хлорофиллом, содержащимся в клетках зеленых листьев растений. Но органы чувств не преобразуют внешнюю энергию: она служит лишь толчком к началу их активности, последняя же осуществляется за счет их собственной энергии. Отзываясь, резонируя на внешнее воздействие, чувствительная клетка органа чувств посылает в центральную нервную систему нервный импульс, имеющий значение сигнала. Природа нервного импульса и его интенсивность почти не зависят от внешнего фактора. В каких бы органах чувств ни возникали сигналы, они передаются по чувствительным волокнам в виде одних и тех же нервных импульсов. Все нервные импульсы по своему качеству равнозначны. Поэтому возможность различения животным, скажем, света от механического давления зависит не только от восприятия их соответствующими органами чувств, но и от того, что сигналы от разных органов чувств приходят в центральную нервную систему по разным путям.

Действие огромного разнообразия явлений окружающего мира на органы чувств, по существу, сводится к двум типам: механическому и химическому.

ОРГАНЫ МЕХАНИЧЕСКОГО ЧУВСТВА

В органах механического чувства нервная клетка отвечает возбуждением, т. е. нервными импульсами, на механическую деформацию (смещение) ее цитоплазмы. Механическое воздействие передается чувствительной нервной клетке через специальные приспособления, располагающиеся в одних случаях снаружи (осязательный волосок, колоколовидный орган), а в других — с внутренней стороны кутикулярного покрова пчелы (сколопофор).

Осязательные волоски. Осязательный волосок, полый внутри и заостренный на конце, своим основанием под-

вижно сочленяется со склеритом при помощи тонкой мембраны (рис. 50, м). Собственно волосок и мембрана представляют кутикулярную часть органа осязания. Клеточная часть состоит из двух эпидермальных клеток и одной чувствительной нервной клетки. Одна эпидермальная клетка формирует мембрану, а другая — волосок. Чувствительная нервная клетка с наружной стороны продолжается в короткий отросток, а с внутренней образует чувствительное волокно. Наружный отросток прикреплен к основанию волоска небольшим коническим колпачком, являющимся, по всей вероятности, кутикулярным придатком основания волоска. Вначале волосок бывает заполнен цитоплазмой секретировавшей его клетки, но позже он запустевает. При легчайшем прикосновении к волоску он выводится из своего положения, а вызванное этим давление на сочленение воспринимается через колпачок наружным отростком чувствительной нервной клетки. Таким образом достигается чрезвычайная тонкость осязания при любой толщине и прочности кутикулы.

Осязательные волоски размещаются по всему телу пчелы; трудно прикоснуться к пчеле иглой, не задев хотя бы одного из них и не встревожив пчелу. На мандибулах и антеннах осязательные волоски толще и многочисленнее. На одной антенне пчелы-работницы (рис. 60) удается насчитать 8408 органов осязания, причем больше всего их (1113) находится на конечном сегменте жгутика, а меньше всего — на первых двух его сегментах (334 на первом и 548 на втором).

Органы осязания антенн и мандибул имеют значение в строительстве сотов. Завершающий этап строительства состоит в выравнивании толщины стенок ячеек и придании им гладкости. Необходимым измерительным прибором при «отделочных работах» пчел-строительниц служат кончики антенн (рис. 51). Копьевидная щетинка на вершине кончика антенн окружена тремя кольцами из особых осязательных волосков, загнутых наподобие крючков и подающих сигналы в нервную систему при отклонении на расстояние, не превышающее 5 мкм. Несколько отступя от вершины, на кончике антенны располагаются густые овальные щеточки из 300—320 коротких осязательных волосков, воспринимающие мельчайшие неровности. При удалении кончиков антенн пчелы-строительницы отстраивают шероховатые проды-

рявленные соты. Добавляя воск к возводимой ячейке, пчела несколько раз ударяет мандибулами об ее стенку и по обратному толчку, воспринимаемому мандибулами, в состоянии, очевидно, оценить степень ее эластичности и добиться одинаковой (73 мкм) толщины (отклонения не превышают 4%).

Колоколовидные органы. На некоторых частях тела имеются так называемые колоколовидные органы механического чувства в форме тонкостенного купола (рис. 52, *кп*), погруженного в окружающую кутикулу. Кончик наружного отростка чувствительной клетки посредством небольшого преломляющего тельца прикреплен снизу к вершине кутикулярного купола, подобно языку колокола. Очертания купола, если смотреть на него сверху, могут быть округлыми или овальными. Сгибание кутикулы или приложение давления к ней по соседству с колоколовидными органами вызывает залп импульсов в чувствительных волокнах. У трутней насчитывается 1998 колоколовидных органов в основании крыльев и 606 на ногах; у пчелы-работницы — 1510 на крыльях, 450 на ногах и 100 на жале; у матки — 1310 на крыльях, 450 на ногах и 100 на яйцекладе.

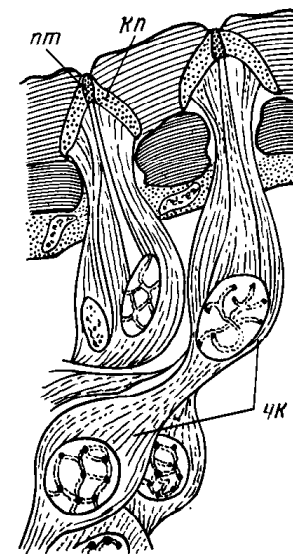


Рис. 52. Колоколовидный орган (продольный срез): *кп* — кутикулярный тонкостенный купол; *пт* — преломляющее тельце; *чк* — чувствительная нервная клетка.

Органы овальной формы часто располагаются группами (рис. 53), причем в пределах одной группы продольная ось всех овалов ориентирована одинаково; такие группы образуют единый орган, высокочувствительный к сжатию в направлении, параллельном длинной оси. На крыльях группы колоколовидных ор-

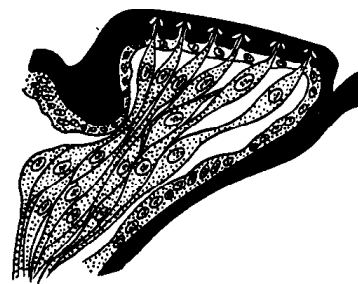


Рис. 53. Группа колоколовидных органов.

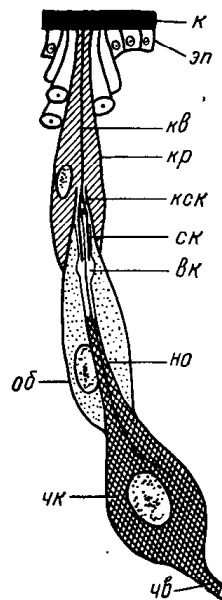


Рис 54. Сколопофорный орган (продольный срез):

к — кутикула; эп — эпидермис; кр — кроющая клетка; об — обкладочная клетка; чк — чувствительная нервная клетка; но — наружный отросток чувствительной нервной клетки; вк — вакуоль; ск — сколопс; кск — заостренный конец сколопса; кв — куткульярное волокно; чв — чувствительное волокно.

тельного волоска. Длинный тонкий наружный отросток чувствительной клетки проходит сквозь обкладочную клетку и смыкается с концом куткульярного волокна, идущего навстречу от кутикулы через кроющую клетку. Отличительная черта сколопофорных органов — хорошо обособленная полая структура в виде стержня, в которую заключен наружный отросток чувствительной клетки. Заостренный конец стержня, напоминающий концевой колпачок наружного отростка чувствительной клетки осязательного волоска (рис. 50, кк), осуществляет связь между отростком чувствительной клетки и куткульярным волокном.

Структура в виде заостренного стержня, получившая название сколопса (от греческого слова «кол» — все заостренное), определила название всего органа — ско-

ганов сосредоточены главным образом на радиальной жилке верхней поверхности и на субкостальной жилке нижней поверхности, т. е. в местах, подверженных максимальному сжатию, при сложных взаимодействиях крыла с окружающим воздухом при полете.

Сколопофоры. Наконец, все внешние признаки органа чувств могут исчезнуть; составные части, удлиняясь, оказываются глубоко погруженными в тело. В типичном случае подобные органы состоят из трех последовательно расположенных клеток: самой наружной, прилегающей изнутри в кутикуле кроющей клетки (рис. 54), промежуточной — обкладочной клетки и следующей за ней чувствительной нервной клетки. Кроющая и обкладочная клетки равноценны двум эпидермальным клеткам осязательного волоска.

лопофор (т. е. несущий сколопс). Сколопофоры объединены в группы. В противоположность рыхлым группам колоколовидных органов, связь между сколопофорами в группе более тесная. Сколопофоры воспринимают степень натяжения стенки тела. У пчелы-работницы две веретенообразные группы сколопофоров расположены на голове, по одной в тяже, прикрепленном к мембране, сочленяющей с головой скапус каждой антенны. Чувствительные волокна от них вступают в антеннальный нерв.

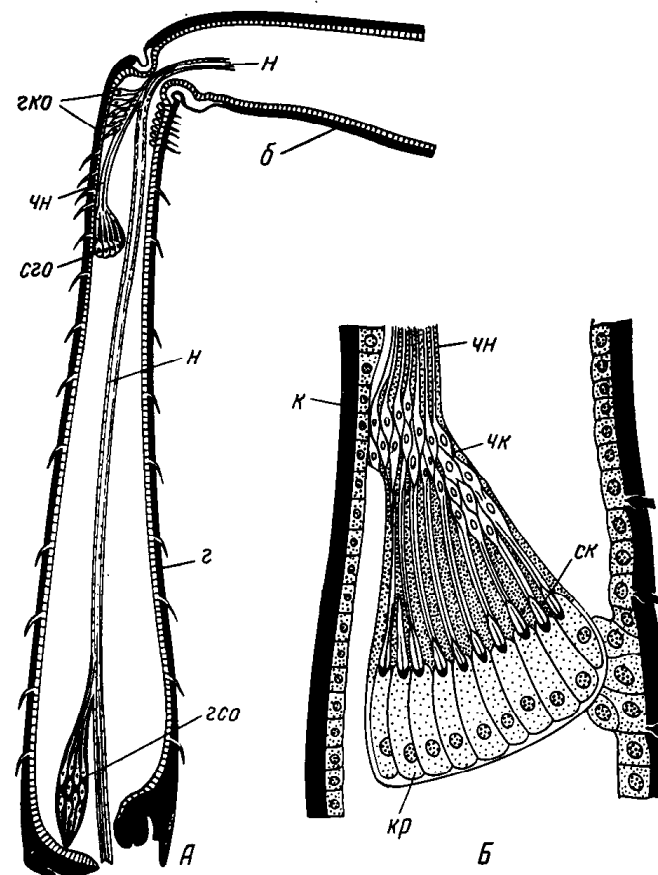


Рис. 55. Колоколовидные и сколопофорные органы в голени задней ноги трутня (продольный разрез):

А — общий вид; б — бедро; г — голень; гко — группа колоколовидных органов в верхней части голени; сго — субгенальный орган; гсо — группа сколопофорных органов нижней части голени; чн — чувствительный нерв; н — нерв ноги; Б — субгенальный орган из нескольких сколопофоров при большем увеличении; к — кутикула; кр — кроющая клетка; чк — чувствительная нервная клетка; ск — сколопс; чн — чувствительный нерв.

Четыре группы сколопофоров описаны для каждой ноги: одна на бедре, две на голени (одна сверху, другая внизу) и одна на лапке. Бедренные сколопофоры находятся вблизи сочленения бедра с вертлугом, но прикрепляются длинным пучком кутикулярных сухожилий в нижней части бедра. Группа сколопофоров в верхней части голени находится чуть ниже колена и известна под названием подколенного (субгенального) органа (рис. 55, *A, czo*). Он представляет собой расширяющуюся книзу массу клеток (рис. 55, *B*), прикрепленную одним углом своего широкого нижнего края к задней стенке голени. Чувствительные клетки сосредоточены в узком верхнем конце органа. Их длинные наружные отростки пересекают обкладочные клетки, а концы отростков вложены в продолговатые сколопсы, которые вдаются в основания кроющих клеток. Чувствительные волокна нервных клеток слагаются в чувствительный нерв, который объединяется с главным нервом ноги, а также получает нервы от группы колоколовидных органов на вершине голени. Субгенальный орган воспринимает вибрации субстрата, на который опирается насекомое. Группа сколопофоров на нижней части голени пчелы имеет более типичную форму. Чувствительные клетки располагаются довольно беспорядочно, но их наружные отростки сходятся в точке прикрепления на нижнем конце голени. Чувствительные волокна сколопофоров этой группы направляются в соответствующий грудной ганглий в составе нерва ноги. Лапка снабжена тремя сколопофорами, из них два прикреплены к основанию коготков, а третий — к пластинке, с которой связана мышца коготка.

Сложный орган из множества сколопофоров в педицеллярном членике антенны впервые был описан Джонстоном (1855) у москитов, и с тех пор за ним сохранилось название органа Джонстона. Сколопофоры джонстонова органа (рис. 60, *B*) образуют в педицеллярном членике цилиндр вокруг осевых нервов антенны. Длинные тонкие наружные отростки мелких чувствительных клеток направляются к основанию первого членика жгутика. Основание несет по всей окружности мелкие частые острия, вдающиеся в сочленовную мембрану между жгутиком и педицеллярным члеником. Наружный отросток каждой чувствительной клетки входит в пору сочленовной мембраны у самого кончика острия. Чувстви-

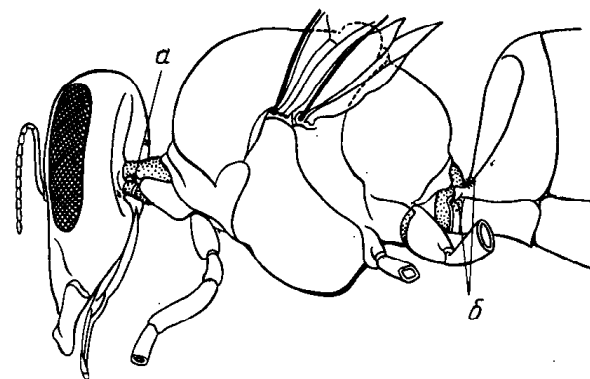


Рис. 56. Гравитационные органы пчелы-работницы в области шеи (а) и стебелька (б).

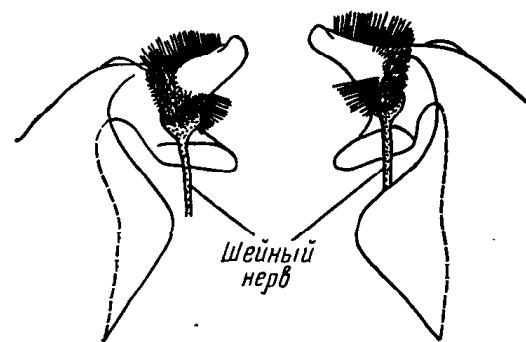


Рис. 57. Хитиновые мышечки переднегруди с чувствительными щеточками (скоплениями осязательных волосков) и отходящими от них нервами.



Рис. 58. Когда пчела-работница стоит на вертикальном соте вверх головой, затылок головы под действием силы тяжести отдаляется от спинки; при положении вниз головой затылок, напротив, приближается к спинке.

тельные волокна от чувствительных клеток идут в скапус, где они вступают в антеннальный нерв. Джонстонов орган служит для восприятия движения воздуха, принимая участие в регуляции скорости полета.

Гравитационные органы. Любой орган механического чувства может быть стимулирован не только извне, но и раздражениями, исходящими от самого животного. Скопления осязательных волосков в местах сочленений воспринимают положение частей тела относительно друг друга по степени сгибания волосков. Чувствительные зоны такого типа находятся в области шеи, стебелька, у основания скапуса, педицеллярного членика антенн, у основания тазика и вертлуга ног. Скопления волосков в области шеи и стебелька — главные гравитационные органы пчелы, воспринимающие ее положение по отношению к направлению силы тяжести (рис. 56, а, б). Когда пчела-работница занимает горизонтальное положение, волоски на двух шипах (мышелках) переднегруди (приблизительно по 180 волосков на каждом, рис. 57) повторяют рельеф кривизны головной капсулы по сторонам затылочного отверстия и испытывают одинаковую степень давления. Когда же пчела находится на вертикальной поверхности сотов, более массивная нижняя половина головы давит на волоски сильнее, благодаря чему пчела различает верх и низ (рис. 58). Если неподвижно закрепить голову пчелы в нормальном положении, то она использует для ориентировки в гравитационном поле (в поле силы тяжести) сигналы чувствительных зон в области стебелька.

Однако при строительной деятельности шейный орган гравитации оказывается незаменимым. Если заклеймить волоски шейных чувствительных зон смесью из равных частей воска и канифоли, плавящейся при температуре 45°C (для пчелы-работницы температура 45°C не выходит за пределы физиологической нормы), не стесняя подвижности головы пчелы-работницы, то функционирование шейного органа гравитации будет исключено. Пчелы, подвергнутые такой операции, хотя и собираются в компактные гирлянды и активно секретируют воск, к строительной деятельности все же не приступают. Если присмотреться к подобной гирлянде, то удастся заметить, что пчелы-работницы в ней располагаются не вверх головой, а занимают самые разнообразные позы. Следовательно, при строительстве сотов пчелам с само-

го начала необходимо правильно ориентировать ячейку сота в гравитационном поле. При отсутствии такой возможности строительство просто не начнется. Бестолковой, беспорядочной строительной работы у медоносной пчелы никогда не наблюдается.

Магнетическое чувство. Пчела-работница реагирует на магнитное поле Земли. Опускаясь на цветок, она предпочитает располагаться на нем в направлении Восток — Запад независимо от положения солнца. Помещая танцующую работницу в искусственное магнитное поле, наблюдают отклонение направления ее прямолинейного пробега с виланиями (стр. 224—225) при изменении напряженности поля.

ОРГАНЫ ХИМИЧЕСКОГО ЧУВСТВА

Органы химического чувства подразделяются в зависимости от состояния воспринимаемых веществ на органы обоняния, отвечающие возбуждением на газообразные вещества, и вкусовые органы, реагирующие на вещества, растворенные в воде. Кроме того, различают специальные органы восприятия влажности, углекислоты и температуры (последние дают сигнал в ответ на изменение скорости происходящих в них химических реакций). В самостоятельную группу выделены органы зрения, в которых вещества, возбуждающие чувствительные нервные клетки, образуются при действии света.

Пластинчатый орган обоняния. Внешняя, кутикулярная часть органов обоняния в виде овальной пластинки наибольшего диаметра 12—14 мкм как бы врезана в кутикулярный покров заподлицо с ним (рис. 59, А). Пластинка обрамлена по краю тонкой незатвердевшей кутикулой (Б, кп), так что изнутри она окружена бороздкой (рис. 59, Б, вб). В отличие от органов механического чувства воспринимающая часть органа обоняния состоит из 12—20 нервных клеток (рис. 59, В). Наружные отростки чувствительных клеток превратились в тончайшие нити, собранные в тонкий пучок, переходящий в сухожилие; внешним концом последнее вступает во внутреннюю бороздку. Концевое сухожилие представляет собой пучок кутикулярных волокон. Каждое из них примыкает к одному из наружных отростков чувствительных клеток. На стыке нервного отростка и кутикулярного волокна находится крошечное темное тельце.

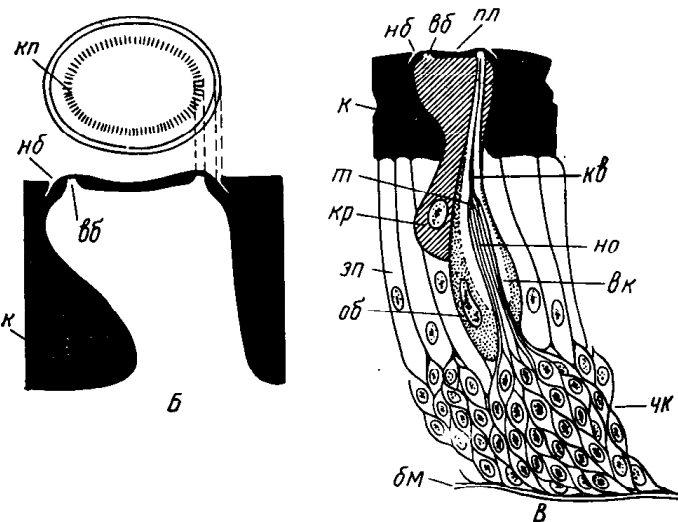
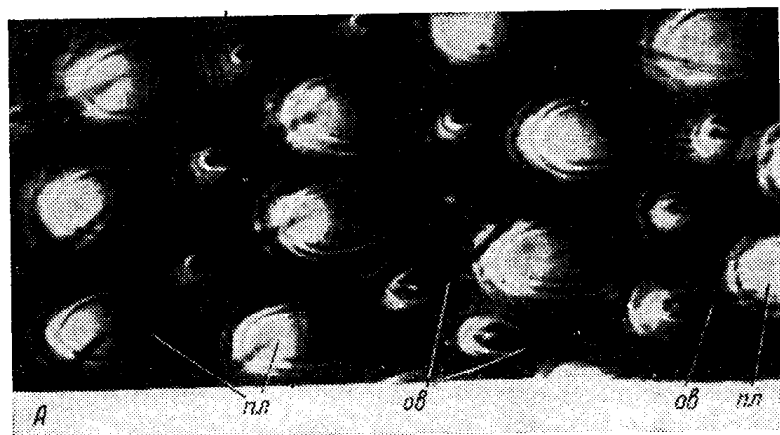


Рис. 59. Пластинчатый орган обоняния:

А — небольшой участок поверхности антенны под электронным микроскопом (увеличено в 1180 раз); *пл* — кутикулярная пластинка органа обоняния; *ов* — осязательные волоски; *Б* — кутикулярная пластинка органа обоняния (вид сверху и на продольном срезе); *нб* — наружная бороздка по краю пластинки; *кп* — радиально расположенные с наружной стороны над внутренней бороздкой (*ов*) полоски очень тонкой кутикулы с мельчайшими порами (20 микрон в поперечнике, т. е. 20 миллионов частей миллиметра в поперечнике); *В* — продольный срез органа обоняния; *к* — кутикула; *пл* — кутикулярная пластинка; *нб* — наружная бороздка по краю кутикулярной пластинки; *об* — внутренняя бороздка; *зп* — эпидермис; *кр* — кроющая клетка; *об* — обкладочная клетка; *чк* — чувствительные нервные клетки; *нб* — наружный отросток чувствительной нервной клетки; *кв* — кутикулярное волокно; *т* — темное тельце на стыке наружного отростка чувствительной нервной клетки и кутикулярного волокна; *ов* — вакуоль; *бм* — базальная мембрана.

Это образование, по-видимому, соответствует кутикулярному колпачку чувствительной клетки осязательного волоска (рис. 50, *кк*), но здесь он растянут вдоль конца сухожилия. Пучок отростков чувствительных клеток и сухожилие заключены в вакуоль продолговатой, сужающейся кверху обкладочной клетки. Шейка обкладочной клетки, в свою очередь, окружена крупной кроющей клеткой, заполняющей полость под кутикулярной пластинкой. Чувствительные волокна всех нервных клетокходят от органа обоняния в одном нерве.

Органы обоняния находятся на восьми концевых члениках жгутика антенны (рис. 60, *А*, 3—10). У матки на каждой антенне 3000 вышеописанных обонятельных пластинок, у пчелы-работницы — от 3 600 до 6 000, а у трутня 30 000. При удалении шести концевых члеников на каждой антенне острота обоняния уменьшается незначительно. После ампутации семи члеников наступает заметное ухудшение обоняния, а по исключению восьмого членика оно утрачивается полностью. Пчелы-работницы улавливают разницу в концентрации пахучего вещества между двумя антеннами при отношении 1:2,5 для минимальных, но уже воспринимаемых концентраций летучего вещества.

Острота обоняния пчелы-работницы мало отличается от возможностей обонятельных восприятий у человека. Цветки, неароматичные для человека, лишены запаха и для нее. Вещества разного химического состава, не различимые человеком по запаху, например нитробензол и масло горького миндаля, смешиваются также и ею. Исключение составляют запахи пчелиного воска, секрета насоновой железы и маточных веществ, воспринимаемые пчелой-работницей при более низких концентрациях, чем их воспринимает человек.

Пчелы-работницы обладают ярко выраженной способностью распознавать отдельные компоненты в запаховых смесях, что обусловлено неодинаковым восприятием разных запахов различными группами пластинчатых органов. Некоторые обонятельные пластинки узкоспециализированы и воспринимают запах либо только маточного вещества, либо секрета железы Насонова. Активность обонятельных органов снижается с повышением температуры.

Пластинчатые органы обоняния перемежаются у пчелы-работницы с осязательными волосками (рис. 60, *Г*).

Благодаря этому при ошупывании антеннами субстрата она одновременно воспринимает и запах участка и особенности его рельефа. Частые прикосновения антенн к субстрату — непременное условие запоминания пчелой последовательности нанесенных на него запаховых меток.

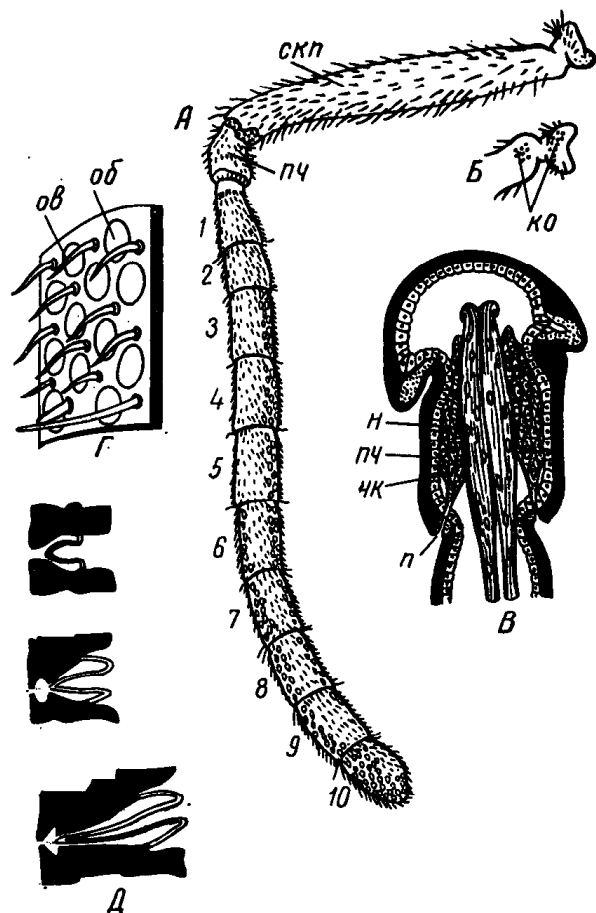


Рис. 60. Органы чувств на антеннах пчелы-работницы:
 А — антенна пчелы-работницы; СКП — скапус; пч — педикеллярный членик; 1—10 — первый — десятый членики жгутика антенны; Б — колоколовидные органы (КО) в основании скапуса антенны; В — продольный срез педикеллярного членика антенны, содержащего джонстонов орган (группа сколопофоров); пч — педикеллярный членик; чк — чувствительные нервные клетки; н — нерв; п — пора; Г — часть поверхности антенны при большем увеличении с осозательными волосками (об) и пластинчатыми органами обоняния (об); Д — органы восприятия углекислоты, влажности, температуры в виде конусов различной высоты, скрытых в углублениях кутикулы (продольный срез кутикулярной части органов).

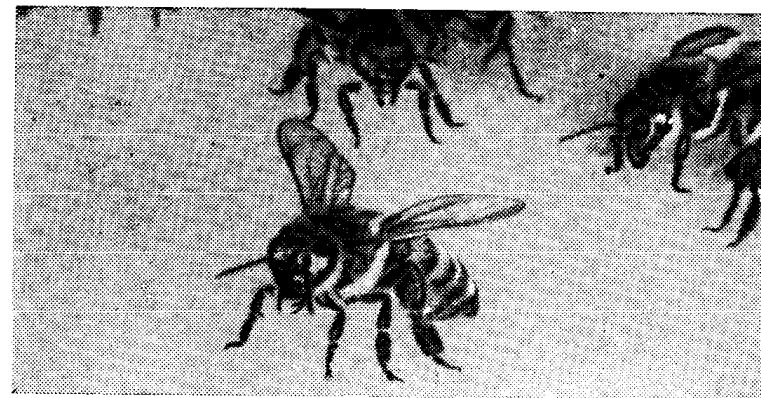


Рис. 61. Характерные позы сторожевых пчел.

Каждая пчелиная семья характеризуется специфическим запахом, который в равной мере присущ всем ее индивидам. Пчелы-работницы отличают запах чужой семьи от своего. В пору хорошего медосбора пчелиные семьи спокойны, и если и можно увидеть пчел-работниц, охраняющих леток своего улья, то в очень ограниченном количестве. Когда же медосбор ослабевает, а погода стоит достаточно теплая для летной активности, некоторые пчелы, а зачастую и осы, пытаются добыть корм из запасов меда других пчелиных семей. В таких случаях леток улья охраняется множеством сторожей. Они следят за полетом приближающейся воровки и часто вскидываются по направлению к ней, приподнимаясь на средних и задних ногах, так что их передние ноги повисают в воздухе (рис. 61). Время от времени сторожа раздвигают мандибулы. Пчелу-воровку выдает прежде всего то, что она подлетает к летковому отверстию не по прямой линии, как это свойственно сборщицам нектара, а мечется перед ульем из стороны в сторону. Стоит ей опуститься, как сторожевая пчела устремляется наперерез, чтобы схватить воровку за ноги или крылья. Доказано, что схватывание и волочение обусловлено запахом чужой пчелиной семьи. Пчела-воровка, однако, защищается, так что обе пчелы вертятся на боку, подобно колесу, пытаясь ужалить друг друга.

Вкусовые восприятия. Чувство вкуса позволяет пчелы-работнице различать сладкое, кислое, горькое, соленое.

Пчела-работница предъявляет повышенную требовательность к сахару, что выражается в более низкой чувствительности к нему по сравнению с человеком: 2%-ный раствор сахара пчелы не отличают от воды, тогда как человек воспринимает небольшую сладость его. При медосборе для пчел оказывается безвкусным раствор сахара и более высокой концентрации. Та минимальная концентрация раствора сахара, при которой сборщицы нектара еще будут набирать его и уносить в гнездо, может изменяться в 4—10 раз. Из многих видов сахаров пчелы-работницы принимают лишь содержащиеся в нектаре. Сахарин и по меньшей мере 25 других соединений типа сахаров, кажущиеся человеку сладкими, для пчелы лишены вкуса. Примесь соли или кислоты к раствору сахара пчелы заметят примерно в той же концентрации, что и человек. Что же касается горьких веществ, то пчелы менее чувствительны к ним: они забирают абсолютно неприемлемый для человека раствор сахара, смешанный с хинином.

Органы вкуса у пчелы-работницы находятся на мандибулах, лапках передних ног и антеннах. С достоверностью еще не определено, какие именно структуры ответственны за вкусовые восприятия.

Органы восприятия углекислоты, влажности, температуры. Кутикулярная часть антеннальных органов, воспринимающих углекислоту, влажность и температуру, построена по одному плану. Она имеет вид конуса, т. е. как бы укороченного осязательного волоска. Конус, однако, не возвышается над кутикулой, а погружен в углубление, приобретающее иногда форму фляги (рис. 60, Д). В одних органах конус бывает связан с одной чувствительной клеткой, подобно тому, как это наблюдается в осязательном волоске, в других воспринимающая часть образована группой чувствительных клеток, как в обонятельном пластинчатом органе. Концевое сухожилие соединяет изнутри чувствительную клетку (или группу их) с вершиной конуса.

Активность органов, воспринимающих углекислоту, с повышением температуры увеличивается, тогда как органы температурного чувства повышают частоту импульсов в чувствительных волокнах при резком понижении температуры.

ОРГАНЫ ЗРЕНИЯ

Для восприятия света у пчелы-работницы, а также у матки и трутня служат три простых глаза и два сложных.

Простые глаза расположены у пчелы-работницы и матки треугольником на передней части темени (рис. 5), а у трутня — несколько ниже, в области лба. Внешняя часть глаза — кутикулярная. В отличие от остальных органов чувств кутикула над глазом утолщена и преобразована в двояковыпуклую линзу (рис. 62, А). Снизу и с боков линза как бы поддерживается телом из нескольких рядов клеток, причем все они происходят из эпидермиса. Те из них, которые непосредственно примыкают к линзе снизу, участвовали в ее секретировании.

Под средней частью линзы они прозрачны. Эти клетки образуют узкую полоску стекловидного слоя. Ниже располагается клеточная масса в виде перевернутой луковицы, вершина которой, утончаясь, переходит в нерв. Прилегающий снизу к стекловидной полоске слой длинных параллельных клеток образует ретину — светочувствительную часть простого глаза. Клетки ее собраны в группы из двух-трех, а иногда и большего числа клеток (рис. 62, Б и Г). Каждая группа называется ретинулой. Обращенной друг к другу поверхностью клетки ретинулы секре-

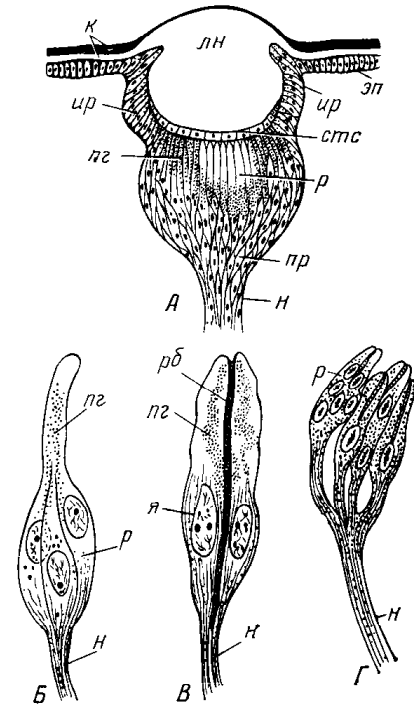


Рис. 62. Простой глаз:

А — продольный срез среднего простого глаза взрослой пчелы; к — кутикула; лн — линза; эп — эпидермис; ир — ирисовые клетки; стс — узкая полоска клеток стекловидного слоя; р — ретина; пр — промежуточные клетки; н — нерв; пг — пигмент; Б — группа клеток, образующих ретинулу у куколки на ранней стадии развития; р — ретинула; н — нерв; пг — пигмент; В — клетки ретинулы на поздней стадии развития куколки с образовавшимся между ними рабдомом (зрительный столбик); рб — рабдом; я — ядро клетки ретинулы; н — нерв; пг — пигмент; Г — четыре ретинулы и нерв; р — ретинула; н — нерв.

тируют осевую, наподобие стержня, структуру, называемую рабдомом.

Внутренние концы клеток ретикулы, превращенные в нервные волокна, пересекают внизу за ретиной массу промежуточных клеток и идут к мозгу в составе одного нерва.

В противоположность фотоаппарату, где преломленные линзой лучи света фокусируются на светочувствительной пленке, в простом глазу ретина слишком приближена к линзе, так что простые глаза, очевидно, не могут создавать изображения внешних предметов, к тому же не случайно, конечно, они обращены кверху. Простые глаза особенно чувствительны к свету слабой интенсивности и, по-видимому, приспособлены к восприятию изменений интенсивности света.

Простые глаза подают пчеле-работнице сигнал о приближении рассвета и наступлении вечерних сумерек. Если покрыть три простых глаза черным шеллаком, пчелы-работницы будут позже вылетать утром и раньше заканчивать свою активность вечером.

Сложные глаза состоят из большого числа оптических единиц, называемых омматидиями (рис. 63, А, *ом*) Последние изолированы друг от друга пигментными клетками. По направлению к внутреннему концу омматидии сужаются, у наружного края зрительной лопасти мозга они сходятся. Снаружи глаз покрыт кутикулярной роговицей. Поверхность роговицы разделена на шестиугольные фасетки, границы которых соответствуют наружным краям омматидиев. Узкий ободок фасетки непроницаем для света, центральная же ее область прозрачна и представляет линзу омматидия. Число омматидиев в глазу определяют, подсчитывая фасетки. Подсчеты разных авторов не совпадают; вероятно, у пчелы-работницы в каждом глазу 4 000—5 000 омматидиев, у матки — 3000—4000, у трутня — 7000—8000 или более.

Поверхность сложного глаза покрыта волосками, отходящими от ободков фасеток. Волоски действуют как органы осязания, имеющие значение при полете. При боковом ветре пчела-работница изменяет направление своего полета на угол, позволяющий ей компенсировать действие ветра (рис. 64). При этом наряду с органом Джонстона измерительными приборами ей служат чувствительные волоски глаза.

На продольном срезе через омматидий (рис. 63, Б)

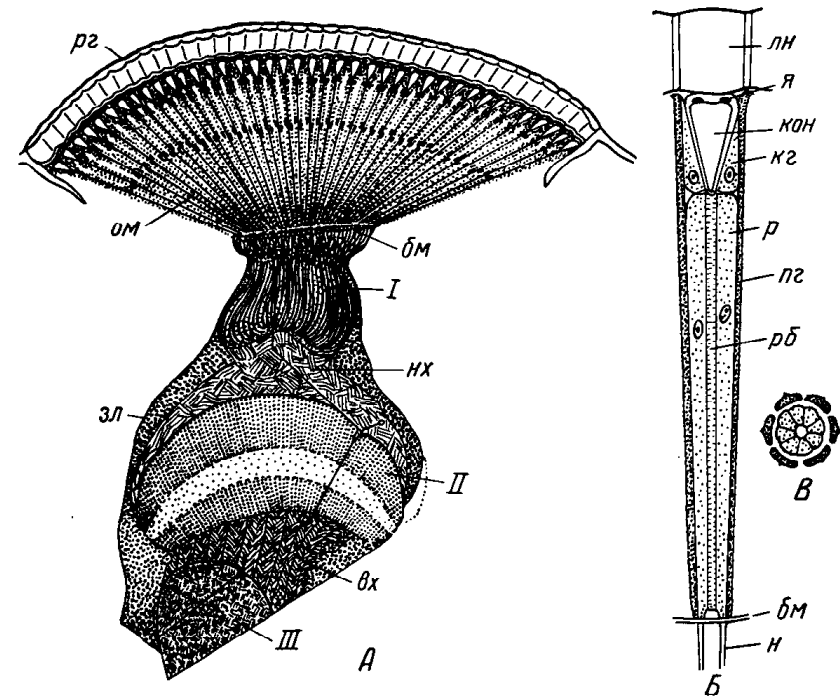


Рис. 63. Сложный глаз:

А — продольный срез сложного глаза и зрительной лопасти мозга (схема); рг — роговица; ом — омматидий; бм — базальная мембрана; I — ганглиозная пластинка зрительной лопасти мозга; нх — наружная хиазма; II — наружная медулярная пластинка зрительной лопасти; вх — внутренняя хиазма; III — внутренняя медулярная пластинка; Б — продольный срез омматидия; лн — линза; я — ядра клеток, секретировавших кристаллический конус; кон — кристаллический конус; кг — корнеагенная клетка; р — клетка ретикулы (зрительная нервная клетка); пг — пигментная клетка; рб — рабдом; бм — базальная мембрана; н — нерв; В — поперечный срез омматидия.

видно, что линза продолговатая призма, лишь слегка выпуклая с наружной и внутренней сторон. За нею следует так называемый кристаллический конус приблизительно такой же высоты, что и линза. Вершина его обращена внутрь. Конус секретирруется четырьмя клетками, но основная масса их цитоплазмы превращается в прозрачное вещество, так что свет от линзы может поступать в конус. Клетки конуса окружены корнеагенными клетками, секретировавшими линзу. Под конусом находится светочувствительная часть омматидия, называемая ретикулой, в виде пучка из восьми тонких длинных клеток, представляющих собой зрительные чувствительные образования. Их внутренние концы продолжают в

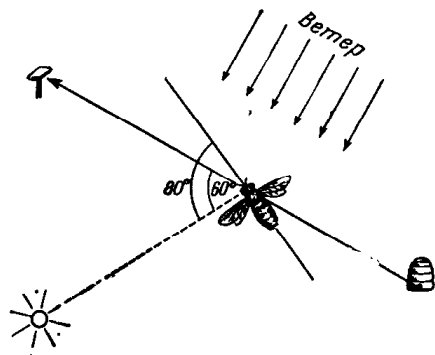


Рис. 64. Пчела-работница компенсирует относ боковым ветром тем, что летит не прямо к источнику корма (в данном случае не под углом 60° к солнцу), а с некоторым отклонением в сторону, откуда дует ветер (здесь под углом 80° к солнцу).

чувствительные ретинальные нервы, которые пробивают мембрану, подстилающую глаз изнутри, и уходят в зрительную лопасть мозга. Ретинальные клетки располагаются симметрично вокруг продольной оси ретинулы. По направлению к оси они становятся более узкими. Обращенные к центру суженные края ретинальных клеток секретируют длинный стержневидный рабдом, тянущийся по оси ретинулы. Весь омматидий как бы обернут пигментными клетками.

С помощью электронного микроскопа показано, что рабдом представляет собой систему плотно упакованных микроскопических трубочек, расположенных в плоскостях, перпендикулярных его продольной оси (рис. 65) и ориентированных в дольках в различных направлениях (рис. 66). В стенках трубочек находится зрительный пигмент родопсин. Поэтому рабдом можно рассматривать как световоспринимающую часть ретинулы.

Главное анатомическое различие между простым и сложным глазом заключается в строении роговицы. В простом глазу свет преломляется через одну общую линзу, а в сложном — роговица распадается на множество мелких линз, по одной для каждой ретинулы.

Вполне очевидно, что простой глаз по своей структуре гораздо сложнее омматидия; следовательно, нет оснований рассматривать сложный глаз как совокупность простых глаз.

Зрительные лопасти головного мозга пчелы-работницы, возникающие у эмбриона как простое впячивание

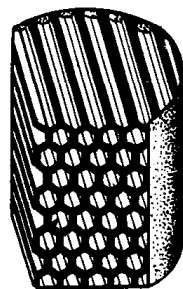


Рис. 65. Часть рабдома под электронным микроскопом.

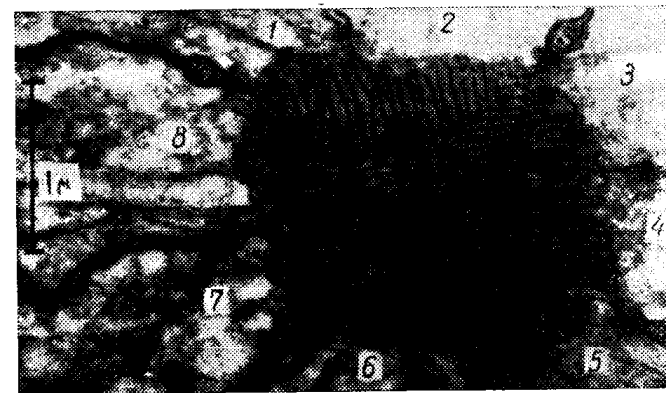


Рис. 66. Поперечный срез через омматидий пчелы-работницы. Сходящиеся в центре микротрубочки восьми чувствительных клеток (1—8) образуют рабдом; их направление в двух соседних клетках одинаково (увеличено в 29 000 раз).

эктодермы, приобретают у взрослой особи чрезвычайно сложное строение (рис. 67). Структурно и функционально зрительная лопасть сложного глаза насекомого в некоторых отношениях соответствует сетчатке глаза позвоночного. Зрительная лопасть — это масса нервных волокон и вставочных нервных клеток, образующих три обособленные области, где смыкаются окончания зрительных (ретинальных) и вставочных клеток. Ближайшая к глазу называется ганглиозной пластинкой, следующая — наружной медуллярной (от латинского названия костного мозга) и третья — внутренней медуллярной. Между первой и второй, а также между второй и третьей пластинками пересекаются некоторые чувствительные волокна от омматидиев противоположных сторон глаза, образуя наружную и внутреннюю хиазмы (от греческого слова, обозначающего расположение чего-либо в виде буквы χ — «хи»). Большинство чувствительных нервных волокон ретины заканчивается в ганглиозной пластинке, где они образуют синапсы с вставочными клетками. Отростки последних входят в наружную медуллярную пластинку или же простираются до внутренней медуллярной пластинки. От внутренней медуллярной пластинки отростки направляются в мозг. На рисунке 67 приведена лишь ничтожная часть общего количества вставочных клеток зрительной лопасти.

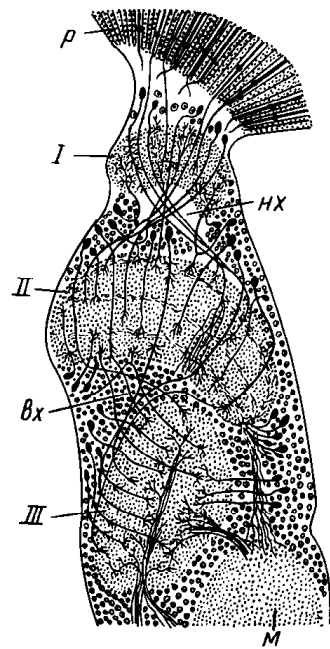


Рис. 67. Срез через зрительную лопасть мозга и основание сложного глаза:

p — ретина; *I* — ганглиозная пластинка зрительной лопасти; *нх* — наружная хиазма; *II* — наружная медуллярная пластинка зрительной лопасти; *вх* — внутренняя хиазма; *III* — внутренняя медуллярная пластинка зрительной лопасти; *м* — мозг.

сфере. Разными омматидиями он обращен в стороны, вперед, вверх и даже вниз. Поэтому лучи солнца не могут осветить сложный глаз пчелы и тем более оба глаза равномерно на всей их поверхности. В каждом омматидии система из двух линз (фасетки и кристаллического конуса) собирает падающие на его фасетку лучи в одну точку на вершине конуса. Степень яркости получившегося на вершине конуса точечного изображения солнца будет зависеть от освещенности фасетки. Изображения на вершине конуса всех омматидиев складываются в мозаику из точек разной яркости. Менее яркое изображение оказывает меньшее воздействие

Вследствие полной обособленности омматидиев ни в один из них не попадают косые лучи света, упавшие на фасетки соседних омматидиев. По существу, на рабдом действует узкий пучок лучей, направление которых совпадает с центральной продольной осью омматидия или очень близко к ней; иначе говоря, поле зрения отдельного омматидия очень мало. По сравнению с омматидием сложного глаза линза простого глаза пчелы-работницы имеет большую поверхность, и каждая ретинула последнего получает гораздо большее количество лучей, отчего простой глаз может функционировать при слабом свете. В сложном глазу пчелы-работницы возбуждение клеток ретинулы оказывается возможным лишь при ярком дневном освещении.

Восприятие количественных изменений света. Восприятие направления солнечных лучей. По своей форме сложный глаз пчелы-работницы приближается к полу-

на светочувствительное вещество рабдома. Поэтому из разных омматидиев глаза в зрительные лопасти протоцеребрума пчелы идет неравноценная сигнализация.

Зрительные клетки воспринимают малейшие изменения освещенности (даже не превышающие 0,5—1%). На основе сигналов от омматидиев обоих глаз пчела воспринимает направление, в котором находится солнце. В противоположность зеленому листу растения, который, воспринимая направление солнечных лучей, тянется к солнцу, пчела не зависит от солнца в выборе направления своего движения. Тем не менее при свободном перемещении пчелы в пространстве сложные глаза постоянно информируют ее о точном угле, под которым находится солнце к продольной оси ее тела. Сохраняя во время полета такое положение, чтобы характер распределения по омматидиям светлых и темных точек не менялся, она может лететь по прямой линии. Благодаря способности запоминать общую картину освещенности омматидиев во время полета пчела в состоянии повторно лететь в одном направлении. Она воспринимает нарушения этой картины, наступающие при небольшом отклонении линии полета.

Острота зрения. Если предмет, появившийся перед глазом пчелы, настолько мал, что умещается в поле зрения одного омматидия, он окажет влияние на яркость световой точки на вершине конуса только в этом омматидии. В мозаичной картине, сформированной линзами сложного глаза, одна световая точка станет темнее. В таком случае пчела не различит деталей предмета. Для отдельного восприятия двух точек необходимо, чтобы они попадали в поле зрения двух разных омматидиев. Минимальная величина угла, под которым глаз различает две точки как отдельные, служит характеристикой остроты зрения. У пчелы-работницы острота зрения не превышает, по-видимому, 1°. Человек при благоприятных условиях может воспринять угол в 40 секунд или почти 0,01°. Многие птицы отличаются еще более острым зрением. Например, соколы, питающиеся насекомыми, видят стрекозу за 800 м; для человека последняя становится неразличимой на расстоянии 100 м.

Восприятие формы предмета. Предмет, попадающий в поле зрения нескольких омматидиев, затемняет световые точки на вершине их конусов. Очерта-

ния предмета изображаются в виде границы между темными точками, соответствующими этим омматидиям, и светлыми точками соседних омматидиев, на которые не упала тень от предмета. Способность пчелы-работницы тонко различать и запоминать различные формы распределения яркости световых пятен в изображении, формируемом преломляющим аппаратом ее глаза, наглядно проявляется не только в точном определении направления к солнцу, но и в восприятии положения геометрической фигуры в пространстве. Пчела не спутает горизонтальную черную полосу на белом вертикальном экране с подобной полосой, наклоненной к горизонтали под углом 10° . Образец в виде креста, в котором две полосы пересекаются посередине под прямым углом, она в состоянии отличить от подобного образца, повернутого всего лишь на 4° . Взаимное расположение частей фигуры для пчелы-работницы имеет большее значение по сравнению с размерами образца.

Восприятие движения. Любое движение в поле зрения пчелы мгновенно воспринимается ею по нарушению картины распределения яркости пятен, составляющих изображение ее поля зрения. Заметив движение, пчела поворачивается по направлению к движущемуся объекту до тех пор, пока последний не будет восприниматься симметричными ретинулами обоих глаз. Чем ближе предмет к пчеле, тем более близкими к средней линии ретинулами он будет восприниматься. Поэтому насекомое может воспользоваться преимуществами бинокулярного зрения, т. е. зрения двумя глазами, для точной оценки расстояния до предмета. Определив расстояние, пчела стремительным движением настигает перемещающийся в поле ее зрения предмет.

Чтобы воспринять быстрое движение предмета, глаз должен улавливать изменения его положения в доли секунды. Это достигается способностью пчелы оценивать длительность промежутка между последовательным появлением объекта в поле зрения разных омматидиев. Каждая ретинула, по-видимому, передает сигнал о моменте изменения поля зрения ее омматидия другим ретинулам, которые затем, в свою очередь, воспримут появление объекта. Так создается постоянный поток сигнализации о моменте внешних изменений. Суммируясь, он воссоздает картину движения. Вполне очевидно, что для передачи такой сигнализации необходимы пере-

крестные связи между чувствительными зрительными клетками. И действительно, зрительная лопасть головного мозга пчелы-работницы, как и сетчатка глаза позвоночного животного, изобилует перекрестными связями.

Разрешающая способность глаза во времени. Зрительное впечатление, возникнув, сохраняется в течение некоторого времени. При появлении в поле зрения нового предмета до исчезновения прежнего зрительного впечатления глаз не воспримет его. Мелькания света с частотой 45—55 в секунду человеком не воспринимаются раздельно, а сливаются в ощущение непрерывного ровного света (это явление инерции зрения использовано в кино). Разрешающая способность глаза пчелы-работницы во времени гораздо выше. Ее зрительный аппарат способен запечатлеть до 265 отдельных картин окружающего мира в одну секунду. Картина быстрой смены последовательных зрительных образов встает перед глазом летящей пчелы, когда ее поле зрения быстро перемещается. Глаз пчелы-работницы успевает их воспринять.

Восприятие качественных изменений света. Клетки ретинулы посылают в чувствительные волокна зрительного нерва сигналы не только об изменении степени яркости световой точки на вершине конуса, но и качестве ее. Свет имеет сложный состав. Освещая предметы, солнечные лучи вступают с ними во взаимодействие, в результате которого отраженный свет приобретает новые качества. Разные предметы оказывают на свет разное действие. Отражая свет разного качества, предметы как бы облегчают возможность их различения. Эти разные качества воспринимаются глазом как разные цвета. Изменение качества света обусловлено его волновой природой.

Цвет. В большинстве случаев окраска окружающих предметов обусловлена красящими веществами, с которыми свет взаимодействует по принципу резонанса. Поглощение света краской имеет электрическую природу. Приемниками видимых световых волн служат атомы и молекулы краски. Особенности молекул зависят от расположения атомов. Вследствие избирательного поглощения лучей определенных участков спектра отраженные от разных красящих веществ лучи вызывают разные цветовые ощущения. Цветовое зрение дает возможность

быстро и по-новому различать предметы. Если бы цветовых восприятий не было и человек судил бы о различии предметов, как по черно-белой фотографии, только по количеству отраженного света, то две поверхности, например желтая и зеленая, выравненные по яркости, казались бы ему неразличимыми. Картина окружающего мира сразу обеднела бы подробностями. Кроме того, вследствие неодинаковой чувствительности к разным длинам волн цветовые различия воспринимаются чрезвычайно быстро, в то время как для установления небольших различий в яркости, особенно для отдаленных друг от друга предметов, требуется длительное время.

Восприятие цвета. У пчелы-работницы цветное зрение хорошо развито. Предполагают, что в каждом омматидии в восьми дольках рабдома содержатся три, а возможно, и четыре приемника (светочувствительных веществ), отзывающиеся в большей степени на лучи определенной длины волны. Пчела в состоянии воспринимать цвет каждого тончайшего пучка лучей, проникающего в отдельные омматидии ее сложных глаз.

Две цветные карточки, например желтая и синяя, отражают лучи, среди которых не все совпадают по длине волны. При неодинаковом спектральном составе отражаемых лучей эти карточки в то же время могут отличаться еще и своей яркостью, т. е. количеством отражаемого света. При наличии светового зрения воспринимается своеобразие спектрального состава отражаемого света, так что цветочные карточки не смешиваются с серыми карточками равной яркости.

Границы видимой пчелой области солнечного спектра несколько сдвинуты по сравнению с видимой человеком областью в сторону коротких длин волн. Лучи, представляющиеся человеку красными, пчелы не воспринимают как особое качество. Красный цвет они не отличают от равного по яркости темно-серого цвета. Зато их видимая область удлинена на другом конце спектра, где для человека она заканчивается фиолетовым. Ультрафиолетовые лучи, длина волн которых немного меньше длины волн фиолетовых лучей, для человека — скорее теоретическое, физическое понятие. Для пчелы ультрафиолетовые лучи — вполне реальное, хорошо различимое качество. Более того, ультрафиолетовые лучи для глаза пчелы — самый сильный раздражитель по сравнению с другими областями видимого спектра. При

сильной облачности, когда глаз человека не в состоянии определить местоположение солнца, пчелы ориентируются по нему благодаря своей высокой чувствительности к ультрафиолетовому излучению.

Поскольку при смешении видимых пчелой лучей возникает ощущение чистого цвета, смеси ультрафиолетовых лучей с другими лучами спектра будут восприниматься пчелой как новый цвет, совершенно неизвестный человеку. Так, отражающие все видимые пчелой лучи спектра свинцовые белила пчела отличает от цинковых белил, которые поглощают ультрафиолетовые лучи и поэтому представляются пчелам не белыми, а скорее сине-зелеными. Кроме ультрафиолетовых лучей, по действию на светочувствительные вещества омматидия пчелы выделяются также синие, сине-зеленые и желтые лучи. У трутней находятся преимущественно приемники для ультрафиолетовых и синих лучей. В слабой степени они воспринимают зеленые лучи омматидиями передней стороны глаза. Смыкающиеся на темени своими верхними краями сложные глаза трутня, по-видимому, особенно хорошо приспособлены к восприятию света, отражаемого небосводом.

Поляризация света. Наряду с направлением солнечных лучей, их интенсивностью, спектральным составом сложный глаз пчелы, как, впрочем, и других насекомых, а также раков, пауков, головоногих моллюсков, обладает способностью воспринимать поляризацию света. Это качество света глаз человека не может непосредственно ни увидеть, ни измерить. Поляризация обусловлена волновой природой света. Следует иметь в виду, что световые волны, как и морские, — поперечные, а не продольные, как звуковые волны. Но морские волны обладают ограниченным числом возможных направлений колебательного движения, ибо вода только поднимается и опускается, но не может двигаться из стороны в сторону в горизонтальном направлении, перпендикулярном распространению волны. Поперечные движения световой волны могут происходить в любом

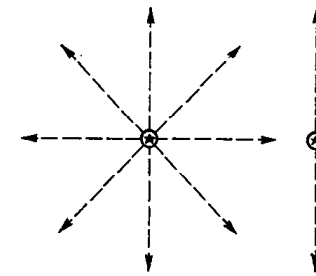


Рис. 68. Схема, показывающая разницу между поляризованным и неполяризованными лучами.

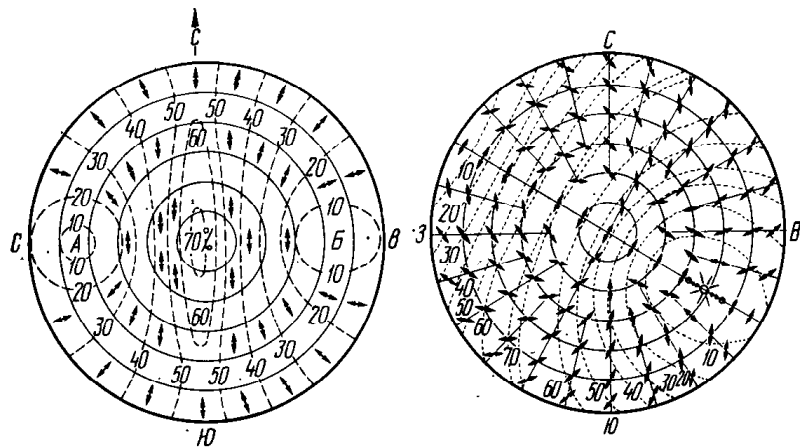


Рис. 69. Поляризация света, отраженного от голубого небосвода: слева — поляризация при восходе солнца, справа — поляризация при высоте солнца 30° над горизонтом и азимуте 120° (азимут — угол между плоскостью меридиана и вертикальной плоскостью, проходящей через солнце); А, Б — нейтральные области неполяризованного света; стрелки — направление колебаний; пунктирные линии — места с одинаковым процентом поляризованного света; цифры — поляризация в процентах.

направлении, перпендикулярном ее распространению. Если представить, как изображено на рисунке 68, в виде кружка поперечное сечение луча, проходящего перпендикулярно плоскости рисунка, то все направления поперечных колебаний света, во-первых, совпадут с плоскостью рисунка, во-вторых, они могут располагаться в этой плоскости под любым углом. Чаще всего так и бывает. Однако в некоторых случаях поперечные колебания происходят преимущественно под каким-то одним углом. Такой свет носит название поляризованного. Поляризован, в частности, свет, отраженный от поверхности прозрачных тел, например воды, а также и голубой свет неба.

Поляризацию света легко наблюдать при рассмотрении неба через призму Николя. При вращении последней изображение становится то ярче, то затухает. Более яркое изображение получается в том случае, когда положение призмы соответствует направлению колебаний поляризованного света.

Направление колебаний поляризованного света в каждой точке неба в течение дня не остается постоянным и зависит от положения солнца (рис. 69).

Восприятие направления поляризации. По небольшому просвету в облачном небе пчелы в со-

стоянии ориентироваться в пространстве. Каждый омматидий сложного глаза сигнализирует о направлении поляризации воспринимаемой им точки неба. Морфологической основой поляризационного анализа в омматидии служит расположение микроскопических трубочек в рабдоме во всех направлениях поперек его оси, т. е. в плоскости, перпендикулярной лучу.

Поскольку в каждое мгновение две различные точки на небосводе обладают одинаковым направлением поляризации, информация от одного омматидия могла бы иметь двоякий смысл. Одновременно тысячи омматидиев анализируют различные точки неба. Обработанная в зрительных лопастях протоцеребрума медоносной пчелы информация приобретает вполне определенное значение.

Восприятие количественных и качественных особенностей попадающих в глаз световых лучей, осуществляемое ретиной глаза, представляет собой лишь первый этап в процессе зрения. Что окончательно будет видеть пчела, зависит от процессов, происходящих в зрительных лопастях и стебельчатых телах головного мозга. Пока трудно представить, в виде каких зрительных образов отражается у пчелы окружающий мир.

ЧУВСТВО ВРЕМЕНИ

Изменения разнообразных воздействий внешней среды, воспринимаемые органами чувств пчелы, в ряде случаев носят правильный, ритмичный характер, обусловленный вращением Земли и ее движением вокруг Солнца. Таково, например, чередование света и темноты, т. е. дня и ночи. В поведении пчелы обнаруживается ее способность воспринимать и запоминать, в какое время дня совершается то или иное событие. У чувства времени нет специального органа, оно свойственно, по-видимому, каждой живой клетке организма, поскольку процессы, протекающие в последней, испытывают периодические изменения.

Насколько точно функционируют пчелиные «часы», можно определить следующим путем. Группу пчел-работниц приучают посещать кормовой столик, где им ежедневно в течение 2 ч, например с 16 до 18 ч, предлагают сахарный сироп. Через 10 дней проводят контрольный опыт. В 6 ч утра на кормовой столик выставляют пустую кормушку, и в течение всего дня до 20 ч около него неотлучно

дежурит наблюдатель, записывающий время посещения столика пчелами-работницами. В одном из таких опытов с 6 ч до 15 ч 30 мин лишь дважды прилетала между 7 и 8 ч утра одна пчела, а за 2 ч между 16 и 18 ч у кормушки было зарегистрировано 38 посещений, сделанных пятью пчелами. Не найдя сиропа, они улетали, но через некоторое время снова возвращались, упорно обследуя кормушку. К 18 ч посещаемость кормушки снизилась, а вскоре после этого пчелы вовсе перестали прилетать.

Без сомнения, пчелы-работницы обладают отличной памятью на время. Они могут запоминать любой час, в который им предлагается сироп. Если в течение одного или двух дней пчелы-работницы не вылетают из улья из-за ненастья, это не нарушает привычного расписания полетов.

Тонкость восприятия времени проявляется у пчел-работниц при определении ими вечером момента прекращения полетов за кормом. Лётная активность пчел из одной и той же семьи заканчивается неодновременно. Если пчелы, добывающие корм на расстоянии 50 м от улья, еще продолжают вылетать в поздние сумерки, когда интенсивность света уже упала до 2 люксов, то сборщицы нектара, летавшие за 3—4 км, остаются в улье, коль скоро освещенность снизится до 8 люксов. Следовательно, пчелам-работницам еще до вылета известно, в какое время придется возвращаться и какова при этом будет освещенность.

Для выяснения, не является ли чувство времени простой реакцией на периодические изменения освещенности, улей переносили в помещение без окон, но с круглосуточными электрическим освещением. Оказалось, что и в таких условиях, когда у пчел-работниц, казалось бы, нет никакой возможности определить время по положению солнца или по степени освещенности, их можно приучить прилетать за кормом в определенные часы. Если, однако, корм предлагать пчелам не через каждые 24 ч, а через 19 ч, то опыт не удастся, — промежуток времени в 19 ч пчелы-работницы не воспринимают. По своему образу жизни они тесно связаны именно с суточным циклом. Возможно, пчелы воспринимают какую-то пока еще не известную человеку периодически меняющуюся силу, действующую в природе. В противном случае чувство времени надо считать врожденным.

Наряду с восприятием изменений в окружающей среде пчела-работница в состоянии оценить количество энергии, затраченной ею на полет к источнику корма.

ОРИЕНТИРОВКА

Первую половину своей жизни, т. е. 2—3 недели, пчела-работница проводит почти в абсолютной темноте улья. Различать ячейки, распознавать расплод на всех стадиях развития, а также своих сестер ей помогают в этих условиях органы обоняния и осязания. При постройке вслепую сотов особенное значение приобретают органы гравитационного чувства, позволяющие пчеле точно определять свое положение в строительной грозди.

За неделю, а иногда и за две до того, как перейти к выполнению функции сборщицы, пчела-работница начинает совершать ориентировочные облеты. Первое время она оставляет родное гнездо всего лишь на минуту, на две. В дальнейшем ее отлучки становятся все продолжительнее. В ориентировочном облете, происходящем обыкновенно между 14 и 16 ч, одновременно участвуют сотни молодых пчел-работниц. Повернувшись головой к своему улью они летают вначале перед его фасадом, то слегка отдаляясь, то вновь приближаясь к нему, а затем облетывают его с других сторон. Бесперывно в облет включаются новые пчелы-работницы. По окончании облета некоторые из них, опустившись

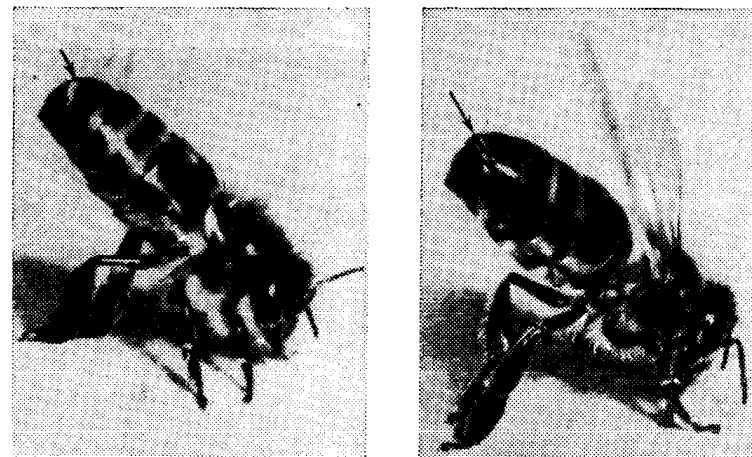


Рис. 70. Пчела-работница вентилирует при открытом пахучем органе (по Реннеру).

у леткового отверстия головой к нему и более или менее круто приподняв брюшко, как бы застывают на месте (рис. 70). При этом крылья у них приходят в такое быстрое движение (до 180 биений в секунду), что становятся невидимыми, а между двумя последними сегментами брюшка обнажается пахучая железа (рис. 71). Привлекательный для пчел-работниц запах секрета железы насыщает создаваемую движениями крыльев воздушную струю. Будучи направлена кнаружи, она указывает положение леткового отверстия и облегчает возвращение в гнездо заканчивающих облет пчел, что особенно важно для тех из них, которые облетываются впервые. В поведении пчел-работниц, задерживающихся у входа в улей и распространяющих привлекательный для пчел аромат (рис. 72, цв. табл. V), с предельной ясностью проявляется их общественная природа.

Если в нескольких метрах от улья выпустить изрядное количество пчел, участвовавших в одном или двух ориентировочных облетах, то большинство из них благополучно возвратится в свое гнездо. Если же извлечь из гнезда пчел одинакового с первыми возраста, но никогда не вылетавших, выпустить их на прежнем месте, то в лучшем случае до улья доберутся одна-две пчелы. Да и они попадут в улей, вероятно, случайно. Такое различие в способности отыскивать жилище может быть объяснено лишь тем, что первые знали путь в него, а для вторых он был неизвестен.

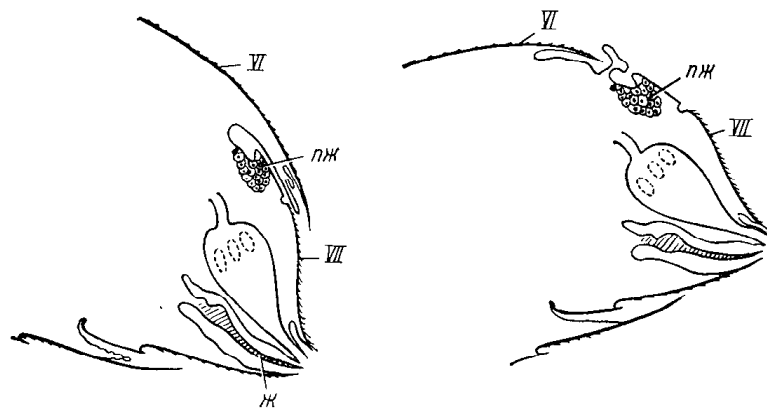


Рис. 71. Продольный разрез через конец брюшка пчелы (схема): слева — пахучий орган в состоянии покоя; справа — пахучий орган открыт, брюшко приподнято; VI и VII — тергиты шестого и седьмого брюшка; лж — пахучая железа Насонова; ж — жало.



Рис. 72. Одновременной активностью многих пчел-работниц создается благовоинная струя, направленная в сторону от леткового отверстия.

В отличие от молодой пчелы-работницы, впервые вылетающей на свет, ее сестры старшего возраста при отыскивании гнезда полагаются не только на органы обоняния, но в гораздо большей степени на органы зрения. По мере того как пчелы-работницы знакомятся с окрестностями, удаляясь с каждым облетом на все большее расстояние от улья, их способность отыскивать жилище улучшается. Отдельные пчелы-работницы залетают гораздо дальше 3 км и благополучно возвращаются.

Способ отыскания пчелой улья, а также источника корма — лучший пример того, что в ее нервной системе происходит целесообразное согласование множества впечатлений. Если передвинуть улей на небольшое расстояние, то возвращающиеся с поля сборщицы нектара приходят в заметное смятение. Они летают вокруг, а затем собираются точно на том месте, где стоял улей. А между тем улей находится совсем рядом, и пчелы бесспорно, видят его. Таким образом, выявляется запоминание пчелами-работницами положения леткового отверстия в пространстве. Чем лучше ориентиры в непосредственной близости от улья, тем дольше прививаются пчелы на старом месте. Однако запах тоже имеет значение. Так что если пчелы, например, привыкли к запа-

ху семян аниса в улье, они гораздо быстрее будут собираться на новом месте в своем улье, издающем этот запах.

Главным указателем направления на обширных открытых пространствах, а также в новой местности пчеле служит солнце.

Значение солнца становится очевидным из опытов, подобных следующему. Улей с пчелами перевозят в незнакомое для них место. Группу меченых пчел приучают посещать кормовой столик в 180 м к югу от улья. Пчелам дают возможность собирать корм в течение нескольких дней, после чего ночью улей опять перевозят в новую местность. Там пчелам предлагают на выбор четыре кормовых столика, установленных в 180 м от улья в четырех направлениях: к югу, северу, востоку и западу. Каждую пчелу, к какому бы столику она ни прилетела, залавливают с тем, чтобы она не могла оказать влияния на других пчел по возвращении в улей. Меченые пчелы вполне определенно избирают «южный» столик (Фриш и Линдауэр, 1954). В этой, второй местности все наземные ориентиры были новы для пчел, и только небосвод, увенчанный солнцем, оставался прежним.

Наряду с определением направления к источнику корма относительно солнца пчелы-работницы оценивают расстояние до цели по затраченной на полет энергии. Позже они могут использовать выделяющиеся предметы и запоминать углы поворота местности в определенных точках линии полета.

В открытой местности пчел-работниц можно приучить придерживаться при полете искусственных ориентиров.

Если между ульем и поставленной в 50 м от него кормушкой с сиропом проложить по прямой линии синюю тесьму, то в скором времени пчелы, направляясь за сиропом и возвращаясь в улей, начинают ориентироваться по тесьме. Приобретение такого навыка легко доказать путем перемещения ближайшего к кормушке конца тесьмы на несколько метров в сторону. Несмотря на то, что у конца тесьмы больше нет корма, пчелы продолжают некоторое время летать вдоль нее. Если тесьму или другую видимую для пчел «тропинку», например в виде ряда цветных карточек, вдоль которых они приучены следовать к кормушке, округлить так, чтобы ее конец вместе с кормушкой приблизился к улью, то примерно в течение получаса пчелы продолжают держаться «тропинки». Лишь через некоторое время они начинают возвращаться наикратчайшим маршрутом, возможно, вовсе игнорируя «тропинку», в то время как, совершая рейс от улья к кормушке, продолжают ориентироваться по ней. В следующий час большинство пчел летает по прямой линии как в направлении «туда», так и «обратно» (Вольф, 1927).

Из этого опыта видно, что пчелы-работницы быстро замечают изменения в окружающей обстановке и отка-

зываются от использования заметных вех, коль скоро они перестают совпадать с наикратчайшим путем до источника, переключаясь на другие ориентиры. С другой стороны, некоторые наземные ориентиры пчелы могут предпочитать солнцу.

Один из экспериментов проводился так, что пчелы на своем пути к кормовому столику, находящемуся в 180 м к югу от улья, летели вдоль опушки леса, протянувшейся с севера на юг. Затем улей перевезли в новую местность с аналогичной опушкой леса, но с той разницей, что она простиралась в направлении не с севера на юг, а с востока на запад. Здесь пчелы искали кормовой столик большей частью не в южном направлении, но летели по краю леса на запад на то же самое расстояние. Когда же опушка леса отстояла от линии полета пчел на 200 м, они ориентировались преимущественно по солнцу. (Фриш и Линдауэр, 1954).

Подобно опушке леса, береговая линия, дорога представляют собой лучшие средства ориентировки по сравнению с солнцем. По-видимому, самым существенным для пчел-работниц является совпадение географического признака с линией полета на всем ее протяжении. Соответствующие опыты показали, что одиночное высокое дерево или обособленная куртина кустарника не вызывает отклонения полета от привычного направления после перемещения в новую местность.

Использование солнца в качестве ориентира осложнено тем, что оно не остается неподвижным, а смещается в средних широтах примерно на 15° в час. Поэтому даже при неизменном положении кормового столика угол между направлением к последнему от улья и солнцем в течение дня не остается постоянным. Чтобы взять курс на кормовой столик, пчела всякий раз должна изменять угол к солнцу, под которым она летела перед этим, ровно на столько, на сколько отклонилось солнце от прежнего своего положения. Если пчел-работниц, ориентирующихся в полете к источнику корма и от него по солнцу, задержать у источника корма и оставить на несколько часов в темноте, а затем выпустить, то они сразу же полетят по прямой линии к улью. Не видя солнца, но, очевидно, зная скорость его смещения и обладая чувством времени, пчелы как бы вычислили, на какой угол сместилось солнце, и, изменив соответственно этой поправке угол между линией своего полета и солнцем, взяли правильное направление.

Вечерний угол между направлением к источнику корма и направлением к солнцу, разумеется, не будет

равен утреннему. Как поведут себя пчелы-работницы, если приучить их посещать источник корма вечером? Полетят ли они под тем же углом к солнцу, что и накануне?

Для решения этого вопроса экспериментальный улей перевозили в неизвестную пчелам местность, чтобы исключить влияние наземных ориентиров. После полудня открывали леток и приучали меченых пчел-работниц летать на кормовой столик в 180 м к югу от улья. Ночью улей перевозили в новое место. Четыре кормовых столика были приготовлены там в 180 м от улья в направлении стран света. Несмотря на изменение угла между направлениями от улья на юг и к солнцу, меченые пчелы-работницы утром избрали прежнее южное направление (Фриш и Линдауэр, 1954). Им как будто было известно, под каким углом к солнцу будет находиться направление к источнику корма утром.

Таким образом, отсчет времени и угла смещения солнца происходит в мозгу пчелы круглосуточно. Находясь в темноте в улье, лётная пчела-сборщица в любое время суток осведомлена о положении солнца. С характером движения солнца она знакомится во время ориентировочного облета.

В северном полушарии солнце в течение дня, как это представляется человеку, перемещается в направлении часовой стрелки (восток — юг — запад), а в южном полушарии — в противоположном (восток — север — запад). Пчелы-работницы, приученные южнее экватора посещать кормовой столик к югу от улья, избирают северный кормовой столик в местности к северу от экватора, если их ночью перевезти туда. Однако через несколько недель пчелы из того же улья (возможно, это будет уже новое поколение) смогли приспособиться к изменившемуся направлению движения солнца. Следовательно, способность пчел ориентироваться по солнцу в той или иной географической местности не является врожденной.

Механизм ориентировки пчел-работниц по солнцу детально исследовался на пчелах-работницах, которые первые четыре недели своей жизни не видели солнца. Все это время улей с пчелами находился в подвале с искусственным освещением, автоматически выключавшимся на ночь для сохранения ритма дня и ночи. По прошествии четырех недель улей вынесли в полдень в поле, открыли леток и приучили 30 пчел-работниц летать за кормом на 180 м к югу от улья. На следующее утро в новой местности, куда ночью привезли улей, пчелы хотя и посещали южный столик, но не в большей степени, чем столики в направлении остальных трех стран света. Лишь после того, как пчелы получили возможность летать во

вторую половину дня на протяжении восьми дней, эксперимент дал положительный результат.

За восемь дней пчелы-работницы смогли настолько хорошо ознакомиться с характером перемещения солнца, что после посещения источника корма только во вторую половину дня смогли отыскать его утром.

Но как осваивают пчелы характер перемещения солнца? Не лишено вероятности, что они связывают каждое новое положение солнца, которое они видят во время полета, с определенным временем дня. Предпосылкой для такой возможности является хорошо развитая у пчелы память на время: стоит ей несколько раз (иногда достаточно одного раза) найти корм на том или ином месте, как в последующие дни она прилетит на это место в то же самое время. Но, быть может, пчелам достаточно видеть, в каком направлении и с какой скоростью перемещается солнце на одном отрезке его пути, чтобы у них создалось «представление» о движении солнца на остальных участках его орбиты?

Чтобы выяснить, какое из этих предположений соответствует действительности, улей с пчелами, никогда не видевшими солнца, ежедневно на протяжении 35 дней выставляли на свет исключительно в середине дня. К вечеру улей вносили в темный подвал. По истечении 35 суток пчел приучили в середине дня летать на «южный» кормовой столик, а вечером перевезли в новую местность. Утром следующего дня пчелы определенно избрали южное направление, несмотря на то, что им прежде никогда не приходилось видеть положение солнца в утренние часы. Таким образом, по одной части солнечной орбиты они могли экстраполировать, «воссоздавать» другую. Установлено (Линдауэр), что для приобретения способности ориентироваться по солнцу пчеле необходимо предварительно как минимум в течение пяти дней совершать свободные полеты во вторую половину дня (примерно 500 вылетов). После 300 вылетов выявляется промежуточная стадия в освоении характера перемещения солнца. Она выражается в том, что пчела запоминает угол между направлениями от улья к источнику корма и к солнцу и при поисках того же источника корма в другие часы руководствуется именно этим углом, независимо от изменения положения солнца. Во вторую половину дня, когда пчелы летали на «южный» кормовой столик, солнце находилось с правой стороны.

По прошествии трех дней их перевезли в новую местность. Утром они полетели там не на «юг», а преимущественно на «восток». Они как бы еще не улавливали движения солнца, принимая его за неподвижную точку. На этой стадии пчелы-работницы избрали бы верное направление только в том случае, если бы контрольный опыт проводился в те же часы, что и дрессировка.

С ориентировкой по солнцу тесно связана ориентировка по поляризованному свету, поскольку форма поляризации света голубого неба зависит от положения солнца.

Следующим экспериментом доказано, что лётным пчелам известен характер изменения поляризации света неба в течение дня. Во вторую половину дня улей с пчелами поставили в тень от горы. Группу пчел-работниц приучили здесь посещать кормовой столик, расположенный к югу от улья. Пчелы могли видеть в тени горы только синее небо, но не солнце. Ночью улей перевезли в неизвестную местность. На следующее утро пчелы искали корм в южной стороне (Фриш, 1950).

СМЕНА ФУНКЦИЙ ПЧЕЛЫ-РАБОТНИЦЫ НА ПРОТЯЖЕНИИ ЖИЗНИ

Хотя каждая реакция организма проявляется при определенных внешних условиях, это вовсе не значит, что по желанию экспериментатора в соответствующей обстановке можно вызвать любую форму поведения, на которое способно животное. Помимо внешних воздействий, необходима еще и внутренняя готовность животного, т. е. такое его состояние, при котором в ответ на данные условия возбуждение в центральной нервной системе распределилось бы между мотонейронами именно таким образом, чтобы последовала вполне определенная реакция. Разным стадиям развития, определяемым гормонами, соответствуют особые формы поведения. Физиологическое состояние пчелы, изменяясь на протяжении ее жизни, создает необходимые внутренние предпосылки для проявления все новых форм поведения.

Первоначально при изучении поведения в небольшую пчелиную семью подсаживали группы пчел-работниц известного возраста, помеченных одним цветом. Семейство содержали в наблюдательном улье с остекленными стенками. Регистрировались формы поведения меченых пчел в разные периоды их жизни. Подобными наблюде-

ниями установлено, что в летнее время жизнь пчелы-работницы подразделяется на два основных периода. В первый, продолжающийся около трех недель, молодая пчела выполняет многие важные функции внутри улья. Во второй период, т. е. в последующие две или три недели, она летает в поле. Пчелы приносят в улей воду, нектар, пыльцу, прополис.

Вполне сформировавшаяся пчела-работница прогрызает крышечку ячейки и выходит на сот. По выходе она часто протягивает к окружающим ее соплеменницам расправленный хоботок за пищей. В ответ на это движение другая пчела-работница раздвигает мандибулы и, слегка сместив нарасправленный хоботок из положения покоя (при котором он сложен под головой) кпереди и книзу, отрывает из медового зобика каплю пищи, которая задерживается у основания язычка между раздвинутыми мандибулами. Молодая пчела погружает в каплю свой язычок и всасывает ее. Обе пчелы часто соприкасаются антеннами, контролируя с помощью органов осязания соответствующее положение ротовых частей. Полагают, что в течение первых трех дней своей жизни молодая пчела-работница сама не берет мед из ячеек. В этот период для ее поведения характерны движения чистки и протягивания хоботка к другим пчелам за пищей. Большую часть времени она проводит или в ячейках, которые освободились от только что вышедших пчел и которые она вычищает, или, оставаясь более или менее неподвижной, вместе с другими пчелами обогревает расплод. С четвертого дня жизни молодая пчела уже сама достает мед из ячеек, хотя по-прежнему часто протягивает хоботок к другим пчелам. В это время она потребляет много пыльцы, которую берет из запасов семьи. Белки, содержащиеся в пыльце, абсолютно необходимы для полного развития гипофарингеальных желез, вырабатывающих личиночную пищу. Названные железы начинают функционировать обычно на пятый или шестой день жизни пчелы-работницы. До их функционирования она не в состоянии снабжать личинку соответствующей пищей. Роль кормилицы пчела выполняет до тех пор, пока не достигнет возраста 12 дней, когда ее железы становятся сильно редуцированными, а их секреция — весьма недостаточной. Тем временем у пчелы активизируются железы, выделяющие воск, и в возрасте около 12 дней она в состоянии начать

отстройку и починку сотов. Если условия погоды благоприятствуют, то примерно в тот же период жизни пчела совершает первый ориентировочный облет.

Вполне возможно, что стимулом, вызывающим первый вылет, служит накопление в прямой кишке пчелы непереваренных остатков. Во время ориентировочных облетов в жизни пчелы-работницы впервые приобретают значение органы зрения. Постепенно по многообразным зрительным впечатлениям она осваивается с положением своего улья в пространстве как относительно солнца, так и наземных ориентиров и тем самым подготавливается к полету за нектаром и пылью.

В возрасте между 12- и 21-м днем пчела-работница принимает нектар у приносящих его сборщиц, разносит его по ячейкам и затем превращает в мед путем удаления излишней влаги и добавления инвертазы, расщепляющей сахарозу на глюкозу и фруктозу. В этом возрасте пчела-работница также утрамбовывает мандибулами рыхло лежащие в ячейках комочки пыльцы, сброшенные туда возвратившимися с ношей пчелами-сборщицами. Кроме того, пчела-работница чистит гнездо, вытаскивает наружу всякий мусор, который скапливается на дне улья. Обычно молодая пчела-работница впервые вылетает в поле в возрасте трех недель. Некоторые из молодых сборщиц нектара между вылетами за пищей иногда охраняют вход в улей.

Последовательность разворачивания все новых, более сложных форм поведения, установленная на основании наблюдений за группами пчел-работниц одинакового возраста, отражает как бы усредненные фазы их жизнедеятельности. Сведения о поведении пчел-работниц значительно пополнились, когда стали проводить кругло-суточное наблюдение за отдельными пчелами на протяжении всей их жизни. Важное значение имело применение наблюдательного улья особого типа: пчелы строили в нем ячейки так, что своими продольными осями последние оказывались более или менее параллельными стеклянным стенкам (рис. 73). Это давало возможность смотреть в ячейки сбоку и получать точное представление о поведении пчелы-работницы, когда она всовывала голову в ячейку. Наблюдения за индивидуальным поведением пчел-работниц подтвердили существование связи между последовательностью выполняемых пчелами в улье функций и их возрастом. В то

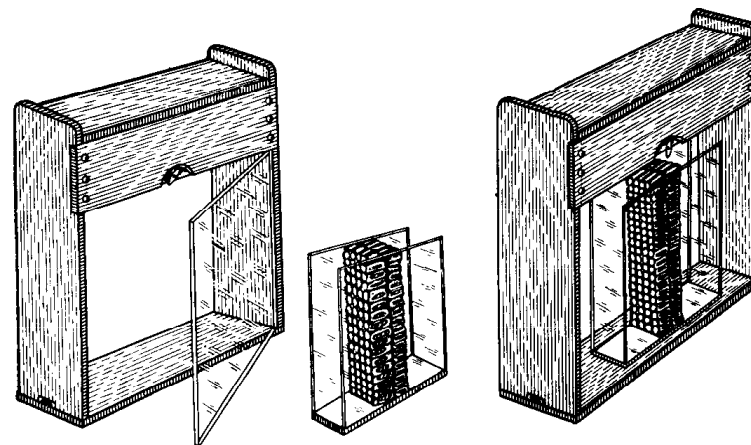
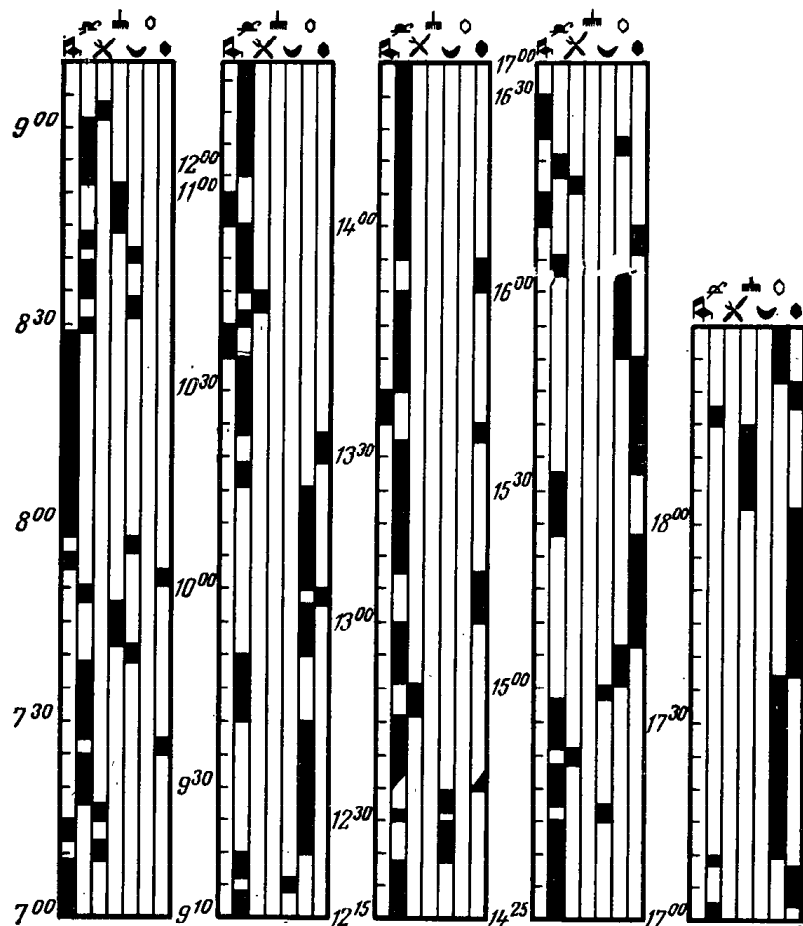


Рис. 73. Приспособление для наблюдения за манипуляциями пчел-работниц в ячейках.

Участок полуотстроенной вошины с открытым расплодом с удаленными наружными боковыми стенками краевых ячеек вставлялся между двумя укрепленными снизу на планке стеклами таким образом, чтобы стекло служило недостающей боковой стенкой краевым ячейкам. Сотик с расплодом в стеклянной оправе помещают в остекленный наблюдательный улей. Пчелы-работницы достраивали восковые стенки краевых ячеек (по Линдауэру).

же время было установлено, что такая последовательность очень пластична и что каждая отдельно взятая пчела-работница проявляет высокую степень приспособляемости к непосредственным потребностям пчелиной семьи. Оказалось, что в один и тот же период своей жизни пчела-работница может выполнять несколько различных функций, например кормление личинок и отстройку сотов. При исследовании таких пчел выяснилось, что гипофарингеальные железы могут функционировать одновременно с железами, выделяющими воск. Ульевая пчела недельного возраста с хорошо развитыми гипофарингеальными железами, обходя участок гнезда с расплодом и всовывая голову в ячейку, кормит каждую нуждающуюся в пище личинку, независимо от ее возраста. В недельном возрасте пчела-работница может также вычищать обнаруженные ею загрязненные ячейки (прежде предполагалось, что чистка ячеек совершается пчелами в возрасте до четырех дней), поправлять ячейки и в какой-то мере отстраивать соты. Одна из пчел-работниц чистила ячейки со дня своего появления по двадцать второй день жизни, кормила личинок с четвертого по двенадцатый день и отстраивала соты с



- Условные обозначения:
- ☐ Состояние покоя
 - ▨ Уход за личинками
 - ▤ Обход гнезда
 - ▥ Отстройка сотов
 - ▧ Поедание пыльцы
 - ▩ Запечатывание ячеек
 - Чистка ячеек

Рис. 74. Протокольная запись активности одной из пчел-работниц в течение восьмого дня ее жизни.

Выполняемые пчелой-работницей функции не ограничены кормлением личинок. Она участвует в отстройке сотов и даже чистке ячеек. В результате продолжительных обходов гнезда пчела-работница оказывается осведомленной о потребностях семьи (по Линдауэру).

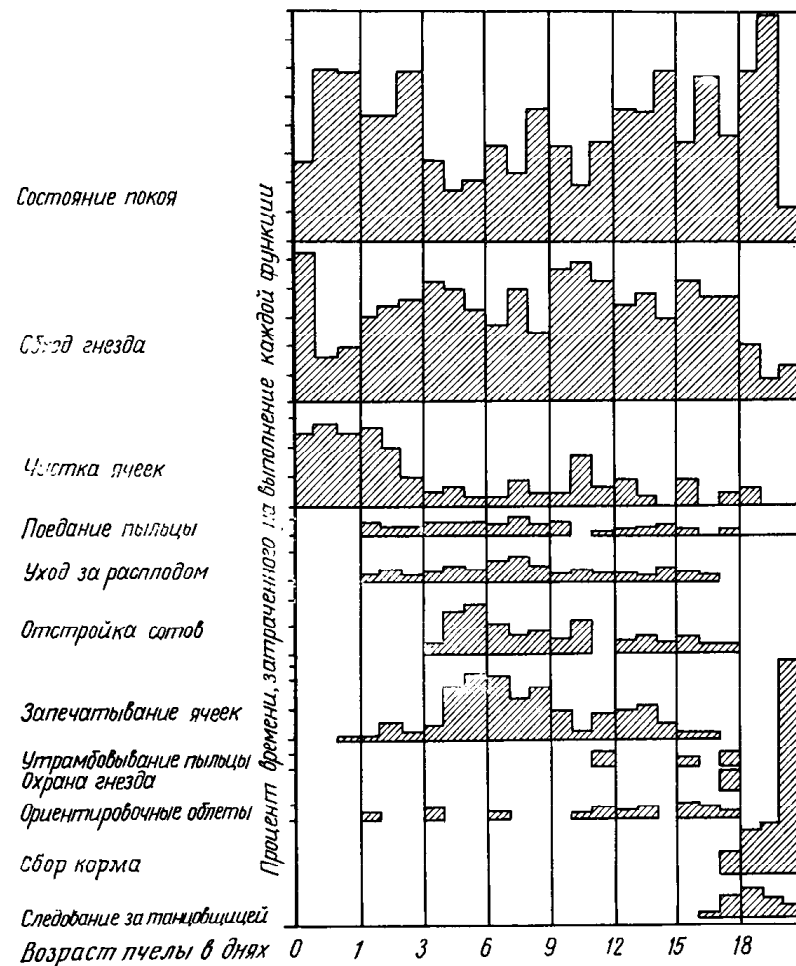


Рис. 75. Формы активности одной из пчел-работниц в течение всей ее жизни.

Последовательность выполнения функций (чистка ячеек, уход за расплодом, отстройка сотов, охрана гнезда, сбор корма) определяется возрастом; однако при необходимости каждая из этих функций может совершаться в иной период жизни пчелы-работницы. Из 177 часов наблюдения 69 часов 53 минуты пчела-работница казалась бездеятельной; 56 часов затратила на обход гнезда (по Линдауэру).

трехдневного возраста до трехнедельного. Эта пчела-работница по своему поведению не составляла исключения (рис. 74). Детальные наблюдения показали, что возрастные границы для функций кормления личинок, чистки ячеек и отстраивания сотов не строго определены, а весьма эластичны, подвижны.

В ульевой период своей жизни пчела-работница значительную часть времени затрачивает на осмотр всего гнезда (рис. 75). За обходом следует та или иная форма активности. Следовательно, форма поведения ульевой пчелы в каждый данный момент во многом зависит от характера тех обстоятельств, с которыми она сталкивается в гнезде. При этом у пчелы-работницы проявляется потребность активно отыскивать стимулы, на которые она может отозваться той или иной формой поведения в соответствии с ее физиологическим состоянием. Периоды, когда пчела-работница выполняет те или иные функции или беспокойно блуждает по гнезду, перемежаются на протяжении суток с периодами покоя. Если пчела не может приложить своего стремления к инстинктивной деятельности в улье, она вскоре превращается в сборщицу нектара или пыльцы.

Гормональные факторы, определяющие физиологическое состояние пчелы-работницы, продуцируются не только организмом самой пчелы, но могут передаваться ей от матки. Органическая кислота, секретлируемая мандибулярными железами матки, подавляет развитие яичников у пчел-работниц, а также отстройку маточников пчелами-строительницами. Маточное вещество действует на органы химического чувства (органы вкуса и обоняния). Действием, сходным с органической кислотой мандибулярных желез матки, обладает вещество, выделяемое ее кожными железами, которое воспринимается органами обоняния пчел-работниц.

Функции, выполняемые последними, зависят также от возрастного состава пчелиной семьи. Наблюдения над небольшой семьей, естественно сформировавшейся из очень молодых пчел-работниц, показали, что, несмотря на свой молодой возраст, пчелы были в состоянии выполнять все необходимые функции как в улье, так и в поле. Некоторые из этих пчел в возрасте всего нескольких дней начинали добывать в поле корм даже в тех случаях, когда в улье постоянно в избытке имелся доступный им сахарный сироп или мед, так что вылетать в поле их побуждал отнюдь не недостаток меда. Описаны случаи, когда двухдневные пчелы-работницы собирали пыльцу, 11-дневные добывали пыльцу и нектар, в то время как их сестры, вышедшие из ячеек в один с ними день, начинали добывать в поле корм в возрасте от 9 до 35 дней. Когда в пчелиной семье нет

молодых пчел-работниц соответствующего возраста, их функции внутри улья выполняют их соплеменницы старшего возраста. Эта особенность поведения пчел-работниц хорошо известна пчеловодам. Она дает им возможность контролировать роение. Пользуясь способностью пчел-сборщиц запоминать пространственное положение леткового отверстия улья, пчеловоды относят улей с пчелами на некоторое расстояние, а на его место ставят другой с сотами, причем леток располагают так же, как и у прежнего. Пчелы-сборщицы влетают в новый улей и не пытаются разыскивать старый. Этим приемом пчеловоды отделяют сборщиц, т. е. старших пчел семьи, от их более молодых, ульевых соплеменниц; обеим группам подставляют молодой расплод. В подобных условиях пчелы-работницы в возрасте более сорока дней кормили матку и расплод, вычищали ячейки, т. е. выполняли функции, обычно свойственные одно-трехдневным пчелам, одновременно они секретировали воск и отстраивали соты, а также летали за нектаром. Следовательно, молодые пчелы-работницы в возрасте нескольких дней в состоянии добывать корм, а их соплеменницы старшего возраста могут секретировать воск, отстраивать соты и кормить личинок, если это необходимо для благосостояния пчелиной семьи. Нет сомнения, что пчелы-работницы старшего возраста выполняют функции внутри улья далеко не столь успешно, как особи той возрастной группы, которым они свойственны. В частности, гипофарингеальные и другие железы пчел-работниц с возрастом в значительной степени атрофируются и, вероятно, не могут регенерировать в полной мере.

ОБУЧЕНИЕ

Отношение рабочей особи медоносной пчелы к явлениям окружающего мира определяется не только возможностями ее органов чувств и ее внутренним состоянием, но также ее жизненным опытом. Одни явления вызывают определенную реакцию пчелы при первой встрече с ними, тогда как способность отвечать такой же реакцией на другие явления приобретает ее постепенно. Если нанести пчеле на лапку раствор сахара (сахарозы), тут же последует врожденный рефлекс расправления хоботка. Можно подобрать нейтральное ароматическое вещество, на которое пчела не отвечает

никаким видимым движением. Если насыщать его запахом атмосферу около пчелы при одновременном нанесении ей на лапку раствора сахарозы, за которым следует рефлекс расправления хоботка, и повторять эту процедуру несколько раз, пчела начинает расправлять хоботок при одном только появлении запаха. Расправление хоботка на запах называют *условным рефлексом*, запах — условным раздражителем (или стимулом), расправление хоботка на раствор сахарозы — безусловным (врожденным) рефлексом, а сам раствор сахарозы — безусловным раздражителем. При выработке условного рефлекса первоначально нейтральный стимул становится сигналом безусловного раздражителя. Между ними возникает ассоциация, т. е. связь. Поэтому процесс формирования такой связи получил название *ассоциативного обучения*. Условный рефлекс расправления хоботка на запах — пример пассивного обучения, где экспериментатор вызывает желаемый ответ при помощи рефлекса и дает условный стимул по заранее составленному расписанию. Действия пчелы ограничены в данной обстановке. Она должна расправлять хоботок каждый раз, когда условный стимул сочетается с безусловным. Экспериментатор сам определяет, какие взять воздействующие стимулы и какие использовать ответные реакции.

Более сложная форма ассоциативного обучения наблюдается у пчелы-работницы при добывании ею корма. Для пчелы-сборщицы раствор естественных сахаров служит безусловным стимулом набирания его в медовый зобик и последующего переноса в гнездо. Подобно ульевои пчеле-работнице, сборщица нектара активно стремится удовлетворить проснувшуюся в ней инстинктивную потребность добывания корма. Радиус полетов ее под влиянием этой потребности может достигать нескольких километров. В природе раствор сахаров, доступный пчелам, выделяется цветками растений в виде нектара. В поисках нектара пчела подлетает к цветкам, как бы заранее зная, что именно здесь ее ждет успех. Доказано, что безусловными, врожденными стимулами реакции приближения пчелы к цветку являются некоторые цветовые тона, в особенности синие и желтые, цветочные запахи, а также форма цветка с сильной расчлененностью, изрезанностью контура. Именно в связи с реакцией приближения пчелы к возможным

источникам корма и выявилась особая форма ассоциативного обучения.

В условиях эксперимента нектар заменяют раствором тростникового или свекловичного сахара, цветок — стеклянной кормушкой, форму цветка — геометрическим рисунком, окраску венчика цветка — цветной карточкой, которую подкладывают под кормушку. В противоположность рефлексу расправления хоботка, реакция приближения не может быть навязана пчеле. Изучение реакций, которые находятся под собственным контролем животного, позволяет полнее выявить стимулы, вызывающие такие реакции в естественных условиях. Пчеле предоставляют возможность выбора безусловных стимулов, вызывающих реакцию приближения, причем выбор определенного стимула вознаграждается. Оказалось, что если два безусловных стимула, вызывающих приближение пчелы, предлагать одновременно и при этом противопоставлять один другому, сопровождая лишь один дачей сиропа, то постепенно степень их привлекательности для нее изменится. Действие стимулов, в окружении которых пчела находит сироп, усиливается. А те первоначально привлекательные стимулы, которые оказываются не связанными с кормом, со временем утрачивают значение примет последнего и перестают вызывать реакцию приближения. Реакция приближения подчинена центральному акту — набиранию корма, и вызывать ее у опытной пчелы-сборщицы будут стимулы, действительно сигнализирующие присутствие корма.

Специальные наблюдения были проведены для того, чтобы выяснить, в какой промежуток времени происходит в таких случаях обучение: во время ли набирания пчелой сиропа или раньше, при ее приближении к источнику корма. При исследованиях применяли цветные карточки (Опфингер, 1931). Кормушку ставили на стекло, закрепленное углами в корковых пробках на высоте 7 мм от стола. Под стекло подкладывали одну под другую три карточки размером 12×12 см, которые можно было вынимать с помощью шпурка. Верхнюю синюю карточку убирали, когда пчела начинала набирать сироп, среднюю белую — в момент окончания этого акта. Улетела же пчела с желтого фона оставшейся третьей карточки. К прилету пчелы на кормовой столик выставляли четыре стекла: два синих, каждый с кормушкой, наполненной сиропом, и два серых или цветных, но не совпадающих по тону с первыми двумя, без сиропа. В контрольном опыте предлагали четыре цвета: синий, белый, желтый и какой-либо нейтральный; при этом корма нигде не было. В контрольном опыте, поставленном как после первого посещения кормового столика, так и позднее, пчелы избирали синий цвет, т. е. тот, который видели, когда подлетали к кормушке. В данном слу-

чае пищи, играющая роль вознаграждения, ассоциируется с цветом, который воздействует на пчелу в то время, когда вознаграждения еще нет. Связь образуется, по-видимому, между следами, сохраняющимися в мозге от сигналов о цвете со сложных глаз, и сигналами, поступающими в мозг от органов вкуса при набирании пищи.

В отличие от условного рефлекса вид обучения, где стимул (цветовой тон) и ответ (приближение) предшествуют вознаграждению (набирание сиропа), носит название *обучения по способу проб и ошибок*. Пчелы-работницы в состоянии запоминать наряду с цветом аромат у источника корма, а также условия влажности и температуры. В экспериментах, где пчел вынуждали добираться до корма путем их передвижения по вертикальной или наклонной поверхности, выяснилось, что они запоминают угол между вертикалью и направлением своего движения (ранее отмечалось значение обучения для определения пчелой направления полета по наземным ориентирам и солнцу).

Обучение не всегда связано с вознаграждением. Когда молодые пчелы-работницы в ориентировочных облетах постепенно знакомятся с положением улья относительно окружающих предметов, они не получают вознаграждения. Приобретенная ими детальная информация используется не сразу. Но впоследствии, иногда спустя несколько дней, сохранившись в памяти пчелы, она оказывает влияние на поведение. Поскольку нейтральные стимулы запоминаются пчелой в ориентировочном облете без непосредственного вознаграждения, такое обучение называется *латентным*, т. е. скрытым.

В экспериментах с простыми зрительными моделями обнаружилась способность пчелы-работницы к обобщению, позволяющая ей осуществлять целесообразную реакцию в новой обстановке без предварительных проб и ошибок.

Так, пчелы-работницы, обученные выбирать пестрый квадрат из четырех карточек двух цветов среди аналогичных, но однотонных квадратов тех же двух цветов, впоследствии при изменении цвета карточек предпочитали однотонным квадратам двухцветные (рис. 76). В процессе выработки условного рефлекса на сочетание двух конкретных тонов у пчел возник еще и положительный обобщенный образ двухцветности, пестроты.

Необходимой предпосылкой для использования жизненного опыта является память. В этом отношении рабочие особи медоносной пчелы стоят не ниже млекопи-

тающих. Пчелы-работницы в состоянии посещать разные кормовые столики в разное время дня. В том случае, когда корм им предлагают в определенные часы несколько раз в течение дня в постоянном месте, они прилетают в те часы, когда смогут найти корм, запоминая до шести различных промежутков времени. После перестановки улья работницы помнят прежнее место до 12 дней, а при температуре 0—4°С — до 30 дней. Кормовые площадки, цвет, форму, запах, непосредственное окружение которых пчелы запоминают в 2—4 прилета, удерживаются в их памяти 6—8 дней, а в холодную погоду — даже месяцами. Запахи работницы помнят дольше, чем окраску, когда этими двумя признаками надеются кормовую площадку; да и запоминаются запахи быстрее (рис. 77). Но запахи, действующие как репелленты, т. е. отпугивающие вещества, пчела-работница не в состоянии связывать с кормом.

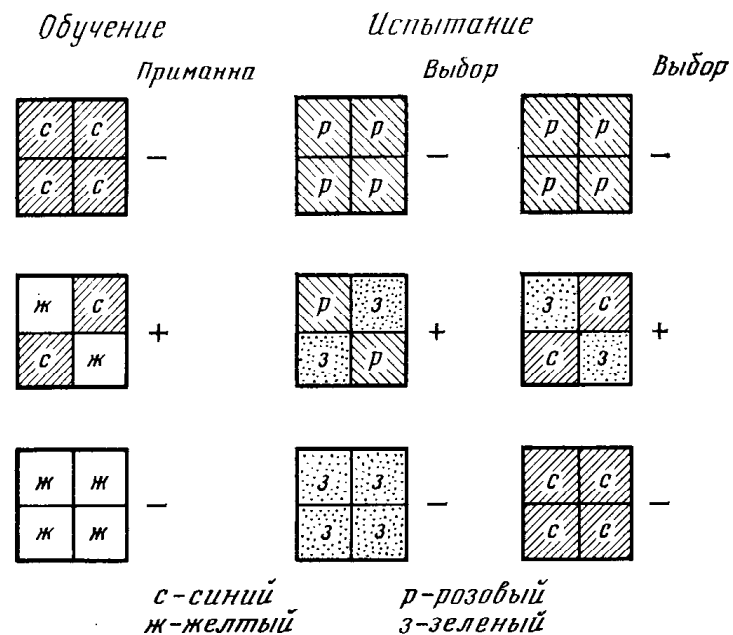


Рис. 76. Один из экспериментов Г. А. Мазохина-Поршнякова, демонстрирующий способность пчел-работниц обобщать зрительные стимулы.

Пчелы, обученные искать приманку на пестром квадрате, составленном из двух желтых и двух синих квадратных карточек, расположенных по диагонали, впоследствии выбрали (помечено знаком «+») двухцветный квадрат среди одноцветных даже в тех случаях, когда комбинируемые цвета были изменены (знак «—» указывает на отсутствие реакции).

ФОРМЫ ВЗАИМОСВЯЗИ В ПЧЕЛИНОЙ СЕМЬЕ

Для согласования в пчелином сообществе разделения труда нет надобности в специальном координирующем центре. Формы активности каждого индивида predeterminedены его наследственностью. Загрязненная ячейка для пчелы-работницы служит стимулом к ее вычищению. Нуждающаяся в пище личинка — стимул к ее кормлению для пчелы с активными гипофарингеальными железами, т. е. в возрасте не менее трех дней; при этом личинкам разных стад питания поставляется неодинаковое. Вполне развитая личинка — стимул для запечатывания ячейки. Необходимый для строительной деятельности воск лучше всего секретруется восковыми железами пчелы-работницы с восьмого по восемнадцатый день ее жизни. Таким образом, пчелы-работницы удовлетворяют те потребности пчелиной семьи, которые служат безусловными стимулами их врожденного поведения.

Время проявления разных форм поведения определяется физиологическим состоянием пчел и окружающей их обстановкой. Каждая пчела-работница сама отыскивает соответствующие стимулы, т. е. сама информирует себя о потребностях сообщества, и действует в любой обстановке как его представитель, в меру своих возможностей.

Если разделение труда в пчелиной семье является автоматическим результатом самостоятельной активности тысяч пчел-работниц, то для других целей они вступают в определенные взаимоотношения друг с другом.

Общность запаха. Основная предпосылка существования пчелиной семьи состоит в том, что пчелы-работницы не покидают ее, возвращаясь после кратковременных вылетов в родное гнездо. Индивиды других семей нетерпимы в данной семье. «Удостоверением», которое должно быть предъявлено каждой пчелой, входящей в улей, служит специфический запах этой семьи, удерживающийся в опушении пчелы. Запах семьи сложный. Он складывается из запахов нектара и пыльцы, собранных пчелами семьи. Если в конце лета для обеспечения пчелиных семей дополнительными запасами корма на зиму подкармливать их сиропом, которому искусственно придан аромат, например, перечной мяты, то всем пчелиным семьям будет сообщен один запах, и сторожа не смогут

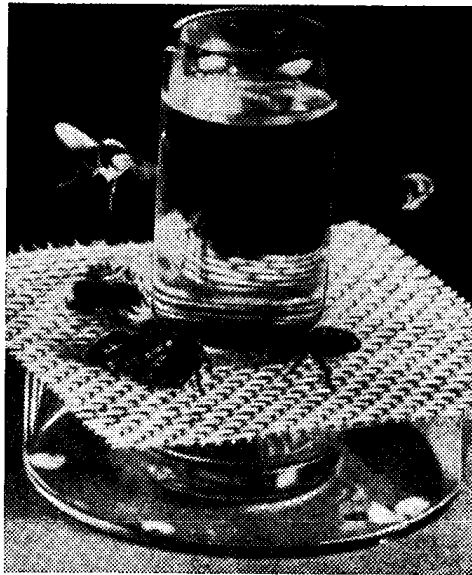
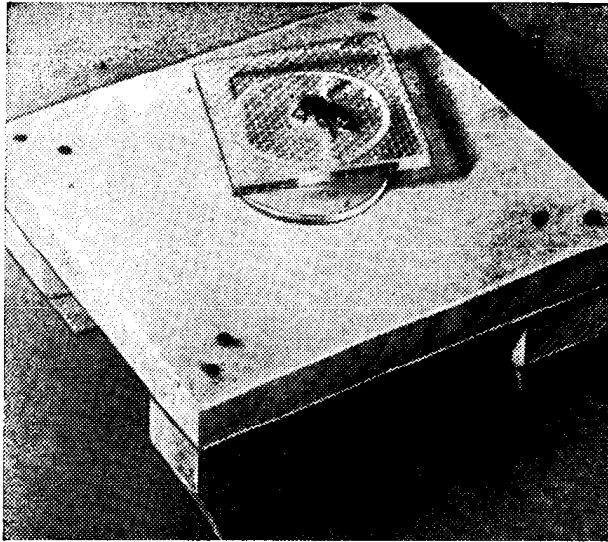


Рис. 77. Приспособление для придания источнику корма определенного аромата.

На деревянной подставочке чашка Петри с пахучим веществом. Аромат исходит через отверстие в стеклянной крышке. Алюминиевая сетка предотвращает проникновение пчелы-работницы в чашку (вверху). Кормушку ставят на сетку (внизу).

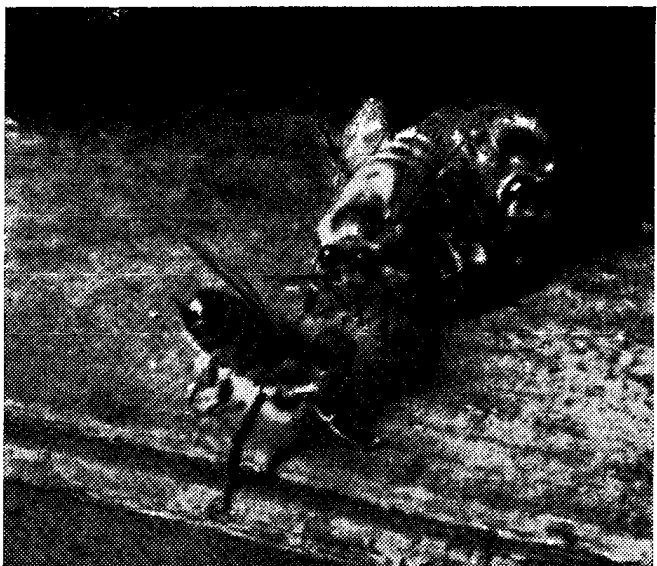


Рис. 78. В ответ на механическое раздражение (сдавливание спинки) пчела подает ароматический сигнал об опасности.

отличить обитателей своих ульев от посторонних. В специфический запах пчелиной семьи, возможно, входит составной частью и запах матки, поскольку пчелу-работницу из безматочной семьи другая пчелиная семья принимает.

Феромоны. Для существования пчелиной семьи крайне важно, что каждая пчела, заметив опасность, прежде чем вступить в борьбу, подает сигнал тревоги, который быстро передается от одной пчелы к другой. Наблюдать подобную систему сигнализации в действии лучше всего к вечеру или в холодный день, когда у летка остаются единичные сторожевые пчелы. Если надавить на спинку такой пчелы, она тут же поднимет кончик брюшка, обнажит жалоносный аппарат, и тогда между волосками мягкой перепонки, соединяющей продолговатые пластинки жала, начнет проступать жидкость, запах которой и служит сигналом тревоги (рис. 78). Иногда эта жидкость собирается в капельку на конце жала (запах, поднимающий тревогу, не идентичен запаху яда). Побегав в этой позе перед летком, пчела затем устремляется в

улей и вскоре из него высыпает масса пчел-работниц, готовых к нападению. Нападению подвергаются темные подвижные предметы, особенно с шершавой или ворсистой поверхностью. Такая удивительно быстрая отзывчивость пчелиного сообщества на сигнал об опасности, полученный всего-навсего от одного его индивида, достойна восхищения. Здесь проявляется существенная черта общественного образа жизни: для проявления некоторых врожденных форм поведения вовсе не обязательно каждому индивиду самому сталкиваться с безусловным раздражителем этой поведенческой реакции — достаточно сигнала о наличии его от другого индивида.

Насонова железа и железа в основании жалоносного аппарата, запах секрета которой воспринимается пчелами как сигнал тревоги, представляют собой экзокринные железы. В отличие от эндокринных желез (внутренней секреции), продукты которых (гормоны), выделяемые во внутреннюю среду организма, осуществляют регуляцию и координацию функций других органов и тканей, экзокринные железы выделяют свои продукты в проток, ведущий на поверхность тела. Вещества, вырабатываемые экзокринными железами, получили название *феромонов*. Попадая во внешнюю среду, феромоны влияют на поведение других особей того же вида. Известно, что информация может передаваться от одного животного к другому посредством зрительных и слуховых воздействий; феромоны же представляют собой средство передачи сообщений путем воздействия на органы обоняния или вкуса (хемотрепторы).

Феромоны выделяются не только пчелами-работницами, но и маткой, в основном ее мандибулярными железами. Но если феромоны пчелы-работницы воздействуют через хемотрепторы на центральную нервную систему другой соплеменницы и вызывают немедленную поведенческую реакцию последней, то феромоны матки обладают более медленным действием и вызывают у пчел-работниц цепь физиологических явлений, приводящих к подавлению у них развития яичников. Благодаря тому, что матка свободно передвигается по сотам в области ячеек с расплодом, она обходит практически всех находящихся там молодых пчел-работниц. Возможность периодически ощущать своими антеннами маточные феромоны создает пчелам-работницам необходимый фон для их нормальной деятельности.

Пищевые контакты. В пчелином сообществе широко распространены пищевые контакты между его индивидами. В ответ на вытягивание хоботка одной пчелой другая отрывает каплю пищи. Обе врожденные формы поведения — «просить» корм у пчелы-работницы своей семьи и в свою очередь отрывать его, когда «просят» другие, — свойственны пчелам-работницам с первого дня жизни.

На основании следующего опыта можно судить, какое место занимает эта форма взаимосвязи в жизни пчелиной семьи. Шести пчелам-сборщицам дали возможность собрать 20 мл раствора сахара, содержащего радиоактивный фосфор. Через 4 ч 62% сборщиц и 16—21% всех пчел-работниц данной семьи, насчитывавшей 25 500 особей, были радиоактивны. По истечении 48 ч были радиоактивны все личинки.

Первые передачи пчелой-разведчицей ульевым пчелам найденного ею в поле и собранного нектара информируют пчелиную семью о наличии в окрестностях улья корма, его качестве и о том, на цветках с каким ароматом его следует искать.

Влияние информации последнего рода на поведение лётных пчел по отношению к растениям разных видов особенно эффектно показывает опыт, проведенный в местности, где в естественном травяном покрове много цикламенов, а в усадьбах широко распространены флоксы. На кормовом столике пчелам-сборщицам предлагают небольшой букетик цикламенов. Предварительно на каждый цветок наносят по капле сиропа. Вскоре дикорастущие цикламены, как и неподслащенные букеты из них, начинают привлекать множество пчел-работниц. В то же самое время к флоксам пчелы-работницы не проявляют ни малейшего интереса. Если же теперь заменить цикламены на кормовом столике букетиком флоксов, наполнив перед тем трубочки его венчиков сиропом, то уже спустя несколько минут картина меняется. Пчелы, обычно никогда не посещающие флоксов вследствие недоступности для них нектара этого растения, находящегося на дне слишком длинной трубки венчика его цветка, теперь летят только на флоксы, как бы вовсе не замечая цикламенов.

Аромат нектара. Аромат посещенных пчелой-сборщицей цветков исходит как принесенный и раздаваемый ею в гнезде нектар, так и она сама. Опушение пчелы из многочисленных тонких хитиновых волосков прекрасно приспособлено для впитывания цветочных ароматов. Последние удерживаются на пчеле лучше, чем на стекле, металле, вате; даже внешний покров других насекомых уступает в этом отношении покрову пчелы-работницы. Если искусственно придать сиропу и опушению пчелы разный запах, то можно выяснить, что важнее в ка-

честве средства информации: аромат ли нектара или же благоухание самой пчелы.

Если, например, предложить пчелам-работницам псевдалеке от их улья на кормовом столике сироп, настоенный на цветках флокса, но при этом поставить пчел в такие условия, что набрать сироп с ароматом флокса они смогли бы не иначе, как только взобравшись на цветки цикламена (рис. 79), то в таком случае пчелы-работницы, вылетевшие по сигналу подопытных сборщиц, будут посещать и флоксы и цикламены. Если же, однако, увеличить расстояние от улья до кормового столика, например до 600 м, то главное значение приобретает запах нектара, в данном случае флоксов. Новички устремляются теперь преимущественно на флоксы. Запах последних не может улечься при транспортировке нектара в медовом зобике, тогда как аромат, передавшийся от цветков цикламена опушению пчелы, за время ее дальнего полета в какой-то степени выветривается.

В отличие от сборщиц нектара у пчел-работниц, приносящих в гнездо цветочную пыльцу в виде двух пыльцевых комочков, укрепленных в корзиночке голени на каждой задней ноге, именно душистая обножка служит средством информации о виде посещенных ими растений. Обладательница обножек не спешит выложить их из корзиночек в подходящую для хранения белкового корма ячейку, но задерживается среди своих соплеменниц, и последним предоставляется возможность воспринять и хорошенько запомнить своеобразие аромата принесенной пыльцы. Аромат пыльцы и лепестков цветка заметно различается. Следующие опыты доказывают, что сигнальное значение имеет аромат пыльцы, а не лепестков, хотя последний, несомненно, передался опушению сборщицы пыльцы, когда она находилась в цветках.

Одну группу пчел-работниц приучают добывать пыльцу в цветках колокольчика, а другую — в цветках шиповника, причем их букеты помещают на разные кормовые столики, изрядно удаленные друг от друга. По прошествии некоторого времени оба букета убирают, и лет пчел прекращается. После перерыва на тот же сто-

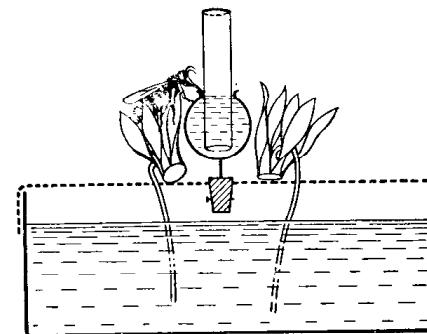


Рис. 79. Пчела набирает настоящий на цветках флокса сахарный сироп, взобравшись на цветки цикламена (по Фришу).

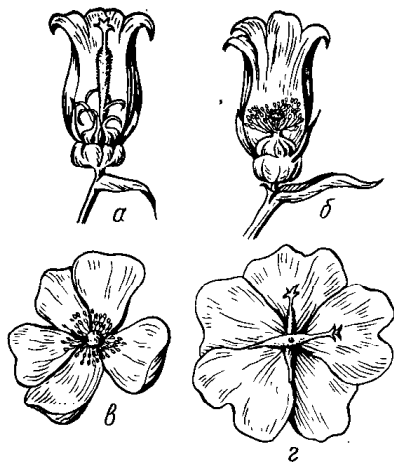


Рис. 80. Опыт с замещением тычинок в цветках одного вида растения тычинками другого вида:

a — цветок колокольчика; *б* — цветок колокольчика с тычинками шиповника; *в* — цветок шиповника; *г* — цветок шиповника с двумя пестиками колокольчика, обсыпанный пылью последнего (по Фрэншу).

Танец пчел-сборщиц. Иногда пчела-сборщица, еще не успев войти в улей, передает доставленный ею нектар пчелам-работницам, встретившим ее на прилётной доске. Одновременно принимающие нектар 4—5 пчел стоят перед ней веером, устремив вытянутые хоботки в отрываемую ею из медового зобика каплю. Через 20—30 с передача корма внезапно прекращается резким поспешным поворотом сборщицы брюшком к пчелам — приемщицам нектара. Быстрыми, мелкими шажками устремляется она по прилётной доске в направлении, откуда прилетела с нектаром, нашедшим такой повышенный спрос в ее семье, но вдруг, как бы спохватившись, возвращается назад, затем опять повторяет своеобразный бег в том же направлении и снова возвращается, как будто ее что-то удерживает, и она не решается улететь. Между тем приемщицы нектара не спешат уходить в гнездо — сборщица продолжает оставаться в центре их внимания. Но теперь их интересуют ее движения, и, раздавшись вширь, они располагаются вокруг нее. Одни из них выглядят пассивными зрителями, другие пытаются следовать за пчелой-сборщицей. Внимательно приглядевшись

лик, где прежде были обычные колокольчики, выставляют такие цветки колокольчика, из которых удалены тычинки и пестик, а на их место вложены тычинки шиповника (рис. 80). Первая пчела, прилетевшая к столику, найдя на привычном месте цветки колокольчика, собирает подменную пыльцу. Однако по возвращении в улей ее окружают соплеменницы не из ее группы, а те, что прежде собирали пыльцу шиповника. Появление в улье запаха шиповника служит для них сигналом к вылету. И они летят к столику, где собирали пыльцу шиповника и местоположение которого освоили в предыдущих полетах. Но, увы... их столик пуст. Подобный же результат получается и при замене тычинок в цветках шиповника пестиками из цветков колокольчика с налипшей на их столбики пылью.

к последней, можно заметить, что во время пробегов по прямой линии она вся дрожит, причем всего сильнее колеблется из стороны в сторону самый кончик ее брюшка. К нему и протягивают приемщицы нектара свои антенны. Сделав несколько таких пробегов с виляниями в правильном ритме и под одним углом к солнцу, сборщица нектара теперь сама обращается за кормом к одной из приемщиц и, получив его и почистив хоботок и глаза, взмывает ввысь. Особенно красивое зрелище предстает перед глазами наблюдателя, когда вышеописанные ритмичные движения, получившие название *танца*, совершает сборщица пыльцы с полными корзиночками цветной обножки. Частота виляний во время пробегов в танцах постоянна и составляет 13 полных циклов в 1 с. Закончив первый пробег, танцующая пчела тут же возвращается точно на то место «танцевальной площадки», где она его начинала, и, заняв исходную позицию, повторяет пробег в прежнем направлении.

Фазу танца, во время которой пчела возвращается в исходную позицию перед очередным пробегом, называют поворотом. Поскольку пробеги в танце невелики и редко превышают длину тела самой пчелы-работницы более чем вдвое, танцовщице для возвращения в начальный пункт нет надобности преодолевать значительное расстояние по окружности, как это часто изображают авторы популярных очерков. Поворачиваясь, пчела движется наподобие стрелки часов. Но в отличие от часовой стрелки ось вращения танцовщицы, проходящая вблизи ее головного конца, не фиксирована, а слегка перемещается, описывая кривую малого радиуса. Иными словами, танцовщица осуществляет поворот в результате сложного движения, состоящего из двух простых: вращательного и поступательного. Точки поверхности головы, спинки и брюшка танцовщицы описывают при ее повороте разные траектории. На рисунке 81 в качестве геометрического образа танцовщицы взята ее продольная ось.

Чем короче пробег, тем слабее проявляется в следующем за ним повороте поступательное движение и тем меньше площади требуется для танца. Танец с хорошо выраженным пробегом получил название *восьмерочного* (рис. 81, А). Ему противопоставляют *круговой* танец, в котором преобладает вращательное движение, пробег же ничтожно мал, а площадь танца минимальна (рис. 81, Б). Повороты по часовой стрелке чередуются в танце с поворотами в противоположном направлении. Один полный цикл танца складывается из трех элементов: поворота влево, пробега и поворота вправо.

Обычно танец совершается пчелами-сборщицами в гнезде на сотах и, стало быть, в темноте. Если изолиро-

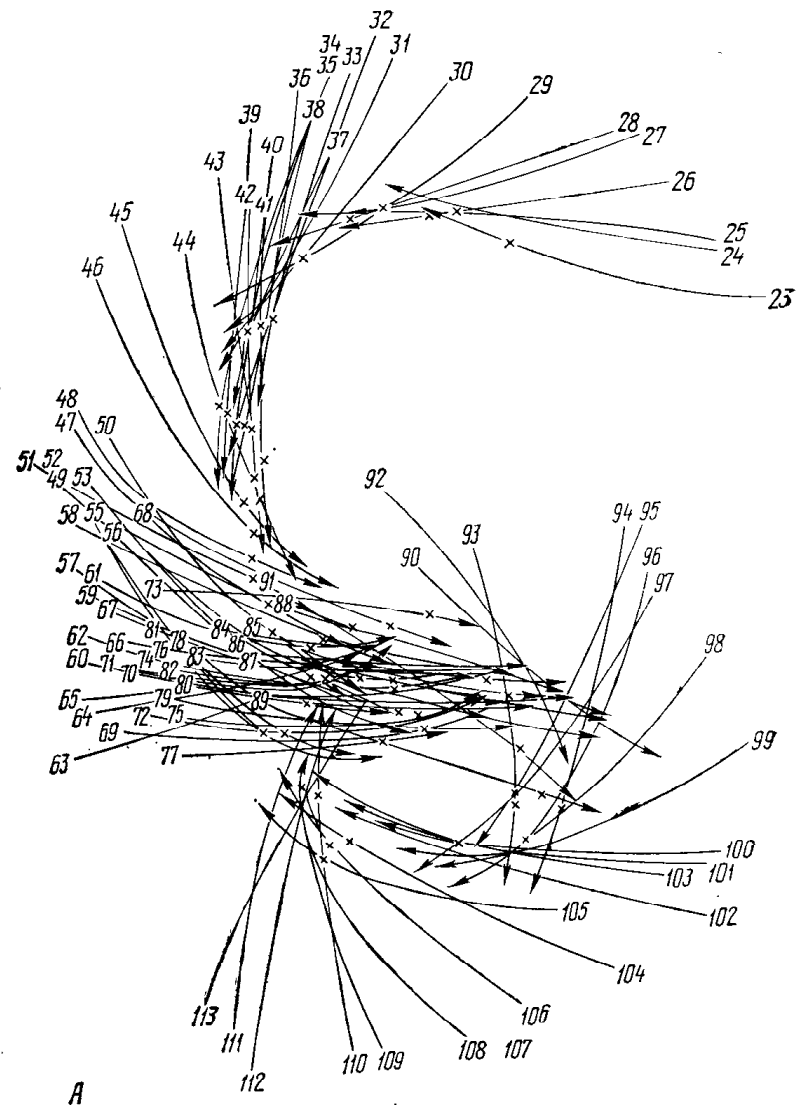
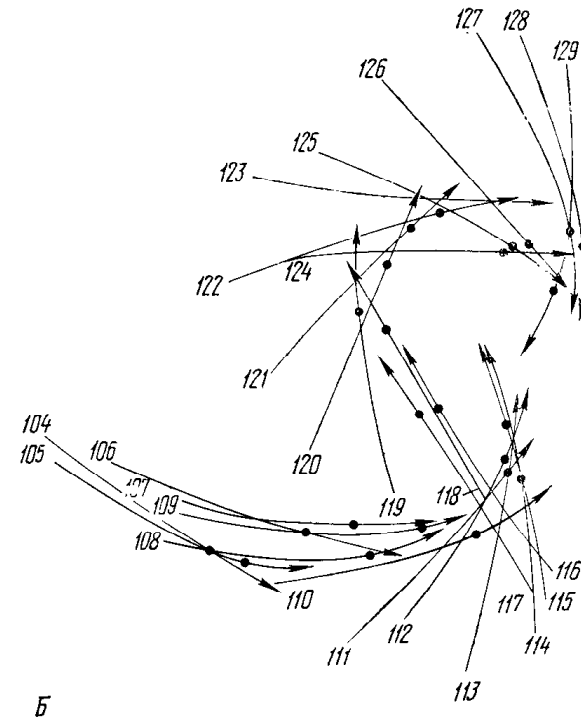


Рис. 81. Танец пчелы на соте в гнезде (фрагмент). Последовательные положения продольной оси тела танцующей пчелы через равные промежутки времени:
А — восьмерочный танец: поворот влево (23—46), прямолинейный пробег с видениями (47—89), поворот вправо (90—113); источник корма в 700 м от гнезда;

вать наблюдательный улей от попадания в него солнечных лучей (установив его в темном помещении и сделав вывод леткового отверстия наружу с помощью коридорчика), то при красном свете можно убедиться, что и на сотах направление каждого последующего пробега сборщицы в танце совпадает с первым.

Когда пчела-сборщица движется под постоянным углом к солнцу на прилетной доске, она ориентируется по солнцу или по направлению поляризации рассеянного света. На вертикальной же поверхности сотов впотьмах ориентировка по зрению исключена. Выдержать одно направление в этих условиях пчеле-сборщице позволяют органы гравитационного чувства. Ее голова и брюшко, подвижно сочлененные с грудным отделом, под действием силы тяжести стремятся занять положение равнове-



Б — круговой танец: поворот влево (104—115), прямолинейный пробег (116—118), поворот вправо (119—129); источник корма в 5 м от гнезда.
 Обратите внимание, что площадь кругового танца значительно меньше площади восьмерочного танца. Чертеж воспроизводит танцы, заснятые на киноленту (увеличено; чертеж автора).

сия, подобно тому как маятник при отклонении его внешней силой около точки подвеса стремится вернуться в вертикальное положение. В зависимости от положения пчелы на вертикальном соте разные участки поверхности сочленения в области шеи и брюшного стебелька будут испытывать разное давление. Последнее воспринимается находящимися здесь чувствительными зонами органов гравитационного чувства (см. рис. 58). Каждому положению пчелы на вертикальной или наклонной поверхности соответствует свое особое распределение давления среди многочисленных осязательных волосков, образующих чувствительные зоны.

Если находящийся в темном помещении наблюдательный улей при красном свете повернуть так, чтобы сот расположился в горизонтальной плоскости, органы гравитационного чувства перестанут служить пчеле измерительным прибором. В каком бы направлении ни двигалась пчела по горизонтальной поверхности, распределение давления в области шеи и брюшного стебелька останется неизменным. Хорошо ориентируясь в темноте на вертикальных сотах, пчела утрачивает эту способность на горизонтальной поверхности, так как изменение направления движения больше не отражается на сигнализации от органов чувств. На горизонтальной поверхности пчеле для ориентировки необходим свет. А без света пчела-сборщица хотя и продолжает повторять пробеги с виляниями, но специфическая особенность всей совокупности последовательных пробегов — постоянство их направления — утрачивается: теперь что ни пробег, то новое направление. Но стоит лучам света упасть на горизонтальный сот, как восстанавливается правильный танец.

Упорядоченный, с единым направлением всех пробегов танец легко получить на горизонтальном соте, если стоящий под открытым небом наблюдательный улей, заселенный небольшой пчелиной семьей, положить плашмя (над сотом оставляют одну стеклянную дверцу). Если кормовой столик, посещаемый танцующей пчелой, находится к западу от улья, а солнце светит с юга, то лететь к столику по прямому курсу пчеле удастся в силу того, что на протяжении всего полета она стремится удержаться в таком положении, чтобы солнце сильнее всего освещало тот омматидий левого глаза, который составляет прямой угол с продольной осью тела пчелы.

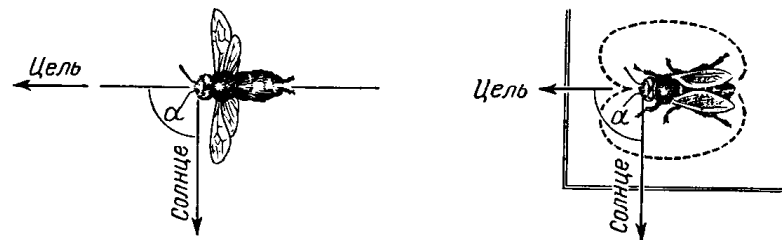


Рис. 82. Направление прямолинейного пробега в танце на горизонтальной поверхности (справа) совпадает с направлением предшествовавшего полета танцовщицы к источнику корма (по Фришу).

Благодаря этому линия полета пчелы образует с направлением от улья к солнцу прямой угол (90°); иными словами, пчела располагается продольной осью своего тела правее солнца на 90° . Точно так же встанет пчела на освещенном горизонтальном соте по отношению к солнцу перед началом пробега (рис. 82). Ее пробег с виляниями укажет поэтому на запад. Когда же улью будет возвращено его нормальное, вертикальное положение, и притом так, чтобы к югу, т. е. к солнцу, сот был обращен той стороной, где пчела-сборщица передает корм и танцует, значение солнца для нее как единственного ориентира во время танца полностью сохраняется. Во время пробега она займет положение на 90° правее солнца, т. е. снова укажет на запад (во время пробега, направленного в восточную сторону, пчела тоже двигалась бы под прямым углом к солнцу, однако не правее его, а левее). Примечательно, что на вертикальном соте пчела освещается солнцем не сбоку, как в полете, а со спинной стороны. Вследствие этого максимальное освещение получают иные омматидии. Боковой омматидий левого глаза, служивший пчеле при полете компасной стрелкой, указывавшей на солнце, на вертикальном соте как бы передает свою функцию омматидию на верхней стороне того же глаза.

У каждого омматидия есть свой напарник. Совершая пробег, танцовщица становится на соте так, чтобы наибольшее количество света попадало именно в соответствующий омматидий-напарник.

При полете к постоянной цели пчела-сборщица руководствуется движущимся ориентиром — солнцем, характер перемещения которого она освоила на опыте и благодаря чувству времени и памяти может запомнить его

положение на небосводе в любое время суток. Если со времени предыдущего вылета пчелы за кормом, например, в западном направлении, прошло полчаса, то, выйдя из улья для нового полета, она встает по отношению к солнцу не так, как прежде, а под углом меньше первого на столько угловых градусов, на сколько сместилось солнце к западу за эти полчаса (в среднем на $7,5^\circ$, для умеренной зоны). Вследствие изменения угла линии полета по отношению к солнцу в точном соответствии с угловой скоростью перемещения солнца направление полета пчелы в отношении стран света остается одним и тем же. Точно так же остается неизменным и направление прямолинейного пробега на освещенном горизонтальном соте. Но когда пчела возвращается с кормом в темный улей с вертикальными сотами, она не в состоянии более ориентировать свои движения по солнцу. Выбрать направление прямолинейного пробега в танце она здесь может благодаря гравитационному чувству. И хотя направление полета за кормом определялось без участия органов гравитации, направление прямолинейных пробега в темноте на вертикальной поверхности обнаруживает явную зависимость от положения источника корма.

Две системы органов чувств — зрительная и гравитационная, контролирующая направление движения пчелы, одна на свету, а другая в темноте на вертикальной поверхности, — оказываются взаимосвязанными. Каждому углу падения солнечных лучей на сложный глаз пчелы во время ее полета за кормом соответствует свое, особое направление прямолинейного пробега в гравитационном поле. За полетом пчелы-работницы в направлении к солнцу автоматически следует пробег на соте прямо вверх. Подобно тому как на свету перед взлетом пчела для определения полета постоянно как бы измеряет угол от направления к солнцу, принимая его за начало отсчета, в гравитационном поле в темноте нулевой линией ей служит направление вертикально вверх, т. е. диаметрально противоположное направлению силы земного притяжения. При кормовом столике, расположенном к западу от улья, и солнечном освещении с южной стороны, когда линия полета пчелы ориентирована под углом 90° правее солнца, пчела, танцуя впотьмах на вертикальном соте, направит свой прямолинейный пробег под углом 90° правее вертикали. Направление пря-

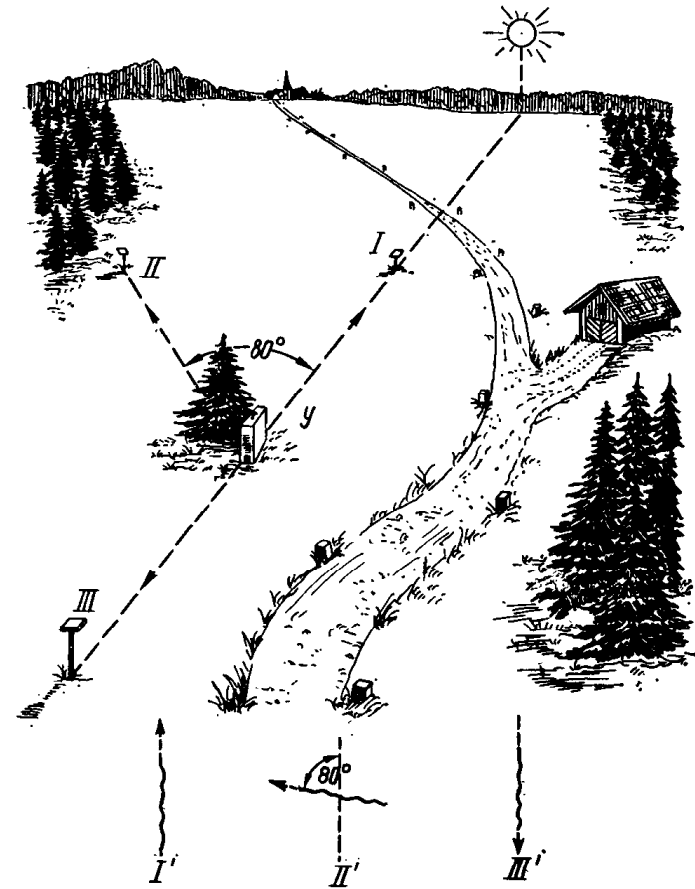


Рис. 83. Три разных направления прямолинейного пробега в танцах пчел на вертикальном соте впотьмах:
У — улей; *I*, *II*, *III* — кормовые столики в трех различных направлениях; *I'*, *II'*, *III'* — соответствующие направления прямолинейного пробега в танце (по Фришу).

молинейного пробега на протяжении дня испытывает закономерные изменения. По мере того как солнце клонится к западу, прямолинейный пробег перестает совпадать с горизонталью, а все больше приподнимается над ней, становясь все более отвесным, т. е. угол между вертикалью и прямолинейным пробегом делается более острым.

Когда же кормовой столик и солнце окажутся на одной линии к западу от улья, пчела во время виляния

побежит по соту точно вверх (рис. 83). В замене на соте направления к солнцу постоянным направлением вверх отражается истинное положение вещей: не Солнце перемещается, а Земля вращается вокруг Солнца, и вместе с Землей меняется относительно Солнца направление от улья к источнику корма.

Если, открыв дверцу наблюдательного улья, дать возможность солнечным лучам осветить танцующую на вертикальном соте в темноте пчелу, последняя мгновенно изменит направление своего пробега. В этих условиях гравитационное чувство утрачивает всякое значение для ориентировки танца.

В отличие от прямых солнечных лучей, рассеянного света недостаточно, чтобы свести на нет роль гравитационного чувства. Сигнализация от омматидиев глаз, воспринимающих направление поляризации света неба, не подавляет сигнализацию от органов гравитационного чувства, характер которой сложился еще при полете пчелы к кормовому столику. В условиях освещения рассеянным светом пчела одновременно стремится ориентировать прямолинейный пробег и по направлению поляризации света неба и в соответствии с сигнализацией от органов гравитации. В результате пробег происходит в промежуточном направлении, занимающем точно среднее положение между направлением пробега в темноте и направлением пробега на вертикальном соте, освещенном солнцем (Фриш, 1962).

Пчелы-работницы, заинтересованные в сборе того корма, который найден разведчицей, принимают информацию, содержащуюся в ее танце, и разыскивают источник корма под тем углом к солнцу, который соответствует направлению в ее танце прямолинейного пробега с влияниями.

Кроме направления полета, танец содержит информацию о расстоянии до источника корма. Если при постепенном удалении кормового столика наблюдать за танцем посещающих его пчел и подсчитывать, сколько прямолинейных пробегов успевают они сделать за один и тот же отрезок времени, то окажется, что с увеличением расстояния частота пробегов снижается. Так, для пчел-сборщиц крайнской популяции получены следующие значения (округленные) числа прямолинейных пробегов за четверть минуты танца при разной удаленности от улья кормового столика:

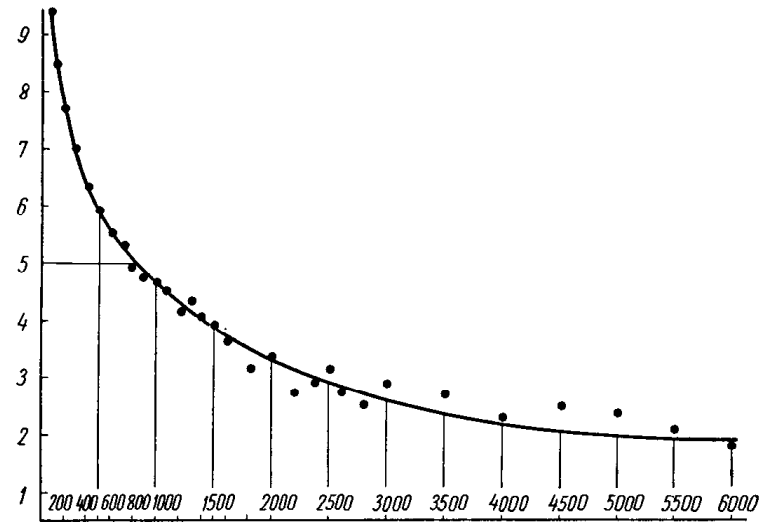


Рис. 84. Зависимость частоты прямолинейных пробегов в танце пчелы-сборщицы от расстояния до источника корма.

Абсцисса — расстояние до источника корма в метрах. Ордината — число прямолинейных пробегов за 15 секунд. График построен на основе 3885 танцев пчел. Каждая точка графика — средняя многих наблюдений. Пчелы, посещавшие кормовой столик, отстоявший от улья на 100 м, успевают за четверть минуты совершить от 9 до 10 прямолинейных пробегов и столько же полных циклов танца (поворот вправо+пробег+поворот влево). При расстоянии до кормового столика 200 м число пробегов за то же время снижается до 7; при 1 км — составляет $4\frac{1}{2}$, а при 6 км — только 2. Не все точки совпадают с кривой. Одна из причин отклонения — влияние на скорость танца направления ветра. Встречный ветер при полете к кормовому столику оказывает то же действие, что и удлинение пути, — он замедляет темп танца; попутный же ветер, напротив, убыстряет танец. Оценка пчелой удаленности источника корма основана на ее способности измерять усилия, затраченные ею на то, чтобы добраться до него (по Фришу).

Число пробегов за 15 с	Удаленность источника (м)
10	100
6	500
5	1000
2	5000
1	10 000

Темп танца замедляется неравномерно, и поэтому график зависимости частоты пробегов от расстояния проходит не по прямой линии (рис. 84). При одном и том же расстоянии темп танца пчел-работниц разных рас неодинаков (табл. 4).

Снижение числа пробегов в танце в единицу времени по мере увеличения дальности полета танцовщицы объясняется удлинением самого пробега, а вместе с ним и всего цикла танца (рис. 85). Напротив, чем ближе цель

Таблица 4. Скорость танца (число прямолинейных пробегов за четверть минуты) пчел-работниц шести пород

Породы пчел-работниц	Число прямолинейных пробегов при удаленности источников корма на					
	50 м	100 м	200 м	300 м	400 м	500 м
Итальянская	9,6	9,05	7,3	6,4	5,85	5,2
Крайнская	—	9,8	9,45	7,4	6,75	6,2
Темная (германская)	—	9,25	7,85	6,9	6,0	5,8
Кавказская горная	9,7	8,4	7,3	6,25	5,6	5,15
Пуническая	—	9,0	7,8	7,05	5,9	5,8
Египетская	9,2	7,95	6,1	6,25	4,6	4,35

полета, тем короче прямолинейный пробег. А при дальности полета 50 м пробег так мал, что становится трудным различить его простым глазом. В этом случае в движениях танцовщицы преобладают повороты, и танец становится круговым.

Следовательно, направление прямолинейного пробега

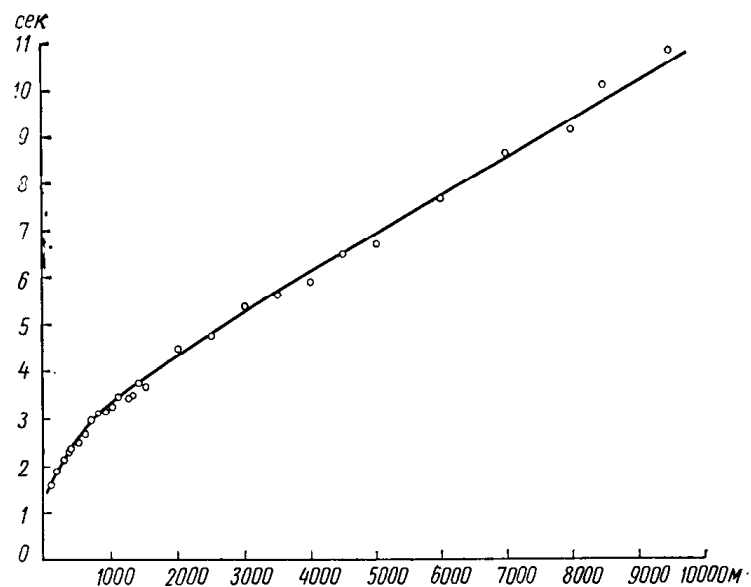


Рис. 85. Зависимость между продолжительностью одного цикла танца и расстоянием до источника корма.

Абсцисса — расстояние до источника корма в метрах, ордината — продолжительность одного полного цикла (поворот вправо+прямолинейный пробег с виляниями+поворот влево) танца в секундах. График построен на основе наблюдений за 6267 танцами (по Фришу).

в танце отражает направление полета, а в длине пробега зашифровано его расстояние до источника корма. Танцовщица информирует об этом тех пчел-работниц, которые заинтересовались образцом найденного ею в природе корма и готовы лететь на его сбор.

Помимо маршрута полета, танцовщица сообщает танцем о степени продуктивности и качестве источника корма. Танец может длиться от нескольких секунд до 1—3 мин. Чем изобильнее источник корма, тем продолжительнее танец. Предполагают, что сигналом высокого качества корма служит прерывистый звук, издаваемый танцовщицей во время прямолинейного пробега. Его можно услышать с помощью медицинского стетоскопа, приблизив последний расширенным концом к танцовщице. Воспроизводится звук мышцами крыла. По своей частоте, составляющей 250 колебаний в секунду, он не отличается от звука летящей пчелы. Не воспринимая звуковых колебаний воздуха и оставаясь индифферентными даже к громкому шуму, пчелы-работницы обладают высокой чувствительностью к звукам, распространяющимся по твердому субстрату. Резонансные колебания сотов, возникающие под действием звука, издаваемого танцовщицей, передаются ногам окружающих ее пчел-работниц и почти наверняка воспринимаются их субгенальными органами. Принося сироп средней концентрации, пчела-сборщица может тоже танцевать, но в этом случае она совершает прямолинейный пробег с виляниями беззвучно.

Следующий опыт показывает, насколько точно воспринимают молодые пчелы-работницы темп танца или продолжительность прямого пробега с виляниями, сигнализирующими об удаленности источника корма. На различных расстояниях по прямой линии от улья до источника корма, посещавшегося мечеными пчелами, и несколько дальше размещали пахучие подставочки без корма. Если пчелы, отыскивая на показанном танцовщицей расстоянии запах, пролетали неподалеку от пахучих подставочек, то последние привлекали их. Пчелы подлетали к подставочкам, кружились над ними и в конце концов опускались на них; там их и подсчитывал наблюдатель. На рисунке 86 изображены графически результаты двух таких опытов. В первом испытании источник корма находился на расстоянии 750 м, во втором — 2000 м от улья. Числа на графике показывают, как много пчел, отыскивающих сироп, посетило во время наблюдения подставочку на данном расстоянии. Из графика видно, что сигнализация танцовщицей расстояния вполне точна и хорошо воспринимается другими пчелами-работницами.

Для выяснения, в какой степени молодые пчелы выдерживают направление, сообщенное им танцовщицей, ставили множество опы-

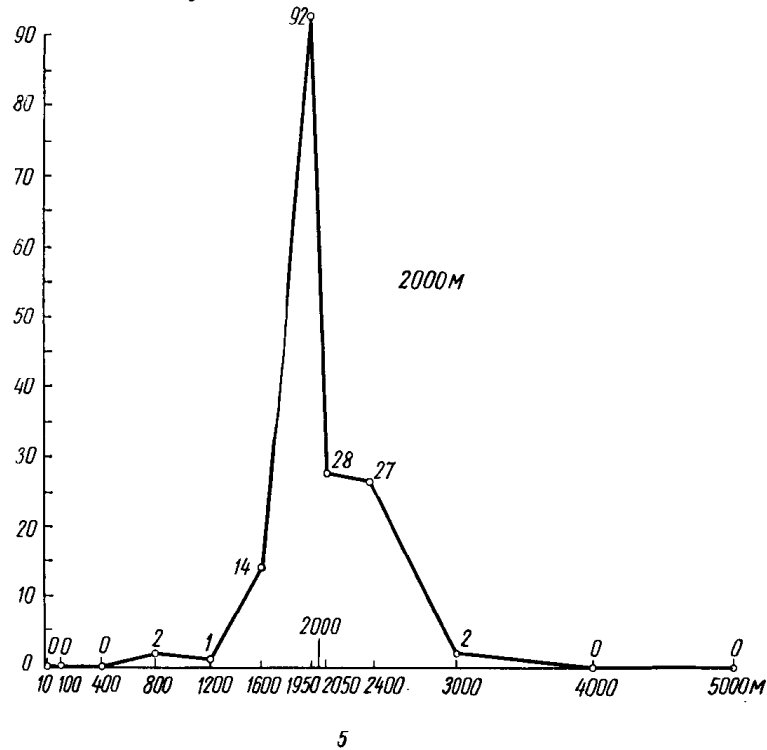
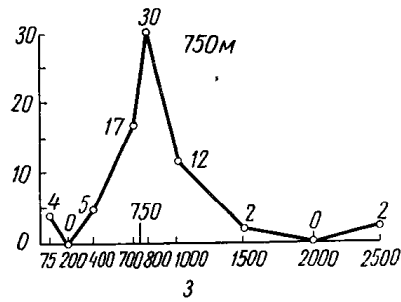


Рис. 86. Результаты двух экспериментов по изучению способности пчел воспринимать дальность полета до источника корма из сообщения пчелы-танцовщицы:

вверху — удаленность кормового столика от улья 750 м, продолжительность наблюдений — 1 час 30 минут, внизу — удаленность кормового столика 2000 м, продолжительность наблюдений 3 часа. Абсцисса — расстояние между ульем и пахучими подставочками (м), ордината — число немеченных пчел, аафиксированных на пахучих подставочках (по Фришу).

тов; результаты одного из них графически представлены на рисунке 87. В 250 м от улья несколько меченых пчел получали корм на подставочках, снабженных лавандовым маслом. На расстоянии 200 м от улья веерообразно были расположены семь таких пахучих подставочек без корма: одна из них находилась на прямой линии между ульем и местом, где пчелы собирали корм, три — влево от этой линии, а остальные три — вправо. Угол между линиями составлял 15°. Пчел, прилетевших на разные подставочки в течение часа, соответственно было 8, 13, 58, 132, 37, 7 и 3. Иными словами, подавляющее большинство пчел ($58+132+37=227$, или 88%) не отклонялось от верного направления больше чем на 15°. Хотя пчелы-работницы и ориентировались по запаху, воспринятому ими от танцовщицы, но искали они этот запах в определенном направлении.

Разведчица танцует в кругу пчел-работниц, испытывающих потребность в ее информации о маршруте полета. Как собираются к танцовщице ее соплеменницы, объединяемые одним желанием? Если понаблюдать за поведением разведчицы в гнезде после ее первых прилетов с ношей нектара, то можно убедиться, что танцевать в это время она не расположена. Она снует по гнезду и предлагает пчелам-работницам дегустировать открытый ею в природе источник медосбора. И лишь в том случае, если этот корм найдет спрос в пчелиной семье, то около разведчицы будут постепенно собираться молодые пчелы-работницы, готовые его добывать. Вот к этим жаждущим информации соплеменницам разведчица и

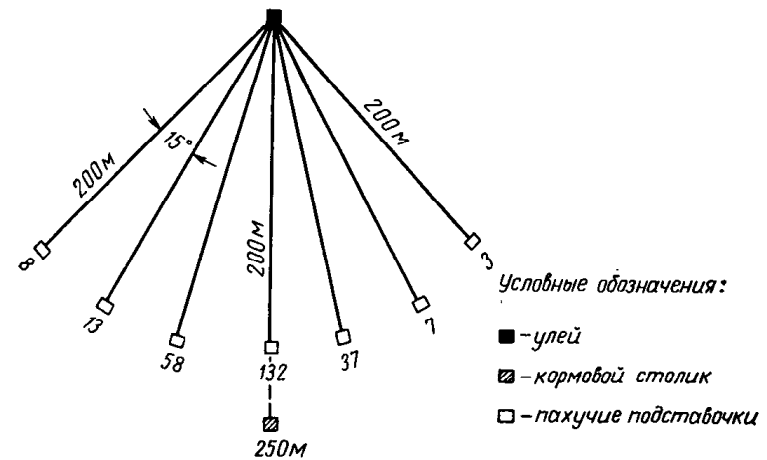


Рис. 87. «Веерный» эксперимент по изучению способности молодых пчел воспринимать направление к источнику корма, сообщенное им пчелой-танцовщицей; числа у подставочек обозначают количество прилетевших немеченых пчел (по Фришу).

обращает свой символический «рассказ» о маршруте полета к источнику корма, причем в танце содержится и точная характеристика его направления и количественный показатель необходимых энергетических затрат.

Благодаря информации разведчиц соплеменницы пчелиного сообщества становятся осведомленными о тех явлениях внешнего мира, которые они непосредственно не воспринимали своими органами чувств. Следовательно, жизненный опыт одних индивидов пчелиного сообщества передается другим. И если первые обучались по способу проб и ошибок, то вторые освобождаются от затрат энергии на это обучение. Последнее оказывается для них излишним. Запомнив инструкции, полученные в гнезде от разведчицы, они напрямик летят за кормом. Проявляющаяся здесь особая форма обучения называется *инструктивным обучением*.

Танец при роении. Сигнализирующая с помощью танцев наблюдается в пчелином сообществе не только на сотах в гнезде, но и на роевой грозди. Здесь информационное содержание танца связано не с источником корма, а с местом, где надлежит пристать отделившемуся рою. Роение — единственная форма распространения медоносной пчелы. Оно способствует сохранению вида. Поэтому отыскание роем хорошего места для поселения имеет важное значение для переживания пчелиным сообществом неблагоприятного периода. Вскоре после того как роевые пчелы по выходе из материнского гнезда сформируют неподалеку от него роевую гроздь, на последней можно наблюдать танцующих пчел. Но теперь это не сборщицы корма, а разведчицы, отыскавшие подходящее место для поселения и сигнализирующие об этом временно привившемуся рою. Разведчицами становятся опытные пчелы-сборщицы старшего возраста. Поскольку разведчицы отыскивают жилище одновременно в разных местах, их танцы вначале сигнализируют о нескольких возможных жилищах.

В танце каждой разведчицы отражается расстояние до найденного ею места и направление к нему. Прежде чем рой отправится к месту поселения, танцы большинства разведчиц становятся сходными, и рой летит к лучшему из всех найденных жилищ. Разведчицы, разыскавшие особенно благоприятное место, танцуют гораздо дольше и энергичнее по сравнению с теми, которые нашли менее подходящее место. Поэтому пчелы-работни-

цы роя сильнее всего привлекаются к лучшему из найденных жилищ. Пчелы, повторявшие за танцовщицами их движения, покидают гроздь и летят на место, обозначенное танцем. По возвращении к рою они также начинают танцевать, вследствие чего воздействие на рой становится более интенсивным. Те разведчицы, которые нашли худшие места, изменяют свои побуждения, если рядом с ними более энергично танцуют пчелы, нашедшие лучшее место. Под влиянием неистовых танцовщиц первые сами летят к найденному другими разведчицами лучшему жилищу и только после ознакомления с ним меняют характер своего танца, тоже начиная сигнализировать о наилучшем месте.

В то время как для пчел-сборщиц танец продолжительностью в 2 мин является редкостью, роевые пчелы могут танцевать непрерывно целыми часами, причем угол между направлением прямого пробега и вертикалью изменяется в соответствии с солнечным углом. Пчелы, танцующие на вертикальной поверхности роевой грозди с теневой стороны, одновременно ориентируются и по поляризованному свету и по направлению силы тяжести. Пристальным наблюдением за танцами роевых пчел можно предсказать направление, в котором окончательно полетит рой, а также дальность его полета, достигающую иногда нескольких километров.

Межвидовые различия танца. Танцы свойственны не только виду *Apis mellifera* L., но и остальным трем видам рода *Apis*. Танец индийской пчелы отличается более медленным темпом, но такая его особенность не выходит за пределы различий между породами внутри вида. Что же касается карликовой пчелы, то в отношении условий, необходимых для передачи информации о направлении и расстоянии, здесь обнаруживаются своеобразные черты более примитивного характера. Пчелы-сборщицы этого вида танцуют на верхней площадке сота. Сот у карликовой пчелы охватывает опору своей верхней, расширенной удлиненными ячейками для складывания запасов корма частью. Освещенные солнцем пчелы-сборщицы совершают на верхней горизонтальной поверхности его пробег с виляниями в направлении, совпадающем с направлением к источнику корма, напоминающая танцы рабочих особей медоносной пчелы на прилетной доске. Если отрезать ветку с подвешенным к ней сотом и повернуть ее так, чтобы «танцевальная площадка»

приняла вертикальное положение, все танцовщицы мгновенно прекращают танцевать. Они устремляются вверх и, отыскав малейшую горизонтальную площадку, снова возобновляют танцы. Если же горизонтальную площадку накрыть миниатюрной двускатной стеклянной крышей и таким образом лишить возможность находить ее, то, как правило, они не танцуют. Немногие из них пытаются танцевать на вертикальной поверхности, однако в таком случае форма танцев утрачивает всякое соответствие с местоположением источника корма.

Гигантская пчела занимает промежуточное положение между медоносной пчелой и карликовой по способу передачи информации. Пчелы-сборщицы этого вида совершают танцы на вертикальной поверхности. Сот у гигантской пчелы прикреплен к ветке верхним краем и лишен горизонтальной площадки. Перевод солнечного угла в угол к направлению силы тяжести у гигантской пчелы совершается по тому же принципу, что и у медоносной и индийской пчел. Но в отличие от последних гигантской пчеле для выполнения ориентированных танцев на вертикальном соте необходимо видеть небо, подобно карликовой пчеле на горизонтальной площадке.

Более примитивный способ информации о найденном источнике корма у карликовой пчелы по сравнению с остальными видами рода *Apis* сам по себе все же представляет высокоразвитую форму взаимоотношений между индивидами сообщества.

Симптом, сигнал, знаковая система. Пчелы-работницы создают в пчелиной семье условия, необходимые матке для выполнения ею своей функции. Они кормят ее, поддерживают в гнезде оптимальный микроклимат и строят ячейки, в которые она откладывает яйца. В свою очередь, пчелы-работницы нуждаются в феромонах матки, не являющихся для них пищевыми веществами. Пчелы-работницы испытывают органическую потребность в воздействии маточных феромонов на свои хеморецепторы. От характера этого воздействия зависит физиологическое состояние их яичников и их поведение. Пчелы-работницы и матка образуют единую систему. Посредством феромонов матки в этой системе поддерживается подвижное равновесие. Феромоны матки служат здесь постоянным показателем ее состояния.

В отличие от матки пчелы-работницы выделяют фе-

ромоны лишь в особых случаях, причем феромоны одних особей служат ориентиром или стимулом для целесообразной поведенческой реакции других. Феромоны пчел-работниц, следовательно, играют роль *сигнала*, тогда как феромоны матки, следует рассматривать как *симптом*. Найденный разведчицей и принесенный ею в улей на пробу нектар, скажем, цветков липы — тоже сигнал. Что же касается танцев пчел-работниц, то их следует отнести к средствам коммуникации более высокой категории по сравнению с сигналом. Танцы свидетельствуют о том, что пчелы-работницы в состоянии различать свои бесконечно разнообразные полеты по их общим элементам, направлению и протяженности. Выделить эти общие элементы невозможно без специальной *знаковой системы*. Такая система в виде языка танцев и выработалась в процессе эволюции медоносной пчелы.

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ С ЦВЕТКОВЫМИ РАСТЕНИЯМИ

В природе каждый вид с его особенной, только ему присущей формой жизнедеятельности вступает в неповторимые взаимоотношения с некоторыми избранными видами. Эти взаимоотношения касаются существенных сторон жизни видов и имеют значение для их выживания. Своеобразные взаимно полезные отношения сложились, между жалоносными перепончатокрылыми семейства пчелиных и цветковыми растениями.

Доступность широкого круга растений для пчелиных благодаря их способности к быстрому перемещению в пространстве путем активного полета, богатый видовой состав пчелиных, высокая численность популяций в пределах вида, биологические приспособления для сбора пыльцы и нектара — все это сделало их необходимыми участниками процесса размножения цветковых растений и их прогрессивной эволюции. В то же время для пчелиных цветки растений стали единственным источником пищи, которой они выкармливают личинок.

Пчелиные произошли, по всей вероятности, от осоподобных предков вскоре после того, как начали появляться первые цветковые растения. Цветковые, или, иначе, покрытосеменные, растения развивались, по-видимому, одновременно с пчелиными. Во всяком случае, нет ника-

кого сомнения в том, что на эволюцию покрытосеменных большое влияние оказали пчелы.

Перекрестное опыление, т. е. перенос пыльцы с цветка одного растения на цветок другого растения того же вида, всегда в высшей степени благоприятствует выживанию видов. Если бы не существовало особых приспособлений, обеспечивающих перекрестное опыление, то по большей части происходило бы самоопыление, так как собственная пыльца находится рядом и вероятность ее попадания на рыльце, естественно, больше. Одно из приспособлений для затруднения самоопыления — пространственное разобщение пестиков и тычинок. У двудомных растений мужские и женские цветки находятся на разных растениях, у однодомных пестики и тычинки развиваются в разных цветках того же растения, а у растений с обоеполами цветками пространственное разобщение достигается в результате более тонких приспособлений, например за счет различия в длине столбиков и тычиночных нитей. Другой путь, препятствующий самоопылению, — разобщение во времени, т. е. одновременное созревание пыльцы и рыльца пестиков.

Весьма правдоподобно, что предки современных пчелиных были в состоянии различать цвета. Можно предположить, что когда лепестки или тычинки некоторых цветков, обычно посещавшихся пчелами, приобрели заметную окраску, эти цветки сделались для пчел более привлекательными, хотя отнюдь не единственными источниками пищи, поскольку цветков с выделяющейся окраской сначала было мало. Такие исключительные растения тем самым случайно попали в условия, благоприятствующие перекрестному опылению их цветков, и поэтому оказались более устойчивыми в борьбе за существование. Естественный отбор благоприятствовал развитию различий между покрытосеменными по периоду цветения, окраске, форме и аромату цветков. Поскольку формы цветков становились более разнообразными, насекомые, посещавшие их, постепенно специализировались в собирании пищи с определенных форм цветков, оказываясь тем самым менее приспособленными добывать ее с других форм цветков. Некоторые насекомые стали ассоциировать отдельные цвета и ароматы с наличием пищи и пренебрегать другой окраской и иными ароматами цветков. Эта способность развилась до такой степени, как, например, у некоторых современ-

ных пчел, что привлекать их стали почти исключительно специфические запахи и отдельные цвета. Между цветками некоторых растений и телом определенных видов насекомых установилось такое соответствие, что в результате они оказались полностью взаимозависимыми. Период цветения растений и время появления взрослых особей отдельных насекомых, посещающих цветки, также стали весьма точно совпадать. Однако в целом у пчел не сложилось той тесной связи с определенными растениями, как у некоторых других насекомых, и они продолжали добывать пищу с растений широкого диапазона видов. Для растений, несомненно, было бы выгоднее, чтобы насекомые так сильно приспособились к их своеобразным цветкам, что были бы вынуждены ограничивать свои посещения узким кругом видов растений.

Каждая пчела-работница вида *Apis mellifera* L. за свою жизнь, вероятно, посещает цветки растений множества видов, но в каждый отдельный полет она обычно, хотя далеко не всегда, ограничивает свой выбор цветками растений одного вида. На первый взгляд может показаться, что пчела-сборщица, которая при каждом полете посещает без разбора цветки растений более чем одного вида, должна быть значительно менее эффективным агентом опыления, чем ее соплеменница, сохраняющая постоянство в отношении растений одного определенного вида. Однако доказано, что сборщица нектара, посещающая во время одного поискового полета цветки растений двух видов, обычно успешно опыляет оба вида.

Общеизвестно, что растения многих видов образуют пыльцу в количествах, далеко превосходящих потребности воспроизведения. Большая часть пыльцы служит «приманкой» для привлечения насекомых, которые в больших количествах относят ее для питания в свои гнезда и только ничтожную часть ее переносят на рыльца других цветков. У некоторых растений сформировались приспособления, значительно уменьшающие количество пыльцы, которое могут «расточить» сборщицы нектара.

В цветках жабрея, например, тычинки расположены таким образом, что пыльца осыпается на ту часть спинки сборщицы нектара, с которой ей трудно ее счистить; причем в таком положении пыльцевые зерна приходят в непосредственное соприкосновение с рыльцами последующих цветков жабрея в тот момент, когда пчела

проникает в них в поисках нектара. Тычинки портулака крупноцветного изгибаются в направлении прилетевшего на цветок насекомого. Если прикоснуться к тычинке иглой, тычиночная нить в течение 5 с склоняется примерно на 40°, а затем постепенно возвращается в исходное положение. По прошествии четырех часов после опыления цветки портулака закрываются. Цветки многих видов, например липы, привлекают пчел нектаром, который они выделяют в больших количествах.

Собирая нектар, пчелы-работницы опыляют цветки; по каким-то причинам работницы редко собирают с липы пыльцу.

Пыльцу пчелы одной семьи могут одновременно собирать с множества растений (например, в одном опыте почти со ста различных видов), но основная масса ее добывается с относительно небольшого числа видов.

Из общего числа обножек, принесенных сборщицами пыльцы нескольких пчелиных семей в одном из опытов, 54% было собрано с бобовых, преимущественно с красного и белого клевера, 15% — с деревьев и кустарников семейства розоцветных и 11% — с таких деревьев, как береза, вяз, бук и дуб, которые считаются скорее ветроопыляемыми, чем насекомоопыляемыми. Таким образом, с этих немногих источников пчелы экспериментальных семей собрали около 80% пыльцы.

Приемы сбора пчелой пыльцы с цветков растений разных видов зависят от строения цветка. Собирая пыльцу с цветков таких растений, как розы и одуванчики, пчела быстро передвигается среди тычинок, часто пригибая их ногами к себе, и, надкусив пыльники мандибулами, высвобождает пыльцевые зерна. С некоторых растений, таких, как сладкий люпин, пчелы собирают лишь ту пыльцу, которой они обсыпаются во время поиска нектара; счищая ее с себя, они укладывают ее в пыльцевые корзиночки на задних ногах и несут в улей. Посещая цветки определенных видов, некоторые пчелы, счистив приставшую к ним пыльцу, затем отбрасывают ее в сторону. На подсолнечнике можно видеть, как одни пчелы сбрасывают пыльцу, в то время как другие набирают ее. Из сотен пчел-работниц, разыскивающих в июле нектар на цветках липы, очень немногие несут пыльцу в гнездо, большинство же счищают ее с себя.

Исследовать цветок как возможный источник корма пчелу-разведчицу побуждает прежде всего окраска его венчика. Цветки на фоне зелени хорошо различаются пчелами-работницами благодаря более яркому (для их глаза) тону по сравнению с листьями.

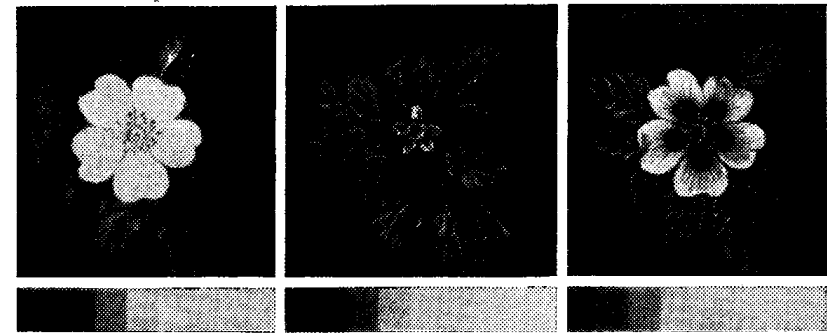


Рис. 88. Цветок и листья лапчатки ползучей, сфотографированные через желтый (слева), синий (в середине) и ультрафиолетовый (справа) фильтры. Листья очень слабо отражают лучи во всех трех основных (для глаза пчелы) областях спектра. На всех трех фото изображение листьев оказалось неотчетливым (по Даумеру).

Например, на всех трех снимках лапчатки ползучей (рис. 88), сфотографированной через фильтры, соответствующие трем основным цветовым областям рабочих особей медоносной пчелы (желтая, синяя, ультрафиолетовая), листья в отличие от цветка представляются значительно более темными.

Высокая чувствительность глаза пчелы-работницы к ультрафиолетовым лучам не только позволяет ей определять положение солнца в пасмурную погоду, но способствует различению ею цветков.

Очень сходные по форме и размеру цветки крестоцветных — желтушника, рапса и горчицы полевой (рис. 89) — глазу человека представляются одинаково желтыми. Однако пчелы различают их хорошо. Когда же цветки покрывали стеклом, не пропускающим ультрафиолетовые лучи, пчелы не могли их различить. Для глаза человека становятся хорошо различимыми лишь снимки этих цветков, сфотографированных через ультрафиолетовый фильтр. Соответствующими расчетами определено, что цветки горчицы отражают 9,5% ультрафиолетовых лучей, цветки рапса всего лишь 1,4%, а желтушник на подобной фотографии выходит темным, так как вовсе не отражает таких лучей.

Маловероятно, чтобы пчела-разведчица, приблизившись к привлекаемому ее объекту, исследовала его дальше, если она не в состоянии уловить какой бы то ни было аромат, исходящий от него. Подтвердилось это неожиданно во время мечения посещающих цветки сборщиц: иногда применявшаяся для мечения краска с резким запахом случайно наносилась слишком близко к

голове пчелы, в результате чего ее поведение в течение нескольких минут становилось необычным. Когда только что небрежно помеченная пчела-работница приближается к цветку, даже к тому, который она часто посещала прежде, она несколько минут летает перед ним, а затем опускается на лист или на другую удобную опору поблизости и начинает основательно чистить антенны. Затем, снова приблизившись к цветку, она или проникает в него, как обычно, или, немного полетав перед самым устьем цветка с направленными вперед антеннами, в характерной позе, принимаемой с приближением к источнику корма (рис. 90), опускается и опять чистит



Рис. 89. Цветы желтушника (а), рапса (б) и горчицы полевой (в), сфотографированные через желтый (слева) и ультрафиолетовый (справа) фильтры. Натуральная величина (по Даумеру).

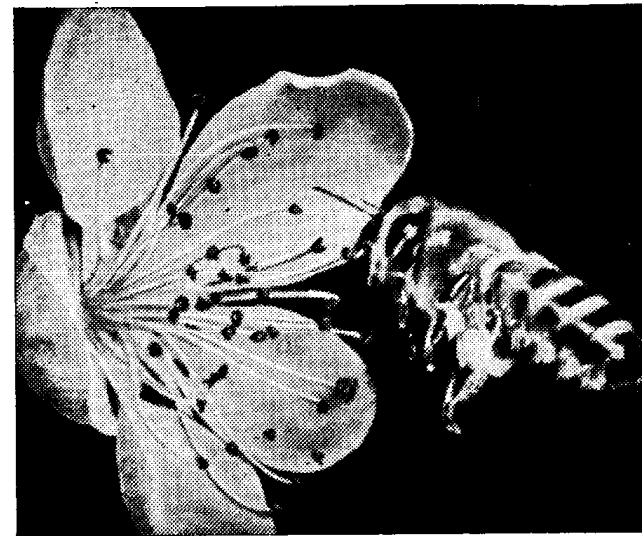


Рис. 90. Сборщица пыльцы, приближающаяся к цветку персика.

антенны. Если краска не попала на ее антенны, то рано или поздно она входит в цветок обычным образом. Резкий запах растворителя в краске, вероятно, препятствует улавливанию пчелой значительно более слабого аромата цветков, к которым она приближается, а до тех пор, пока она не сможет воспринять его, т. е. пока растворитель не улетучится, она не опускается на цветок. Если аромат цветков ряда посещаемых пчелами растений замаскировать более сильным посторонним запахом, хотя бы даже и цветочным, они очень неохотно входят в этот цветок, пока присутствуют маскировочные запахи.

Роль, которую обычно играет запах цветка, состоит в том, чтобы, во-первых, побудить пчелу-разведчицу более тщательно исследовать цветок, а, во-вторых, служить опознавательным знаком для сборщиц нектара, которые уже ассоциируют его особенный запах с пищей. Однако очень сильный аромат цветков (например, от массы цветков боярышника или белого клевера) сам по себе достаточен, чтобы на расстоянии привлечь пчел к цветкам. Вместе с тем пчелы-работницы в состоянии находить объекты исключительно по зрительным призна-

кам. Их можно приучить отыскивать лишенный запаха сахарный сироп на цветных карточках, также не издающих какой-либо запах; удается дрессировка пчел-работниц на совершенно неароматные цветки черники. Но пчелы запоминают запах легче, чем цвет. Если предложить им на выбор, с одной стороны, запах, на который они были адресированы, в тесной связи с новым для них цветом, а с другой — цвет, сочетавшийся раньше с сахарным сиропом, насыщенным незнакомым для них запахом, то пчелы всегда избирают первую пару, предпочитая запах, ассоциирующийся у них с кормом, и нейтральный цвет сигнализирующему о пище цвету и постороннему запаху.

Когда же пчела опускается на цветок (естественный или искусственный) в поисках нектара, она исследует в нем язычком все узкие щели. Во многих цветках нектарники расположены именно в таких местах. Иногда их положение указывается цветными пятнами, которые человеческому глазу представляются контрастирующими с основным тоном цветка. При исследовании фотографическим методом на цветках обнаружены узоры, скрытые от невооруженного глаза человека. По рисунку поглощающей ультрафиолетовые лучи части цветка пять видов лапчатки (*Potentilla*) с одинаково желтыми цветками располагаются в последовательный ряд. В то время как у лапчатки прямостоячей ультрафиолетовые лучи поглощаются маленьким пятном в середине цветка, у ползучей область их поглощения несколько шире, у весенней она занимает $\frac{2}{3}$ лепестка, у золотисто-желтой ультрафиолетовые лучи отражаются лишь краем венчика, образуя на нем кайму, а у кустарниковой они поглощаются всей поверхностью цветка (рис. 91). Однако ультрафиолетовый узор на цветках играет, по-видимому, большую роль не в распознавании пчелами цветков, а в отыскании ими нектарников или пыльцы уже после того, как они опустятся на цветок.

Так, у стальника (*Oenothera lutea*) из мотыльковых, форма цветка которых прекрасно приспособлена к посещению насекомыми, лодочка, поглощая своей поверхностью ультрафиолетовые лучи, резко выделяется на фоне паруса (рис. 92).

Общая закономерность в распределении ультрафиолетового узора на цветках состоит в том, что центральная область цветка постоянно поглощает ультрафиолетовые



Рис. 91. Снимок в ультрафиолетовых лучах желтых цветков пяти видов лапчатки прямостоячей (а), ползучей (б), весенней (в), золотисто-желтой (г) и кустарниковой (д). Натуральная величина (по Даумеру).

лучи и никогда их не отражает. Как только пчела переступит на лепестке невидимую для человека пограничную линию, отделяющую периферическую зону с ее ультрафиолетовым отражением от центральной, поглощающей эти лучи части, она мгновенно легким толчком наклоняет голову и во многих случаях расправляет хоботок. Поскольку подобную реакцию вызывают указатели нектара, видимые глазом человека, ультрафиолетовый узор тоже следует рассматривать как подобный же указатель нектара (или пыльцы). Опытами с пчелами, никогда не посещавшими цветков, обнаружен замечательный факт. Оказалось, что реакция наклона головы и вытягивания хоботка на ультрафиолетовый узор является врожденной.

Вход в более глубоко расположенные части цветка, где помещаются нектар и пыльца, выделяется не только окраской, но и своеобразным ароматом. У некоторых растений запах указателей нектара, оставаясь тем же самым по своему характеру, оказывается в них более сильным. Различия в запахе центральной и периферической частей венчика энтомофильных растений хорошо воспринимаются органами обоняния пчел. Пчела с ее

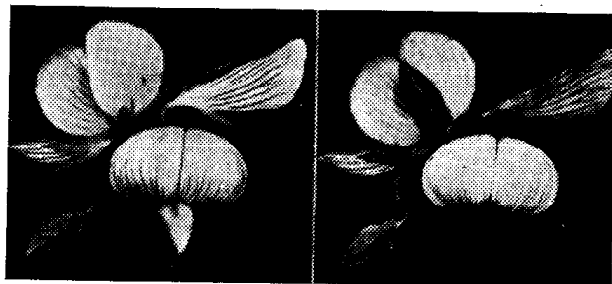


Рис. 92. Цветок стальника *Opopis patrix* (из мотыльковых), сфотографированный через желтый (слева) и ультрафиолетовый (справа) фильтры. Натуральная величина (по Даумеру).

органами обоняния, расположенными на чрезвычайно подвижных антеннах, в силу чего они могут быть приведены в тесное соприкосновение с любой поверхностью, испускающей запах, в состоянии уловить эти запаховые различия, что, несомненно, облегчает ей отыскание нектарников. Запаховые указатели нектара и пыльцы распространены среди цветков значительно шире по сравнению со зрительными. Наряду с указателями цвета и запаха отысканию пчелой нектарников способствует особая

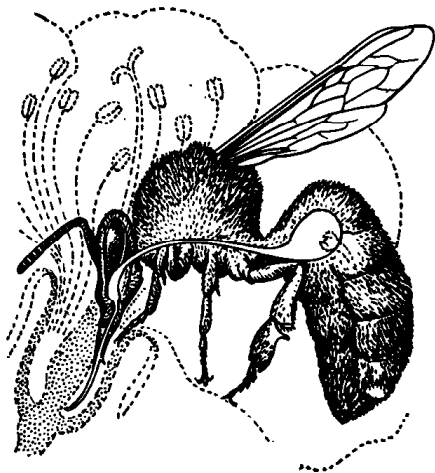


Рис. 93. Пчела, набирающая нектар в цветке. Показано положение в брюшке медового зобика с клапаном.

трубчатая форма прилежащей к ним части венчика, воспринимаемая ее органами осязания.

Во время насасывания нектара (рис. 93, 94) пчела воспринимает, вероятно, лишь качество пищи. Набрав корм, она перед возвращением в гнездо облетывает вокруг источника корма, знакомясь с его положением относительно ориентиров, расположенных от него далее 35 см. Более близкие ориентиры воспринимаются

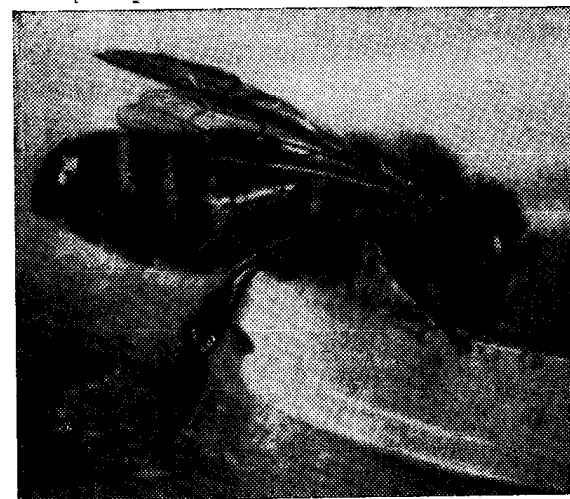


Рис. 94. Пчела, набирающая сахарный сироп. Пахучий орган раскрыт, положение брюшка горизонтальное, крылья неподвижны (по Реннеру).

сборщицей, когда она подлетает к данному источнику.

Цветки растений многих видов изобилуют нектаром и пыльцой лишь в определенное время дня. В остальные часы нектара в цветках бывает мало или же значительно снижается концентрация сахара в нем, а пыльца в большинстве случаев вообще отсутствует. Благодаря хорошо развитому чувству времени пчелы быстро приравниваются к подобной периодичности. В те часы, когда посещаемый ими источник оскудевает, они или избирают другой, где именно в это время находят много корма, или же остаются в гнезде.

Взаимосвязь медоносной пчелы с цветковыми растениями на протяжении эволюции отразилась на составе секрета пахучей железы. Активной частью в нем служит гераниол — вещество, содержащееся во многих эфирных маслах растений. В секретах животных оно до сих пор не встречалось. У молодых пчел-работниц его нет, а у сторожеских (средний возраст 14 дней) содержится в среднем 0,3 мг. К тому времени, когда пчел-работница становится сборщицей, его количество увеличивается втрое, достигая 1 мг, что свидетельствует о продолжающейся физиологической перестройке организма пчелы в конце ульевого периода (Бох и Шерер, 1963).

Годичный цикл пчелиной семьи

Пчелиные — лучшие опылители растений. Хотя подавляющее число их видов представлено одиночными формами, появление, и развитие общественного образа жизни, вероятно, во многом содействовало усовершенствованию связей между растениями и насекомыми, что выразилось, в частности, в осуществлении своевременного опыления больших массивов растений. Находясь в тесном взаимодействии с растениями и используя предоставляемые ими ресурсы, пчелы не только не истощают их, а, напротив, приумножают. Преимущества опыления насекомыми не исчерпываются увеличением количества семян или плодов. При обилии опылителей у одних растений (например, у бобов), кроме того, повышается доля ранних цветков, что приводит к более раннему созреванию плодов и их однородности, у других (например, у дыни, земляники) улучшается качество плодов. Пчела медоносная в настоящее время самый важный опылитель энтомофильных сельскохозяйственных культур.

Контрольные вопросы

1. Как устроена центральная нервная система пчелы-работницы и в чем состоит ее значение для жизнедеятельности пчелиной семьи? 2. Какие органы чувств имеются у пчел-работниц? 3. В чем выражается цветковое зрение пчелы-работницы? 4. Каково биологическое значение органов чувств насекомых? 5. Как пчелы-работницы ориентируются в пространстве? 6. Каковы средства передачи информации в пчелиной семье? 7. Дайте краткую характеристику взаимных связей между пчелами-работницами и цветковыми растениями.

Срок жизни индивидов пчелиного сообщества ограничен. Даже матка, отличающаяся наибольшей продолжительностью жизни, обычно живет не более 2—3 лет. Что же касается пчелиной семьи, то она, обновляясь, может существовать неопределенно долго. Летом в пчелиной семье новые пчелы-работницы выходят ежедневно. Организация пчелиной семьи такова, что в ней согласовано не только поведение особей младших поколений, но деятельность старших поколений создает необходимые условия для существования последующих. Так, потреблять пищевые запасы зимой будут не те пчелы-работницы, которые участвовали в их накоплении, а пчелы-работницы младшего поколения. Летние пчелы отомрут еще до наступления холодов.

Существуя круглогодично, сообщество медоносной пчелы изменяет свою жизнедеятельность в зависимости от сезона. В умеренной зоне двум диаметрально противоположным состояниям природы соответствуют два полюса в состоянии пчелиной семьи: наивысший подъем жизнедеятельности летом и состояние относительного покоя зимой. Летом оживленный лет пчел-сборщиц гармонично сочетается с повышенной активностью молодых пчел-работниц в улье в связи с усилением строительства и выведения расплода. Бурная деятельность пчел-работниц создаст условия для проявления потенции матки к откладыванию яиц. В начале зимы матка вовсе не откладывает яиц; стимулов для заботы о потомстве, как и для добывания корма, у пчел-работниц нет. Семья не развивается в это время, а лишь переживает неблагоприятные условия, поддерживая в гнезде необходимую температуру.

Суммарный итог поведения многотысячного населения улья выражается с такой отчетливостью и претерпевает такое систематически правильное изменение на протяжении года, что можно говорить не только о поведении отдельных индивидов, но и о состоянии и даже

развитии пчелиной семьи как чего-то нераздельного.

В основе изменения состояния пчелиной семьи, разумеется, лежит изменение поведения, а следовательно, и физиологического состояния ее индивидов. Это ясно обнаруживается в следующем опыте на примере температурного чувства. Несколько пчел-работниц вносят в темную комнату и сажают при красном свете в ящик со стеклянными стенками. Дном ящика служит железный брусок, один конец которого нагревается с помощью газового рожка, а другой обложен льдом. Тем самым создается равномерный переход от горячей области до ледяного холода. Пчелы-работницы до тех пор бегают взад и вперед по дну, пока не находят зону оптимальной для себя температуры. Летом молодых пчел-работниц привлекают участки гнезда с температурой 35—36°C, а пчелы-работницы из зимующей семьи предпочитают более низкую температуру — плюс 32°C.

Изменения жизнедеятельности пчелиной семьи на протяжении года носят в средней полосе явно сезонный характер. Принято представлять жизненный годичный цикл пчелиной семьи в виде четырех периодов (Тюнин, 1926; Комаров, 1937). Первый — подготовительный период продолжается со времени откладки маткой первых яиц и до начала увеличения числа пчел-работниц после отмирания зимовавших пчел, примерно с конца февраля до половины мая. Второй период характеризуется увеличением числа пчел-работниц в семье с половины мая до конца июля. Третий период связан с формированием в гнезде зимнего клуба пчел. Начинается он со времени резкого уменьшения числа пчел-работниц в гнезде после медосбора (в средней полосе имеется в виду медосбор с липы), примерно с конца июля — первых чисел августа до первой декады сентября. Четвертый период — изменения в пчелиной семье в течение зимы до начала откладки маткой яиц. Каждый из перечисленных периодов отличается качественным своеобразием.

ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ПЧЕЛИНОЙ СЕМЬИ ВЕСНОЙ

Первый период в годичном цикле пчелиной семьи представляет собой как бы обновление ее состава, замену зимовавших отмирающих пчел новым весенним их

поколением. Процесс этот начинается с первой откладки маткой яиц. Вначале матка откладывает в сутки 20—30 яиц. В результате ко времени выставки ульев из зимовника в гнезде оказывается отложенным не более тысячи яиц.

Пчелы-работницы по выставке из зимовника совершают очистительный облет, крайне необходимый им для освобождения задней кишки от экскрементов, накопившихся в ней за долгие зимние месяцы. С этой целью пчелы могут вылетать при довольно низкой температуре, например при 4° тепла.

Среди приспособлений пчелиной семьи к окружающей среде центральное место занимает ее способность использовать сравнительно короткий период цветения растений для создания настолько значительных запасов корма, что его с избытком хватает на всю зиму. Стоит появиться в природе цветущим растениям, как пчелы-работницы уже спешат пополнить нектаром запасы корма, семья как бы опасается внезапного прекращения медосбора, что, впрочем, нередко и случается в действительности. Поразительно быстрая реакция на появление нектара предполагает, что растения перед зацветанием находятся под контролем пчел. Контроль осуществляется всего несколькими пчелами-разведчицами. Их прилёт в гнездо с первыми каплями нектара служит стимулом для массового вылета пчел-работниц старшего возраста.

По сообщению Линдауэра (1952), из 159 пчел-работниц, находившихся под наблюдением, всего-навсего 9 отыскивали источник корма самостоятельно. Остальные же приступали к сбору нектара, лишь дождавшись успешного завершения поисковых полетов разведчиц. Так что массовый лёт пчел-работниц — это лёт наверняка, несомненный признак наличия медосбора.

Пчелы-разведчицы не принадлежат к какой-либо определенной возрастной группе. В случае необходимости разведчицей, по-видимому, становится пчела, в течение нескольких дней добывавшая корм. Ранней весной, а также поздней осенью, когда во многих местностях бывает обычно лишь очень скудный медосбор, число пчел-разведчиц, приходящихся на одну семью, значительно возрастает. В такую пору часто можно наблюдать пчел, летающих в разных направлениях на высоте 20—30 см над землей. Время от времени то одна, то другая стрелой промчится к привлекаемому ее цветку или какому-

либо другому окрашенному предмету и, как бы паря в воздухе, задержится ненадолго над ним, а бывает, и опустится на него. Напротив, в те дни, когда растения изобилуют кормом, даже вблизи крупных пасек не удастся заметить пчел-разведчиц. Сравнение способности отдельных пчел к обучению показывает, что последняя сильно варьирует. В лабиринтах одни пчелы осваивают путь гораздо быстрее, чем другие. Некоторые пчелы-работницы отличаются удивительной особенностью — они не в состоянии брать корм из какого-либо одного источника на протяжении длительного времени и постоянно разыскивают новый. Возможно, из таких особей и формируется основная группа пчел-разведчиц.

Сигнал, побуждающий к вылету за кормом, необходим не только для большинства пчел, впервые приступающих к добыванию корма. Даже группа пчел-сборщиц, приученных в опыте посещать кормовой столик в определенное время дня, начинает совершать регулярные рейсы по сигналу одной-двух сборщиц из их же числа, но вылетевших раньше остальных и как бы взявших на себя роль авангарда. Ко времени появления на кормовом столике сиропа пчелы-работницы, рассеянные до этого времени по разным углам гнезда, сходятся вместе и ждут вестей от своего авангарда, который, возвратясь, устремляется к ним. Первых капель сиропа, подтверждающих, что источник не оскудел и так же богат кормом, как и накануне, достаточно, чтобы вся группа приступила к делу.

Место ожидания и последующей передачи корма располагается в гнезде тем ближе к летку, чем ближе к улью находится кормовой столик. Пункты передачи корма внутри гнезда в уменьшенном масштабе воспроизводят размещение источников корма в пространстве относительно улья. Такая упорядоченность в передаче принесенного из разных источников корма позволяет молодым пчелам, еще только осваивающим летные трассы, присоединяться вначале к группам, посещающим самые близкие источники. Кроме положения в пространстве, другой признак корма — его аромат — вызывает дальнейшее обособление мест передачи корма.

Если побудить пчел-работниц двух групп посещать один и тот же кормовой столик, но собирать сироп с разным ароматом, то место передачи перестанет у них быть общим и разделится на два самостоятельных.

Посредством акта передачи корма пчела-сборщица доставляет приемщицам информацию тройкого рода: во-первых, о том, что в природе есть корм; во-вторых, о степени удаленности источника; наконец, в-третьих, о том, на цветки с каким ароматом следует опускаться. Дополнительная информация о местоположении источника корма передается танцем. Благодаря такой совершенной организации добычи корма исключается бесполезная растрата энергии многих особей пчелиной семьи.

Если в гнезде мало корма, то пчелы-работницы начинают вылетать за пыльцой и нектаром на первые зацветающие медоносные растения при 5°C. Такие вылеты обычно связаны с потерями пчел, так как, попадая в поле, они быстро цепенеют от холода. Поэтому важно, чтобы весной в гнездах было достаточно не только меда, но и перги.

При нормальных условиях пчелы-работницы начинают вылетать из улья при температуре не ниже 10°C в тени. Оптимальной же для их лёта в средней полосе страны является температура от 15 до 25°C. С повышением или понижением ее летная активность пчел снижается. Как уже упоминалось, по сравнению со средне-русской пчелой серая горная кавказская вылетает за нектаром и пыльцой при более низкой температуре.

Когда леток улья обращен на восток, солнце выманивает пчел из улья в холодное утро, и они могут застыть на цветках в еще не прогретом воздухе. При летке же, обращенном на север, солнце плохо прогревает переднюю стенку улья, вследствие чего пчелы поздно вылетают за кормом. В зависимости от местных условий улья на пасеке надо расставлять таким образом, чтобы утром при хорошо прогретом воздухе лучи солнца падали на леток, а в полдень улья затенялись бы деревьями или кустарниками. В таком случае световой день будет использован пчелами в наибольшей степени, если только метеорологические условия благоприятствуют выделению цветками растений нектара и созреванию пыльцы.

Как только пчелы начнут ранней весной собирать нектар, пыльцу и воду, яйценоскость матки значительно повышается. В частности, из данных таблицы 5 следует, что к концу первого месяца со дня выставки пчел (15 мая) среднесуточная яйценоскость матки увеличивается в 6 раз.

Таблица 5. Яйценоскость матки среднерусской пчелы (Тульская область, Тюнин, 1926)

Дата	Среднесуточная яйценоскость	Дата	Среднесуточная яйценоскость
15/IV	200 яиц	25/VI	1000 яиц
25/IV	500	5/VII	500
5/V	1000	15/VII	400
15/V	1200	25/VII	300
25/V	1350	5/VIII	250
5/VI	1450	15/VIII	200
15/VI	1500		

С усилением выращивания расплода увеличивается работа пчел, ускоряется изнашивание их организма и наступление смерти. Обычно в течение первого месяца после выставки из зимовника все перезимовавшие пчелы-работницы сходят на нет (табл. 6).

Таблица 6. Последовательность замены зимовавших пчел-работниц новым их поколением (данные Тульской опытной станции)

Дата осмотра	Среднее (по 10 семьям) число обнаруженных при осмотре пчел-работниц	Из них			
		появившихся весной молодых		старых зимовавших	
		число пчел-работниц	в процентах к общему количеству пчел-работниц	число пчел-работниц	в процентах к общему количеству пчел-работниц
13—17/IV	8642	1000	11,5	7641	88,5
23—27/IV	7911	1930	24,4	5981	75,6
4—8/V	7600	3765	49,5	3835	50,5
14—21/V	9525	9327	97,2	198	2,8

Из данных таблицы 6 следует, что хотя в количественном отношении общее число пчел-работниц в половине мая (9525) не столь значительно отличается от числа их, находившихся в семье к половине апреля (8642), зато за истекшие недели произошло резкое изменение в качественном их составе: к половине мая все зимовавшие пчелы-работницы почти полностью исчезли, за небольшим исключением (2,8%), и постепенно заменились новым, весенним поколением.

Весенняя смена пчел-работниц происходит значительно быстрее и незаметнее в сильной семье, тогда как в

слабой она протекает гораздо дольше; пчелиная семья при этом не растет и нередко слабеет.

В весеннее время следует хорошо утеплять ульи, иначе при выращивании расплода много пчел-работниц будет оставаться в гнезде для поддержания здесь необходимой температуры, что неблагоприятно отразится на летней деятельности пчелиной семьи.

ОСОБЕННОСТИ ПОВЕДЕНИЯ ПЧЕЛИНОЙ СЕМЬИ В ВЕСЕННЕ-ЛЕТНИЙ ПЕРИОД

С половины мая начинается новый этап в развитии пчелиной семьи, характеризующийся увеличением числа пчел в ней, причем число нарождающихся особей превышает число отмирающих. Поэтому его называют периодом роста. Весенне-летний период — один из наиболее важных этапов в жизнедеятельности пчелиной семьи, имеющих непосредственное отношение к практике пчеловодства. В этот период в семьях накапливается основная масса пчел-работниц, которая при создании благоприятных условий с успехом может быть использована для получения меда или опыления сельскохозяйственных растений.

Рост пчелиных семей происходит с конца мая и до конца июля. Этот период характеризуется и наиболее высокой яйценоскостью матки. По наблюдениям, отраженным в таблице 5, максимум яйценоскости приходился на половину июня (1500 яиц в сутки), после чего количество откладываемых маткой яиц неуклонно снижается. Численность пчелиной семьи достигает своего максимума к половине или к концу июля. Далее отмечается значительное сокращение силы семей: наступает подготовительный период к приближающейся зимовке.

На рисунке 95 показано соотношение между яйценоскостью матки, количеством расплода (открытого и печатного) в семье и числом пчел-работниц на протяжении трех периодов годичного цикла. Хотя для разных лет, особенно для других в географическом и климатическом отношении регионов, несомненно, должны наблюдаться отклонения от описываемого здесь хода изменений в пчелиной семье, тем не менее в качестве ориентировочных приведенные выше данные представляют интерес. Изменение численности пчел-работниц в семьях в

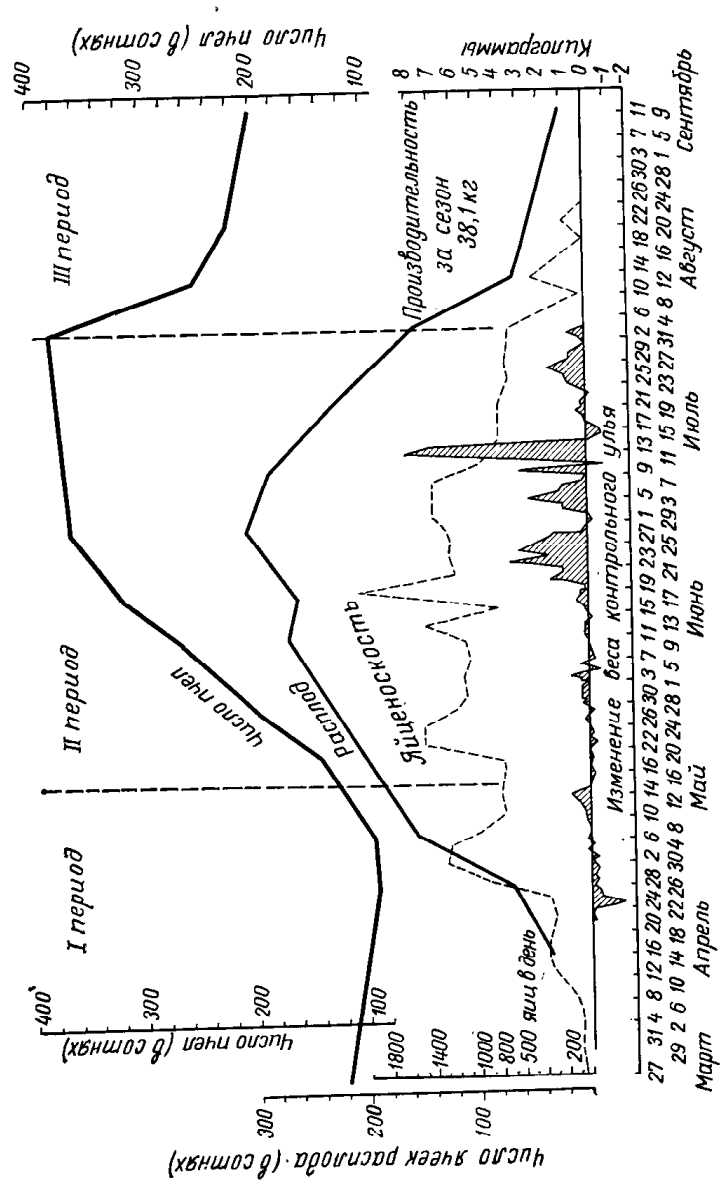


Рис. 95. График сезонных изменений численности пчел, расплода всех возрастов и суточной яйценоскости матки в семье (№ 16) среднерусской пчелы (по Ф. А. Тюнину, с небольшими изменениями, Тульская опытная станция, 1926).

течение весенне-летнего сезона обусловлено многими факторами, такими, как продолжительность жизни пчел-работниц, исходное к началу весны число их в семье, характер цветения медоносных растений, интенсивность медосбора, возраст матки, наследственные признаки матки и пчел-работниц, яйценоскость матки, погодные условия и др.

Для сравнения с данными Тульской опытной станции на рисунках 96 и 97 приведены графики сезонных изменений среднесуточной яйценоскости матки, численности

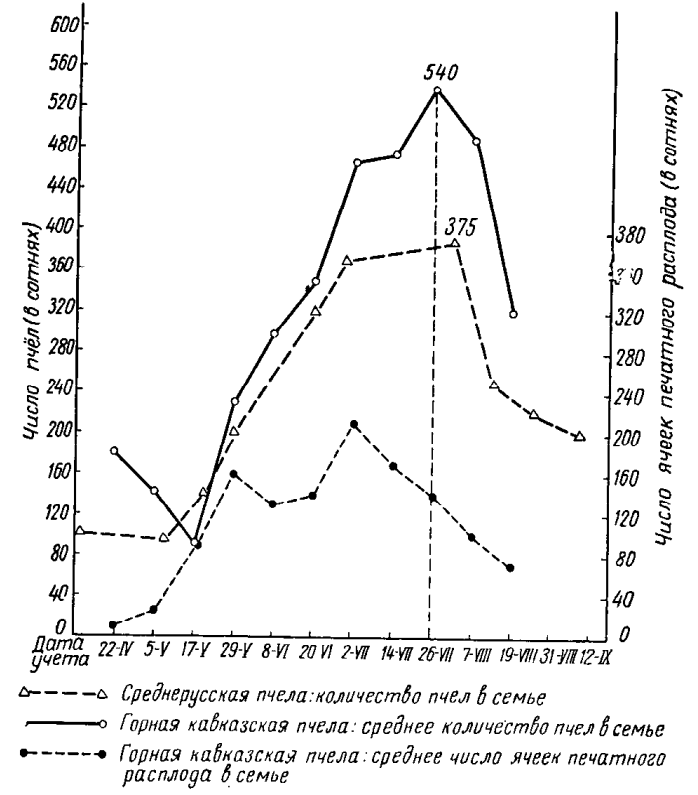


Рис. 96. Сезонные изменения численности особей среднерусской пчелы (№ 16, Тула, 1926) и горной кавказской пчелы (усредненные данные по четырем семьям; Звенигородская биостанция Московского университета, 1967).

Матки подопытных семей кавказской пчелы вывелись в 1966 г. на Звенигородской биостанции, чистопородные; пчелы-работницы в результате неконтролируемого спаривания, возможно, метисы. Вертикальной чертой показано, что максимальная численность особей среднерусской пчелы и кавказки в условиях умеренной зоны приходится на вторую половину июля. Практически же, как видно из хода кривых, численность особей в семьях обеих пород была близка к максимуму к началу и половине июля.

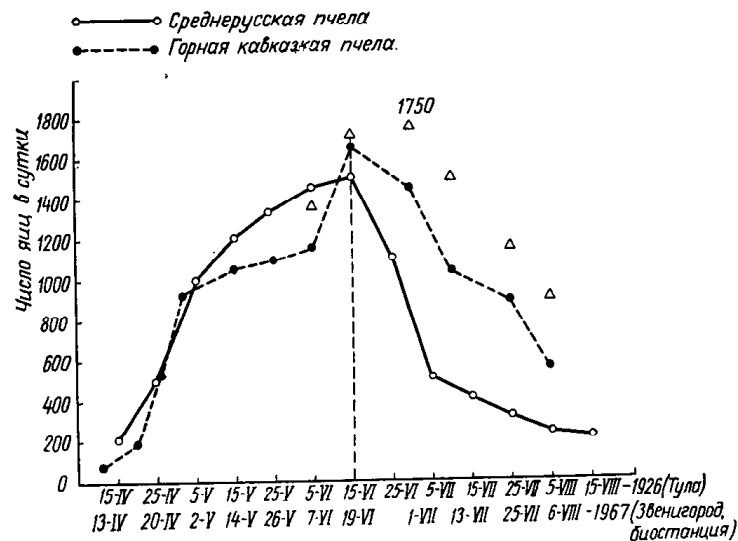


Рис. 97. Сезонные изменения среднесуточной яйценоскости маток среднерусской пчелы, по усредненным данным учета восьми семей (Тульская опытная станция, 1926), и горной кавказской пчелы, по усредненным данным учета четырех семей (Звенигородская биостанция Московского университета, 1967).

взрослых особей и печатного расплода в семье серой горной кавказской (мегрельской) пчелы (по данным учета четырех семей с матками, выведенными на Звенигородской биостанции Московской области).

Обращает на себя внимание поразительное сходство кривых численного состава пчелиных семей двух разных пород в умеренной зоне, горной кавказской в Московской области и среднерусской в Тульской. Общие черты проявляются и в направлении хода кривых, совпадают и даты минимума и максимума численности взрослых пчел и расплода на протяжении весенне-летнего сезона. Более высокий ход кривой расплода для среднерусской пчелы (рис. 95) объясняется тем, что в учет его входил и печатный и открытый расплод. Еще одна общая особенность заключается в том, что сначала кривая численности взрослых пчел в гнезде во втором периоде поднимается довольно круто, что соответствует ускоренным темпам их нарастания. По достижении некоторого уровня численности особей (для семьи среднерусской пчелы это 30 000 пчел-работниц, для кавказской

несколько более 45 000) наблюдается более пологий ход кривых до точки максимума. Из этой аналогии следует вывод, что жизненный цикл кавказской пчелы при интродукции в умеренную зону в основном подчиняется закономерностям новой климатической зоны. Разница между сравниваемыми породами обнаружилась в максимальных значениях численности пчел в семье. Для среднерусской популяции оно приблизилось к 40 000 пчел-работниц, тогда как для кавказской средний максимум достиг 54 000, а по отдельным семьям — более 65 000.

В жизнедеятельности пчелиной семьи в весенне-летний период исключительно большую роль играет летняя активность пчел-работниц. Главный фактор, побуждающий их к вылету из гнезда, — естественная потребность в добывании нектара и пыльцы в цветках растений. При роении пчелы-работницы вместе с маткой вылетают для поселения в новом жилище. Нуждаются они также в полетах за водой, которую используют при питании и для регулирования температуры и влажности воздуха в гнезде. В природе они разыскивают и собирают смолистые вещества (прополис). Пчелы-работницы вынуждены вылетать из гнезда и для защиты семьи от врагов. Наконец, полет им необходим для оставления прежнего гнезда в тех случаях, когда возникает угроза гибели пчелиной семьи, например при нападении каких-либо животных из млекопитающих (грызунов и др.), насекомых (ос, шершней, муравьев), при разрушении сотов воициной молью и т. п.

Первые вылеты молодых пчел-работниц из гнезда носят название ориентировочных. Вылетающие при этом пчелы держатся сначала вблизи улья на расстоянии 2—2,5 м, повернувшись головой к летку. Полетав несколько минут, они возвращаются в улей. Во время ориентировочных облетов пчелы-работницы выбрасывают каловые массы из кишечника. Последующие ориентировочные облеты совершаются на более дальние расстояния и становятся более продолжительными (до 25 минут). Ориентировочные облеты служат средством запоминания положения своего жилища, окружающих предметов, особенностей местности, находящейся в пределах полета пчел-работниц. Первые ориентировочные облеты они совершают в возрасте 5—15 дней. В нормальных условиях вылетать за нектаром, пыльцой, во-

дой пчелы-работницы начинают в возрасте 14—21 дня. Если семья по той или иной причине лишается летных пчел, то за пищей вылетают пчелы-работницы в более раннем возрасте — шестидневные и моложе. Вылеты пчел-работниц в очень молодом возрасте наблюдаются и при обильном медосборе.

Приносимая пчелами в улей вода входит в состав пищи рабочих и трутневых личинок старшего возраста. Особенно значительна потребность пчелиной семьи в воде весной, в период воспитания расплода, при условии незначительного притока в улей нектара. Замечено, что ранней весной пчелы-работницы иногда вылетают в поисках воды при температуре 6—8°C. Для предотвращения их гибели при полете за водой в холодную погоду рекомендуется устраивать на пасеках поилки. Иногда у пчел-работниц появляется потребность в соленой воде; поэтому, кроме обычных, следует ставить поилки с подсоленной водой (5 г соли на 1 л воды).

Сбор пчелами-работницами пыльцы вызван тем, что переработанная из нее в гнезде перга — единственный источник белково-витаминного корма, без которого существование семьи вообще невозможно. Пергу усиленно потребляют пчелы-кормилицы, занятые воспитанием личинок; в пище последних видное место занимает молочко, секретлируемое железами пчел-кормилиц. Без перги не могут функционировать железы, выделяющие молочко. Нормальное выделение воска без потребления пчелами-работницами перги также невозможно. В этом случае перга необходима для развития восковых желез и для восстановления изношенных тканей. Наблюдения показывают, что полноценное развитие всех особей пчелиной семьи осуществляется при постоянном поступлении цветочной пыльцы или при достаточных запасах перги в гнезде. При недостатке цветочной пыльцы уменьшается число воспитываемых личинок, а при полном отсутствии ее прекращается воспроизведение потомства. Нектар растений, переработанный пчелами в мед, — источник углеводного питания. Пока в природе выделяется нектар, а в гнезде есть место для складывания нектара и меда, пчелы не прекращают полетов за нектаром и накапливают мед в гнезде в количестве, далеко превышающем потребности пчелиной семьи. На этой особенности поведения пчел-работниц основано все пчеловодство.

Одна и та же пчела может добывать корм в течение нескольких дней подряд на определенном ограниченном участке. Обнаружено это было при наблюдениях за пчелами-работницами, индивидуально помеченными пятнышками краски различных цветов (Мюллер, 1882).

В другом опыте (Бонье, 1906) индивидуально метили всех пчел-работниц, которые собирали корм с цветков гречихи на 4—5-метровой полосе среди большого гречишного поля. На следующий день наблюдали за распределением меченых пчел, по-прежнему летавших на поле. Было обнаружено, что почти все пчелы, посещавшие полосу гречихи, оказались мечеными; исключение составляли несколько пчел по краям полосы. Ни одна из меченых пчел не посещала цветки гречихи, удаленные от опытной делянки более чем на 4—5 м. Таким образом, каждая из этих пчел добывала корм на относительно небольшом участке. В последующих опытах пчел метили массовым способом (термин «массовое» употребляется в противоположность термину «индивидуальное» для различия групп пчел. Все пчелы внутри каждой группы при массовом мечении несут сходные метки, так что различить отдельных особей можно лишь в редких случаях; при индивидуальном же мечении каждую пчелу можно отличить от другой). В опытах меченые пчелы неизменно возвращались к цветкам, находящимся в радиусе 9 м от того места, на котором проводилось мечение во время сбора корма. Раз за разом, а часто изо дня в день пчелы возвращались к участку с медоносным растением площадью в несколько квадратных метров. При значительной густоте растений, т. е. при обилии раскрытых цветков, расположенных в непосредственной близости друг к другу, площадь посещаемого пчелами участка не превышает 9 м². Они постоянно возвращались к тому цветущему кусту, на котором были первоначально помечены.

Итак, пчела-сборщица обычно не блуждает, как придется, по всему цветущему полю, но добывает корм на небольшом участке. Размеры ее кормовой площадки зависят от существующих в данное время условий. Если цветки редкие, то кормовая площадка пчелы-сборщицы, гораздо обширнее, чем в том случае, когда цветущие растения растут на близком расстоянии одно от другого. На размеры кормовой площадки оказывает влияние также количество нектара и пыльцы, доступных для пчелы в каждой цветке. Иногда кормовой площадкой одной и даже нескольких сборщиц служит одно цветущее растение, изобилующее кормом. Таким богатым источником нектара порою служит соцветие подсолнечника, а недавно распустившийся цветок мака часто в избытке снабжает пчелу пыльцой.

Если запасы пищи в цветках тех или иных растений подходят к концу, то пчелы, посещающие эти цветки,

стремятся расширить свои кормовые площадки так, чтобы они включали больше цветков. В том же случае, когда запасы оказываются исчерпанными, пчелы хотя и вынуждены искать корм где-то в другом месте, тем не менее время от времени продолжают наведываться на прежние, теперь уже оскудевшие, цветки и искать в них корм.

Успех того или иного пчеловодческого хозяйства во многом зависит от наличия в окрестностях значительных площадей медоносных растений, таких, как липа, гречиха, белый клевер, донник, малина, кипрей и др., массовое цветение которых обуславливает так называемый главный медосбор. Во время такого медосбора пасеку надо располагать не далее 2—2,5 км от главных медоносных растений. При большем расстоянии значительная часть собранного нектара будет расходоваться на восстановление энергии самих пчел-сборщиц.

При благоприятных условиях погоды пчела-сборщица, по Паркеру, ежедневно совершает в среднем 13,5 полета, а при неблагоприятных условиях — только 7 полетов. Продолжительность одного полета вместе с временем пребывания между полетами в улье в среднем составляет 45,5 мин, а продолжительность рабочего дня около 10 ч. При неблагоприятных условиях продолжительность одного вылета составляет 65 мин, а рабочий день равен 7,5 ч. Время, затрачиваемое пчелой-сборщицей на сбор нектара для наполнения медового зобика во время одного полета, равно 21 мин, а при неблагоприятных условиях — 37 мин. Согласно имеющимся данным, за один полет пчела может принести в медовом зобике 50—60 мг нектара (по другим данным, 40 мг). Предполагают, что не весь нектар сборщица передает пчелам-приемщицам, а задерживает в медовом зобике около 10 мг для расходования при новом вылете. Таким образом, за 10 вылетов в течение дня пчела-работница может принести 300—400 мг нектара, а за всю лётную жизнь 6000—8000 мг, или 6—8 г нектара. При переработке нектара из этого его количества в лучшем случае получится 3—4 г меда. Принимая во внимание, что приблизительно 30% всех пчел-работниц семьи занимается сбором нектара, можно заключить, какое значение для успешного медосбора имеет сила пчелиной семьи. По наблюдениям за полевой деятельностью пчел-работниц одной семьи, 50% всех сборщиц занимались только

сбором нектара, 25% собирали только пыльцу и 17% одновременно собирали и нектар и пыльцу.

Из практики известно, что хорошая семья при обильном медосборе может принести в улей в течение дня 10—15 кг нектара.

Условия погоды оказывают большое влияние на лётную активность пчел. При сильном ветре лёт их снижается на 30%. Обычно пчелы не вылетают при температуре +10°C, но ранней весной при недостатке перги и воды они могут вылетать и при более низкой температуре. По наблюдениям Кожевникова (1929), за нектаром на вербу и хохлатку пчелы весной вылетали при +4,3°C; некоторые из них при этом погибали от холода. Самая благоприятная для лёта пчел погода, по данным Тульской опытной станции, от +15 до +20°C. При температуре +29°C пчелы перестают летать. Температура и влажность могут оказывать и косвенное влияние на лёт пчел (выделение нектара растениями находится в прямой зависимости от температуры, влажности и других факторов). В свою очередь, их лётная деятельность усиливается при обилии нектара в природе и резко ослабляется при его отсутствии.

Среди многих факторов, обеспечивающих нормальную жизнедеятельность пчелиной семьи, особо важную роль играет температура внутри гнезда. Известно, что при выращивании расплода пчелы поддерживают относительно постоянную температуру, около +35°C. Характерно, что пчелы-работницы стремятся поддерживать в гнезде с расплодом температуру на уровне +35°C. Каждая пчела-работница в состоянии воспринимать колебание температуры в 0,2°C. Когда обнаруживается отклонение от оптимальной температуры в сторону понижения, пчелы, находящиеся на ячейках с расплодом, своеобразным движением крыльев повышают температуру. При отсутствии расплода в зимнее время температура в гнезде может значительно снижаться.

Тонкие приспособления существуют в пчелиной семье и для предотвращения перегрева. Например, в условиях опыта при неожиданном повышении температуры часть пчел, находившихся в улье, начинает выбрызгивать мелкие капельки воды; другие манипулируют с водой на хоботке, попеременно то расправляя, то складывая его, и таким путем растягивают каплю воды в пленку; третьи — машущими движениями крыльев создают воз-

душные токи, направленные из улья, что способствует лучшему испарению влаги и снижению температуры гнезда. Для продолжения таких действий необходим приток в улей новых порций воды. Последнее достигается тем, что пчелы приносят в медовом зобике воду и передают ее с хоботка на хоботок ульевым особям. Замечено, что сборщицы воды не входят в гнездо и, следовательно, не знают температуру в гнезде; стимулы, под влиянием которых они или продолжают усиленно приносить воду, или сокращают полеты за водой, создаются следующим образом. Если пчелы-приемщицы поспешно принимают отрыгнутую сборщицей каплю воды, то последняя, отдав воду, начинает усиленно танцевать у летка, указывая танцами направление к источнику воды. Тем самым в принос воды вовлекаются новые группы пчел-работниц. При снижении температуры внутри гнезда в результате терморегуляции ульевые пчелы начинают менее охотно принимать воду от сборщиц или вообще перестают принимать ее. Для сборщиц воды это служит сигналом того, что потребность семьи в воде или снизилась, или совсем исчезла, и они перестают приносить ее. Установлено, что принос воды для целей терморегуляции осуществляется теми же пчелами, которые приносят воду в улей для других целей, в частности для приготовления личиночного корма.

При обильном приносе нектара, в котором часто содержится более 50% воды, потребность пчелиной семьи и для терморегуляции и для приготовления пищи удовлетворяется за счет влаги, приносимой с нектаром.

На основе измерений температуры тела отдельно взятых пчел (Эш, 1960) получены дополнительные данные о регулировании температуры в гнезде. Измерения проводились посредством термоэлементов, отличающихся небольшой теплоемкостью и незначительной теплоотдачей. Термоэлементы вводили сквозь хитин в тело подопытных пчел-работниц или закрепляли снаружи каинифолью с воском. Кроме температуры тела пчел, измеряли температуру воздуха возле них на расстоянии 1,5—2 см от грудного отдела. В некоторых случаях измеряли и температуру брюшка пчел. Результатами измерений температуры пчелы-сборщицы непосредственно после того как она садилась на кормовой столик, установлено характерное соотношение между температурой ее тела, наружной температурой и удаленностью корма. Температура груди пчелы-сборщицы оказалась на 6—15°C выше наружной температуры. С повышением температуры воздуха повышалась и температура тела пчелы до тех пор, пока не достигала 35—37°C. После этого, несмотря на продолжающееся повышение наружной температуры, температура тела пчелы не только не повышалась, но даже снижалась. Не снижалась темпе-

ратура тела сборщиц, прилетавших на кормушку, расположенную в 50 м от улья. Температура тела пчел, впервые прилетавших на кормовой столик, была на несколько градусов ниже, чем у сборщиц, уже совершавших танцы в улье. После 4—5 посещений кормушки температура у повичков выравнивалась с температурой опытных пчел-сборщиц. Температура брюшка пчелы иногда была выше наружной на 7°C, но во всех случаях ниже температуры груди. Температура груди пчел-танцовщиц достигала 29—39°C, а температура их брюшка была на 6—10°C ниже. Температура пчел, находившихся на участке сота, до начала танца была ниже температуры «танцовщиц». У пчел, сопровождавших «танцовщицу», температура груди постепенно повышалась, как и у особей, готовящихся к полету. Замечено, что незадолго перед вылетом каждый раз при сокращении с «танцовщицей» во время фазы виляния пчелы жужжали. Жужжат часто пчелы и в тех случаях, когда перед вылетом из улья температура их тела не достигает определенного уровня.

Для определения роли отдельных пчел в поддержании температуры гнезда некоторые из них подвергались длительному наблюдению (в течение трех недель). Подопытных пчел извлекали из улья и к верхней стороне их грудного отдела, как указывалось выше, приклеивали термоэлемент. Второй термоэлемент вводили между третьим и четвертым брюшным сегментами. Третий термоэлемент закрепляли над грудным отделом сверху, на расстоянии 1—1,5 см от него. Затем подопытных пчел снова подсаживали в улей.

Установлено, что у пчел, сидящих на сотах в бездеятельном состоянии, не было разницы в температуре груди, брюшка и окружающего воздуха (на расстоянии 1—1,5 см от груди). Температура сота, на котором находились пчелы, могла быть на несколько градусов выше или ниже температуры тела пчел. Летом температура бездеятельных пчел колебалась между 20 и 36°C. Более оживленное передвижение пчел по кругу вызывало повышение температуры груди на 1—2°C по сравнению с брюшком, сотами и окружающим воздухом.

Пчелы, поддерживающие постоянную температуру в гнезде с расплодом, едва отличаются по своему поведению от бездеятельных особей. Изредка наблюдается покачивание ими брюшка или расправление крыльев. Некоторые из них сидят на соте с расплодом без какого-либо контакта с другими пчелами и время от времени немного подаются вперед. Другие гирляндой висят над сотами, причем каждая пчела передними ногами прицепляется к задним ногам находящейся впереди нее особи.

Установлено, что температура груди пчелы повышается ступенчато, многочисленными скачками на несколько градусов по сравнению с температурой сота, а затем снова снижается до уровня температуры сота с расплодом. Разница между температурой груди пчелы и окружающего ее воздуха (на расстоянии 1—1,5 см над грудью пчелы) может достигать 10°C.

Высокая теплоемкость сотов с расплодом и большое скопление пчел содействует поддержанию сравнительно постоянной температуры в гнезде с расплодом (о регулировании температуры в зимнее время см. стр. 273). В сильной семье создаются оптимальные температурные условия для развития расплода.

Из приведенного выше следует, что на получение меда от медоносной пчелы при обильном выделении

растениями нектара можно рассчитывать в том случае, если к периоду цветения основных медоносных растений в хозяйстве будут хорошие, сильные семьи. Последнее же достигается при содержании в течение круглого года сильных здоровых пчелиных семей, обеспечивающих себя доброкачественными запасами меда и перги на зимнее время и выкармливающих многочисленное поколение молодых пчел, способных легче переносить длительную зимовку в условиях умеренной зоны и сохранять жизнеспособность в весеннее время. Слабые или роящиеся во время главного медосбора семьи не могут накопить таких запасов меда, чтобы часть его была использована хозяйством.

Свойства разных пород медоносной пчелы, такие, как плодовитость маток, характер сезонных изменений численности семей, приспособленность к посещению каких-либо определенных растений, видовой состав медоносов, — все эти и другие обстоятельства следует учитывать при рациональном ведении пчеловодческого хозяйства.

ПОВЕДЕНИЕ ПЧЕЛИНОЙ СЕМЬИ ОСЕНЬЮ И ЗИМОЙ

Третий период в жизни пчелиной семьи начинается по окончании медосбора. Он сопровождается резким снижением ее численности, что является следствием повышенной затраты пчелами-работницами энергии на полеты за нектаром, пыльцой и их переработку, а также на воспитание личинок. В поведении пчелиной семьи проявляются новые стороны. Из семей, в которых имеются матки, изгоняются трутни (рис. 98); лишь в безматочных семьях они остаются на зимовку. Пчелы-работницы становятся менее активными, прополисуют гнездо. Матка к концу августа прекращает откладку яиц. Переход пчелиной семьи перед зимовкой в пассивное состояние носит приспособительный характер. Установлено, что продолжительность жизни пчел-работниц, затрачивавших энергию на воспитание расплода осенью, сокращается; у них быстро развиваются, а затем дегенерируют гипофарингеальные железы; их жировое тело беднее резервными веществами по сравнению с жировым телом пчел, не принимавших участия в воспитании расплода.

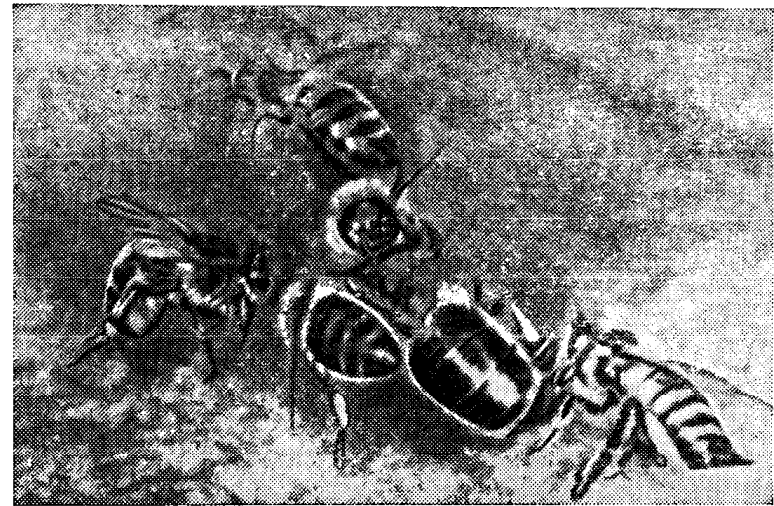


Рис. 98. Трутень, оттаскиваемый пчелами-работницами от гнезда.

Наиболее жизнестойкими во время зимовки и ранней весной оказываются пчелы-работницы, которые осенью не расходуют свою энергию на сбор нектара и выкармливание расплода. У них и в зимнее время остаются развитыми гипофарингеальные железы и жировое тело. Несмотря на продолжительную зимовку, пчелы последней категории оказываются физиологически молодыми, так как сохраняют до весны способность к выполнению всех необходимых функций — по воспитанию расплода, возведению построек и полету за кормом. Поэтому следует всячески стремиться к тому, чтобы к концу летнего сезона пчелы-работницы в семье были молодыми не только по возрасту, но и по физиологическому состоянию, т. е. сохранившими свою энергию. Такие пчелы в условиях средней полосы накапливаются за счет расплода, развивающегося из яиц, отложенных маткой во второй половине августа.

Осенью, когда устанавливается длительное похолодание (температура наружного воздуха около 12°C и ниже), прекращается активная жизнедеятельность пчелиной семьи. Пчелы-работницы перестают вылетать из улья и собираются в гнезде в форме плотного скопления, называемого зимним клубом. В средней полосе ев-

ропейской части Союза это обычно происходит во второй половине октября. Формирование зимнего клуба — одно из важнейших биологических свойств медоносной пчелы, способствующее выживанию пчелиной семьи в неблагоприятных условиях зимнего времени, продолжающегося несколько месяцев. Только путем образования клуба пчелиная семья может осуществлять терморегуляцию в пределах, обеспечивающих замедленную трату энергии, экономное потребление корма и соответствующий газообмен. Осенью клуб чаще всего собирается вблизи летка, так как в этой части гнезда обычно еще находится последний расплод. Пчелы-работницы в зимнем клубе располагаются в улочках между сотами, а при более сильном похолодании залезают в пустые ячейки, что содействует большему уплотнению клуба. Потребляя запасы меда, клуб пчел медленно передвигается вдоль улочек.

Температурный режим зимнего клуба. На протяжении всего зимнего периода температура внутри клуба редко падает ниже 20°C и обычно колеблется в пределах от 20 до 30°C .

Так, по наблюдениям Тульской опытной станции, максимальная температура зимнего клуба достигала $+32,4^{\circ}\text{C}$, минимальная опускалась до $+10,7^{\circ}\text{C}$ (средняя — плюс 21 — 22°). По Армбрустеру (1922) и другим исследователям, температура зимнего клуба в пространстве между пчелами при наружной температуре, равной минус 20°C , колеблется в пределах от $+10$ до $+36^{\circ}\text{C}$.

Тепло в клубе образуется, по-видимому, автоматически, как побочный продукт обмена веществ составляющих его индивидов, подобно тому, как сразу же повышается температура тела пчелы-работницы, взятой с поверхности клуба, если накормить ее медом. При отсутствии расплода клуб приобретает почти сферическую форму. При уплотнении пчел в клубе его поверхность уменьшается и тем самым снижается скорость отдачи тепла. Чем ниже окружающая температура, тем меньше становится клуб.

При повышении температуры наружного воздуха или воздуха в зимовнике клуб расширяется, оказываясь более рыхлым. При чрезмерном повышении окружающей температуры зимний клуб может преждевременно распасться, что грозит рядом отрицательных последствий (излишнее потребление корма, возбуждение, понос пчел

и даже гибель семьи). Для нормального течения зимовки температуру воздуха в зимовнике следует поддерживать в пределах от 0 до $+4^{\circ}\text{C}$.

Важно, чтобы на пути своего продвижения клуб постоянно находил необходимые запасы корма. Считают целесообразным оставлять в каждой рамке не менее 2 кг меда, а всего в гнезде на зиму не менее 16 — 18 кг.

Обстоятельное изучение температуры пчел-работниц в зимнем клубе провел с декабря 1958 г. по март 1959 г. Эш. Подопытные пчелы могли передвигаться в клубе с закрепленными на их теле термoelementами, т. е. как бы на привязи. Отдельные пчелы находились под наблюдением от 15 дней до 3 недель.

Согласно наблюдениям Эша, в зимнем клубе пчелы-работницы большей частью висят неподвижно, временами слегка покачивая брюшком. В самом центре клуба температура поддерживается на уровне 36°C . Температура тела пчел-работниц никогда не падала ниже $+18^{\circ}\text{C}$, хотя нередко температура внутри улья вблизи летка опускалась до -5°C , и подопытные пчелы в такие дни оказывались в наружной части клуба. Без видимого повода и нерегулярно происходит перемещение пчел с периферии внутрь клуба. В центре клуба пчелы остаются разное время, в некоторых случаях до 12 ч. Они перемещаются на периферию либо минут за 20, либо удаляются от центра медленно, часами.

Динамика температуры пчелы-работницы такова. Когда она находится на поверхности клуба, то значения температуры ее груди, брюшка и воздуха в $0,5$ см над грудью очень близки друг к другу; температура груди только на 1 — 2°C превышает остальные температурные показания. По мере продвижения пчелы-работницы внутрь клуба температура ее тела постоянно повышается, особенно возрастает температура груди. Когда она проникает в середину клуба, температура груди оказывается на 3 — 6°C выше температуры брюшка.

Температура груди пчел-работниц зимнего клуба колеблется в пределах от $+20$ до $+36^{\circ}\text{C}$. Из 146 ч наблюдений была определена средняя относительная продолжительность температур, зарегистрированных в груди работниц, причем преобладающей оказалась температура 28 — 29°C .

Беспокойство, причиняемое зимнему клубу стуком по улью или раскрыванием его, на что ближайšie пчелы отвечают жужжанием, вызывает повышение температуры их груди, брюшка и окружающего воздуха (температура груди повышается на 8 — 10°C). Минут через 20 исходное состояние восстанавливается.

Вероятно, температура груди пчелы-работницы выравнивается с температурой брюшка только во время ее недейтельного состояния. Во всех других случаях температура груди значительно выше температуры брюшка. Повышение же температуры брюшка по сравнению с окружающим воздухом ($0,5$; $1,0$ и $1,5$ см над грудью пчелы) есть следствие более высокой температуры груди. По-видимому, грудной отдел пчелы служит источником тепла. Электрофизиологическим методом установлено, что тепло вырабатывается пчелой вследствие сокращений грудной мускулатуры (жужжание работниц совпадало с периодами нагревания). Обмен веществ (метаболизм) в

мышцах крыла пчел протекает на очень высоком уровне. Так, если максимальная степень метаболической активности в мышцах ног человека составляет 50—60 кал на 1 г живой массы в 1 ч, то средний уровень активности в мышцах крыла пчелы-работницы достигает 2400 кал на 1 г массы в 1 ч.

Способность к регулированию температуры проявляется даже у небольших групп пчел-работниц. Даже 25 особей могут поддерживать температуру +36°C. Потребление ими сахара в течение суток находится в обратной зависимости от температуры воздуха: с повышением окружающей температуры потребление сахара пчелами уменьшается (Фри и Бот, 1958). С повышением температуры воздуха уменьшается и потребление работницами кислорода. Отрицательная связь потребления кислорода с высокой температурой была доказана в опытах с 200 пчелами-работницами, заключенными в стеклянный цилиндр (Парон, 1909).

Тип теплового режима отдельной пчелы-работницы.

В силу того, что и в летнем гнезде и в зимнем клубе температура тела пчелы-работницы в состоянии покоя приближается к температуре окружающего воздуха, пчелы не могут быть отнесены к животным с постоянной температурой тела (гомойотермным). Они ближе стоят к животным с непостоянной температурой тела (пойкилотермным). Некоторые рассматривают медоносную пчелу как гетеротермный организм, имея в виду, что у таких организмов температура тела хотя и непостоянна, но может изменяться в зависимости от потребностей. В этом отношении пчел-работниц сравнивают с летучими мышами.

Газовый режим зимнего клуба. Внутри зимнего клуба концентрация углекислого газа достигает 3—4%, а концентрация кислорода — около 18%. Приспособленность зимующего сообщества медоносной пчелы к высокой концентрации углекислого газа связана с тем, что повышенное содержание углекислоты действует замедляющим образом на процессы обмена веществ, вследствие чего уменьшается трата энергии, потребление пищи, предупреждается переполнение задней кишки. В результате создаются условия для жизнестойкости пчелиной семьи в зимнее время.

Поведение зимнего клуба в конце зимовки. Зимний период продолжается в умеренной зоне 5—6 месяцев, но изменения в поведении пчелиного клуба происходят значительно раньше наступления теплых весенних дней. В течение зимы в средней полосе расплода в гнезде медоносной пчелы, как правило, не бывает. Начало откладки маткой яиц в конце зимы непостоянно по годам

для одних и тех же пчелиных семей. Сроки начала яйцекладки маток разных семей в одном году также не совпадают.

В частности, по двухлетним наблюдениям Ф. А. Тюнина (1926) для Тулы, матки начинают откладку яиц в конце февраля. Как только появляются в гнезде первые яйца, поведение зимнего клуба сильно изменяется. Температура внутри него повышается до 34—35°C и поддерживается на постоянном уровне (температура же наружного воздуха с 27 апреля по 1 июля колебалась от +3 до +28,6°C).

С появлением в гнезде семьи расплода клуб становится рыхлым, работницы начинают свободно перемещаться в нем. На поддержание постоянной температуры в гнезде и кормление личинок пчелы-работницы затрачивают больше энергии, для чего начинают потреблять и больше корма. Наступает критический период в жизни пчелиной семьи, обусловленный опасностью переполнения задней кишки неперевавшими остатками пищи. Так, по исследованиям Тюнина, к концу зимовки масса содержимого задней кишки равна 43,37 мг, что составляет 46,3% живой массы пчелы-работницы. Переполнение кишечника пчелы сверх указанного предела приводит к нарушению жизненных процессов, возникновению поноса, повышенному возбуждению и даже гибели пчелиной семьи. Ненормальные явления в ней во время зимовки вызываются прежде всего недоброкачественным кормом, например, падевым медом, который не только служит причиной преждевременного переполнения задней кишки, но и оказывает токсическое действие на кишечник пчелы.

Беспокойство, причиняемое стуком, грызунами, чрезмерная сухость воздуха в зимовнике или избыточная влажность воздуха (нормальная относительная влажность 85%) — все это может неблагоприятно повлиять на ход зимовки.

При наступлении относительно теплой погоды (+12—14°C в тени) пчел выносят из зимовника, и происходит так называемый очистительный облет, во время которого пчелы выбрасывают из кишечника накопившиеся за зиму экскременты.

Из особенностей жизнедеятельности пчелиной семьи в зимнее время вытекают и выводы практического характера. Осенью в составе ее должны быть молодые пчелы-работницы. В конце летнего сезона следует комп-

лектовать на зиму пчелиные семьи с достаточным числом пчел-работниц, так как сила семьи весной находится в зависимости от ее численности перед зимовкой. Слабые по числу пчел-работниц семьи, например массой 0,5 кг (5000 пчел-работниц), часто погибают или во время зимовки, или весной после выставки из зимовника. Перезимовавшие слабые пчелиные семьи очень медленно развиваются весной, так как количество расплода в это время находится в прямой зависимости от числа пчел-работниц в семье и мало зависит от качеств матки. Максимальное число пчел-работниц слабые семьи наращивают со значительным опозданием по сравнению с семьями средней силы. Следовательно, слабые пчелиные семьи, как правило, не в состоянии в полной мере использовать медосбор.

Для развития весной и летом пчелиных семей в их гнездах с осени должны быть достаточные запасы перги. На зимнее время в гнездах пчелиных семей необходимо оставлять доброкачественный мед в количестве не менее 16—18 кг, а на весенний период на складе держать еще по 8—10 кг. Важно также, чтобы семья шла в зиму с молодой плодной маткой не старше двух лет.

Контрольные вопросы

1. При какой температуре пчелы-работницы совершают очистительный облет после зимовки? 2. Когда наблюдаются первые прилеты пчел-работниц с обножкой ранней весной? 3. В какое время появляются трутневый расплод, мисочки, маточники? 4. Когда пчелы-работницы начинают отстраивать воицуну? 5. Какова среднесуточная яйценоскость маток в конце апреля, в середине мая, в половине июня, июля, августа (на основе учета печатного расплода)? 6. Опишите ход изменений количества расплода в весенне-летний период на основе учета расплода через каждые 12 суток. 7. В какое время весенне-летнего периода наблюдается минимальное и максимальное число пчел-работниц в семье? 8. Когда отмечается наиболее активная летная деятельность пчел-работниц (общее число прилетающих пчел; число их, прилетающих с обножкой; месяц, дни, часы дня)? 9. В какие часы дня летают трутни? 10. В чем выражаются признаки подготовки пчелиной семьи к зимовке? 11. В чем состоят особенности поведения зимнего клуба? 12. При каких условиях зимовка пчелиной семьи протекает нормально?

Материал для лабораторно-практических занятий

МЕТОДИЧЕСКИЕ УКАЗАНИЯ

Во время лабораторно-практических занятий учащиеся овладевают навыками по препарированию пчелы-работницы, изготовлению временных препаратов из разных частей ее хитинового скелета и внутренних органов. Важнейшим элементом занятий служат систематические зарисовки изучаемых органов. Они представляют собой незаменимое средство всестороннего изучения анатомии пчелы. Рисунки следует выполнять с натуральных препаратов, как с готовых (имеющихся в коллекции), так и, особенно, с препаратов, изготовляемых самим учащимся. Средством, помогающим ориентировке в препаратах, могут служить таблицы по анатомии пчелы-работницы и зарисовки преподавателя на классной доске.

Рисовать надо простым карандашом на хорошей ватманской или полуватманской бумаге (альбомы для рисования или нарезанные по определенному формату листы из хорошей нелинованной бумаги). Пользоваться следует двумя карандашами, твердым — для нанесения предварительных контуров и мягким — для придания нанесенным контурам более отчетливой формы. Карандаши должны быть всегда хорошо очинены. Зарисовывать важно только очертания тех или иных органов, не вдаваясь в мелкие детали. Основная задача рисунка в данном случае — содействовать правильному пониманию изучаемого органа и важнейших частей его, что полностью достигается схематическим контурным рисунком. В некоторых случаях, при желании со стороны учащихся, допустима раскраска цветными карандашами или акварелью внутренних органов. При этом желателен руководствоваться условными, принятыми в зоологических рисунках тонами (нервная система — желтым цветом, кровеносная — красным; органы пищеварения: средняя кишка — светло-коричневым, передняя и задняя кишка — коричневым, выделительная система — зеленым, мускулатура — оранжевым).

Рисунки должны быть достаточно крупных размеров, чтобы простым глазом легко можно было различать основные детали, с надписями общего характера (например, органы пищеварения, нервная система, внешнее строение пчелы-работницы и т. п.) и пояснениями деталей строения.

ПРИБОРЫ И ПРЕДМЕТЫ ОБОРУДОВАНИЯ

Важнейшие предметы оборудования — штативная лупа, бинокляр, микроскоп.

Препаровальная (штативная) лупа (рис. 99) состоит из штатива, колонки, подвижно соединенной при помощи винта со штати-

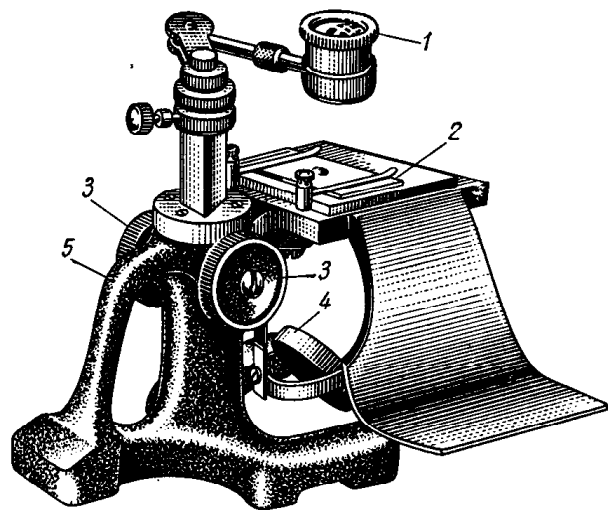


Рис. 99. Препаровальная (штативная) лупа:
1 — окуляр; 2 — предметный столик; 3 — винт; 4 — зеркало;
5 — штатив.

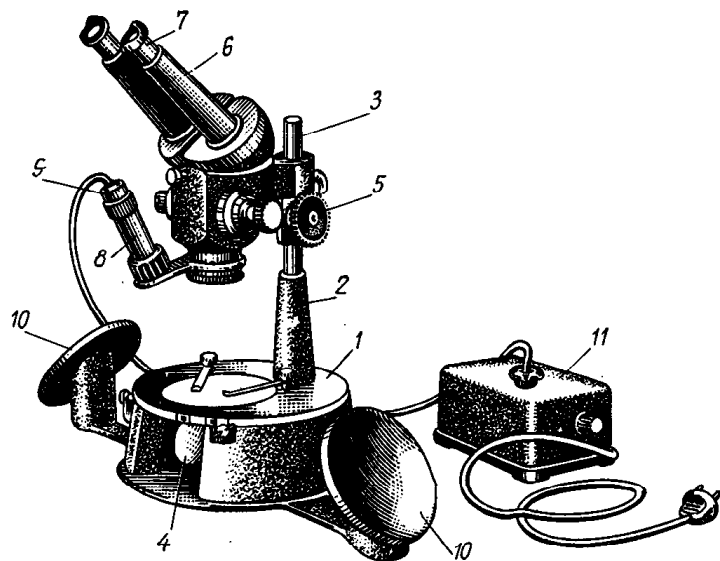


Рис. 100. Бинокляр, или стереоскопический микроскоп МБС-1:
1 — основание штатива; 2 — стойка штатива; 3 — штатив; 4 — отражатель;
5 — винт для наводки на фокус; 6 — окулярная трубка; 7 — окуляры; 8 —
втулка; 9 — патрон; 10 — подлокотники; 11 — трансформатор.

вом, окуляра с 10- или 20-кратным увеличением, соединенного с колонкой, предметного столика и зеркала, расположенного под предметным столиком. В середине предметного столика имеется отверстие, над которым располагают препарат на предметном стекле. Штативной лупой пользуются во время препарирования хитинового скелета пчелы, ротовых частей, ног, крыльев, тергитов и стернитов брюшка, жала, при вскрытии внутренних органов, а также при рассматривании и зарисовке частей хитинового скелета и внутренних органов. Лупа дает прямое увеличенное изображение (о методике анатомирования с помощью лупы см. стр. 290—292).

Бинокляр (рис. 100), как и лупа, дает прямое, но во много раз большее увеличение, чем лупа. В отличие от последней у бинокля два окуляра. Пользоваться бинокляром рекомендуется после приобретения прочных навыков работы с лупой.

Микроскоп (рис. 101) состоит из штатива, колонки с тубусом, предметного столика, зеркала, систем линз (окуляров и объективов), дающих увеличенное обратное изображение предмета. Штатив — массивная часть микроскопа, оканчивающаяся ножками. Со штативом подвижно соединяется колонка с тубусом. В верхнее отверстие тубуса вставляется окуляр. С нижней стороны тубуса находится вращающаяся револьверная пластинка с винтовыми нарезками. В нарезки ввинчиваются объективы. Под предметным столиком находится осветитель (осветитель Аббе), состоящий из системы линз и диафрагмы. Путем опускания и поднимания осветителя, суживания или расширения его диафрагмы, а также при

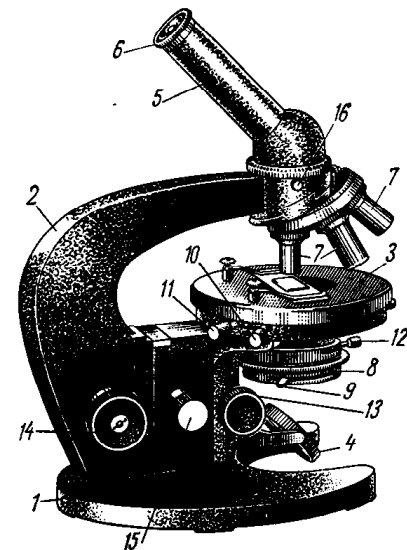


Рис. 101. Биологический микроскоп МБИ-1:

1 — башмак микроскопа; 2 — тубусодержатель; 3 — предметный столик; 4 — зеркало; 5 — тубус; 6 — окуляр; 7 — объективы; 8 — конденсор с осветителем и ирисовой диафрагмой; 9 — рукоятка ирисовой диафрагмы; 10 — центрировочный винт для установки препарата; 11 — стопорный винт верхней части столика; 12 — стопорный винт конденсора; 13 — рукоятка перемещения конденсора; 14 — макрометрический винт (кремальера); 15 — микрометрический винт; 16 — винт для крепления тубуса.

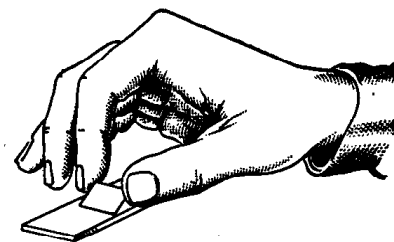


Рис. 102. Способ накладывания покровного стекла на препарат в капле жидкости.

использовании зеркала можно добиться соответствующего освещения во время рассматривания препарата. Вращая револьверную пластинку, устанавливают объектив желательного увеличения под отверстием тубуса. В таком случае окуляр, объектив, отверстие в предметном столике и осветитель расположатся по одной вертикальной оси, и световые лучи, отбрасываемые зеркалом, пройдя через осветитель, отверстие в предметном столике, систему линз объектива и окуляра, дадут увеличенное обратное изображение объекта, находящегося над отверстием предметного столика. Комбинация окуляров и объективов, имеющихся в наборе, дает то или иное увеличение (табл. 7).

Таблица 7. Кратность увеличения биологического микроскопа М-9 (завод «Геофизика», Москва)

Окуляр \ Объектив	7	10	15
10	70	100	150
40	280	400	600
90	630	900	1350

Техника работы с микроскопом. Отпрепарированный орган (например ротовой аппарат, см. ниже) кладут в каплю воды или глицерина и накрывают покровным стеклом. При этом во избежание образования воздушных пузырьков соблюдают правило: взяв стекло между большим и указательным пальцами за ребра, устанавливают его на небольшом расстоянии от капли с препаратом под углом 45° на ребро (наклон в сторону капли), придвигают в таком положении к капле до соприкосновения с ней и затем плавно опускают покровное стекло; жидкость в таком случае равномерно распределится под покровным стеклом (рис. 102). Далее предметное стекло устанавливают на предметный столик микроскопа с таким расчетом, чтобы препарат пришелся над отверстием предметного столика. В заключение находят фокусное расстояние, т. е. такое расстояние между линзой объектива и препаратом, при котором создается наиболее отчетливое изображение последнего.

Для перемещения тубуса пользуются двумя винтами: макрометрическим — для наведения на фокус при слабом увеличении и микрометрическим — для отыскания фокусного расстояния при сильном увеличении. Согласно данным таблицы 7, слабое увеличение создается при окуляре 7, объективе 10, среднее увеличение — при окуляре 7, объективе 40, сильное — при окуляре 7, объективе 90. Перемена окуляров дает лишь сравнительно незначительные увеличения; основное же увеличение создается объективами. Объективы для слабого и сильного увеличения различают по цифрам, нанесенным с боковой их стороны. Кроме того, можно отличать их и по внешнему виду: диаметр наружной линзы для слабого увеличения значительно шире таковых для среднего и сильного увеличения, а сам объектив для слабого увеличения заметно короче других объек-

тивов. Следует принять за твердое правило — начинать отыскивать фокусное расстояние препарата всегда лишь со слабого увеличения.

Таким образом, поставив объектив со слабым увеличением, при помощи зеркала и осветителя подбирают соответствующее освещение зрительного поля. Затем опускают с помощью макрометрического винта тубус микроскопа с таким расчетом, чтобы линза объектива со слабым увеличением оказалась на близком расстоянии от покровного стекла с препаратом (в нескольких миллиметрах). После этого, глядя левым глазом в окуляр (правый глаз рекомендуется оставлять открытым), осторожно вращают макрометрический винт против часовой стрелки, приподнимая тем самым тубус и обнаруживая фокус. Для перехода на сильное увеличение поворачивают револьверную пластинку до тех пор, пока объектив для сильного увеличения не окажется под отверстием тубуса. Далее по-прежнему смотрят левым глазом в окуляр и, убедившись, что препарат не в фокусе, осторожно поворачивают микрометрический винт от себя. При этом время от времени контролируют сбоку, не допуская соприкосновения линзы объектива с покровным стеклом; в противном случае создалась бы угроза раздавливания препарата и порчи линзы объектива. Рекомендуется снова возвратиться к слабому увеличению, если первая попытка наведения на фокус при сильном увеличении окажется неудавшейся.

Другие предметы оборудования (рис. 103) и реактивы: 1) два пинцета — большой и маленький; препаровальные иглы, представляющие собой обыкновенные иглы, вставленные тупыми концами в деревянные ручки; ножницы, лучше глазные; скальпель — маленький; энтомологические булавки для раскла-

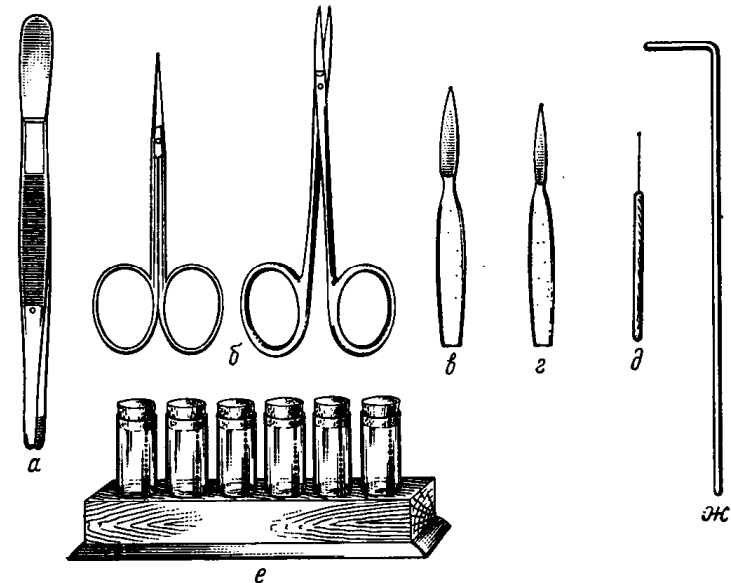


Рис. 103. Предметы лабораторного оборудования:

а — пинцет; б — ножницы; в — скальпель; г — коньцо; д — препаровальная игла; е — пробирки или стаканчики; ж — изогнутый на конце проволочный стержень.

львания внутренних органов при анатомировании и коллекционирования в сухом виде рабочих пчел, трутней, маток;

2) восковая ванночка для вскрытия пчелы и препарирования хитинового скелета. Ее можно изготовить из цинковой баночки диаметром 5 см и высотой 3 см. Дно ванночки заливают 2-сантиметровым слоем восковой смеси, которую готовят по следующему рецепту: 4 части пчелиного воска смешивают на огне с 1 частью топленого сала (по массе) и небольшим количеством сухой голландской сажи; затем расплавленную среду смешивают с равным по массе количеством гудрона (смола). Чтобы восковая смесь не отставала от дна ванночки, по углам ее прикрепляют металлические угольники. Ванночку можно сделать из стеклянной посуды соответствующего размера (например, из чашечки Петри), из дерева, железа;

3) стеклянные банки емкостью 250 см³ или широкие пробирки для хранения фиксированных пчел-работниц, маток, трутней;

4) набор часовых стекол, чашек Петри, предметов и покровных стекол;

5) наркотизирующие вещества — серный эфир или хлороформ — для анестезирования заловленных пчел перед анатомированием;

6) консервирующие жидкости — 96-градусный спирт, из которого готовят 70-градусный спирт, употребляемый для длительного хранения пчел;

7) глицерин-желатин для изготовления хитиновых препаратов;

8) асфальтовый лак для обводки краев покровного стекла в целях сохранения глицериновых препаратов в течение длительного времени.

Глицерин-желатин можно изготовить из 7 г чистого желатина, который размачивают в течение 2—3 часов в 42 см³ дистиллированной воды; затем туда добавляют 50 г глицерина и 0,5 г кристаллической карболовой кислоты. Всю смесь нагревают на водяной бане при помешивании, после чего ее фильтруют и охлаждают. Кусочек застывшего глицерин-желатина переносят на предметное стекло, слегка подогревают, в образовавшуюся каплю переносят препарат из глицерина и накрывают покровным стеклом.

Занятие 1. ВНЕШНЕЕ СТРОЕНИЕ ПЧЕЛЫ-РАБОТНИЦЫ. РОТОВОЙ АППАРАТ

Порядок выполнения. Заранее заготавливают сухих пчел-работниц, трутней и маток. Пчел-работниц для этого залавливают пинцетом у летка или с вынутой из гнезда рамки и помещают в морилку, которую перед тем приготавливают следующим образом: к стеклянной банке емкостью 200—250 см³ или большой пробирке подгоняют корковую пробку, нарезают узкие полоски фильтровальной бумаги, комкают и кладут в банку с таким расчетом, чтобы бумага занимала примерно около половины банки. К нижней стороне пробки, которой закрывается банка, прикрепляют кусочек ваты. На него перед самым наркотизированием пчел из пипетки накапывают не-

сколько капель хлороформа или серного эфира* и быстро закрывают банку пробкой. Вынув пробку и сбросив в банку пчел, закрывают ее пробкой. Через несколько минут пчел вытряхивают на лист бумаги и накалывают на булавки, причем протыкают среднюю часть грудного отдела с таким расчетом, чтобы снизу булавка оставалась свободной на $\frac{2}{3}$ ее длины (пчела-работница, следовательно, будет располагаться между первой и второй третями булавки). Целесообразно наколотый экземпляр пчелы снабдить этикеткой, которую закрепляют на булавке под пчелой. На этикетке указывают место сбора материала (область, район, селение, название пасеки), номер улья, название породы медоносной пчелы, и, если возможно, дату сбора, а также фамилию и инициалы лица, проводившего сбор. Булавку с пчелой и этикеткой далее накалывают на торфяную пластинку или на корковую широкую пробку и помещают в какую-либо коробку, лучше всего с плотно закрывающейся крышкой. Во избежание порчи коллекции сухих пчел вредителями в коробку кладут кусочек нафталина, завернутый в марлю.

Во время занятий берут заготовленных сухих пчел-работниц, по одному экземпляру, прикалывают к корковой пробке и, пользуясь ручицей или препаровальной лупой, рассматривают строение пчелы в профиль. При этом обращают внимание на расчленение тела ее на три части — голову, грудь, брюшко — и на важнейшие детали строения каждого отдела. На голове рассматривают сложные и простые глаза, антенны, мандибулы; на грудном отделе — две пары крыльев, три пары ног; на брюшке — шесть видимых колец, или сегментов, каждый из которых состоит из крупного спинного полукольца — тергита и маленького брюшного полукольца — стернита. Зарисовывают внешний вид пчелы-работницы сбоку и сопровождают рисунок пояснительными надписями.

Для препарирования хитиновых частей заготавливают впрок пчел таким образом. Залавливают их в садочек пинцетом; лучше же стряхнуть с крайней рамки (убедившись предварительно в отсутствии на ней матки) несколько десятков пчел-работниц в открытый садочек, после чего быстро закрывают стеклянную задвижку. В какой-нибудь посуде доводят воду до кипения, сбрасывают в нее пчел на 1—2 с, затем их извлекают, складывают на фильтровальной бумаге для просушивания, после чего ссыпают в банку с 70-градусным спиртом, где они могут храниться длительное время. Полезно по истечении некоторого времени заменить консервант новой порцией 70-градусного спирта. Перед началом препаровки пчел вынимают из спирта, разваривают в течение нескольких минут в 10-процентном растворе едкой щелочи, промывают в воде и приступают к работе по отделению хитиновых частей и изготовлению соответствующих препаратов.

Ротовой аппарат. Для вычленения ротовых частей пинцетом отделяют голову от грудного отдела и располагают ее в капле воды на предметном стекле затылочным отверстием кверху. При этом нередко вместе с головой отчлениваются передние ноги, которые следует отделить от головы и положить куда-либо для хранения. Предметное стекло с головой пчелы-работницы, направленной затылочным отверстием кверху, ставят на предметный столик пре-

* Можно пользоваться также морилками с цианстым калнем, соблюдая при этом особую осторожность.

паровальной лупы. Глядя левым глазом в окуляр лупы, вращением винта находят фокусное расстояние. Голову пчелы на предметном стекле следует располагать таким образом, чтобы хоботок свисим концом был направлен в сторону, противоположную штативу лупы. Далее препаровальной иглой, находящейся в левой руке, слегка плашмя надавливают на затылочное отверстие головы пчелы и обнаруживают места прикрепления основания ротового аппарата к голове. Пинцетом, взятым в правую руку, захватывают подбородок и подвески максилл и отделяют от головы как единое целое нижнюю губу с обеими максиллами.

Убедившись при сравнении отпрепарованных частей с рисунком 6 в правильности проделанной работы, кладут препарат в каплю воды и, расправив все части препаровальными иглами, накрывают покровным стеклом.

Далее переходят к отделению от головы оставшихся ротовых частей — мандибул и верхней губы. С этой целью пинцетом повертывают голову лобной поверхностью (той, где прикрепляются антенны) кверху, а затылочным отверстием книзу, т. е. к предметному стеклу, надавливают иглой плашмя на голову, что дает возможность обнаружить места сочленения мандибул и верхней губы с головой. Затем иглой же, взятой в правую руку, отделяют сначала мандибулы, а после них и верхнюю губу. Осторожно сняв покровное стекло, которым был накрыт максиллярный аппарат, добавляют каплю воды и переносят туда же мандибулы и верхнюю губу, причем все части располагают согласно рисунку 6. Накрывают их снова покровным стеклом, и препарат может считаться изготовленным. В случае необходимости сохранения препарата на длительное время вместо воды капают на него сначала глицерином, разбавленным наполовину водой, а после отсасывания жидкости пипеткой добавляют каплю чистого глицерина. Во избежание подсыхания глицерина края покровного стекла обводят асфальтовым лаком (при этом следят, чтобы глицерин не выступал за пределы покровного стекла). В таком виде препарат может храниться очень долго. Можно также заключить отпрепарированные части в глицерин-желатин (см. выше).

С изготовленного тем или иным способом препарата делают зарисовку в альбом, снабжают рисунок общим заголовком (например, «Ротовой аппарат рабочей особи медоносной пчелы») и пояснениями к деталям строения.

Занятие 2. КРЫЛЬЯ (ПЕРЕДНИЕ И ЗАДНИЕ) И НОГИ (ПЕРЕДНИЕ, СРЕДНИЕ, ЗАДНИЕ) ПЧЕЛЫ-РАБОТНИЦЫ, МАТКИ, ТРУТНЯ

Порядок выполнения. От грудного отдела пинцетом отделяют переднее и заднее крылья и изготавливают из них препарат в воде или в воде с глицерином, или в глицерине, или в глицерин-желатине. Зарисовывают общую форму каждого крыла, жилки, ячейки, складку по заднему краю переднего крыла и зацепки на переднем крае заднего крыла (рис. 9). При отчленении ног важно захватить пинцетом основной членик — тазик, которым каждая нога сочленяется с грудным отделом. Переднюю и среднюю ногу какой-нибудь одной стороны и обе задние ноги (одну из них располагают наружной стороной кверху, другую — внутренней стороной кверху) кладут на предметное стекло в каплю воды (или в глицерин с водой, или в

глицерин-желатин) и накрывают покровным стеклом. Рассматривают строение ног, убеждаются, что каждая нога отпрепарована полностью и состоит из тазика, вертлуга, бедра, голени и лапки из пяти члеников с подушечкой и коготками на последнем членике (рис. 12 и 13).

Особое внимание уделяют изучению биологических приспособлений на ногах пчелы-работницы. На первом членике лапки передней ноги, в верхней его части, расположена выемка с хитиновыми щетинками для чистки антенн, а от конца голени отходит отросток — клапан, закрывающий вырезку вместе с антенной во время чистки последней. Аналогичные приспособления имеются на передней ноге матки и трутня. На конце голени средней ноги у пчелы-работницы находится игловидный отросток — шпорце для сбрасывания обножки. Наружная поверхность голени задней ноги пчелы-работницы несколько вдавлена, а вдоль длинных сторон ее идут две каймы прямостоящих крепких волосков. Это так называемая корзиночка для сбора обножки (рис. 12, В). Широкий конец голени задней ноги несет ряд острых зубцов, образующих густой пылевой гребешок. На внутренней стороне расширенного первого членика лапки расположены в 9—10 рядов золотисто-желтые щетинки, в совокупности составляющие щеточку для сбора пыльцы. При сравнительном изучении строения задней ноги матки и трутня приходят к выводу, что у них отсутствуют приспособления для сбора пыльцы (рис. 12 и 13).

Занятие 3. ТЕРГИТЫ И СТЕРНИТЫ БРЮШКА ПЧЕЛЫ-РАБОТНИЦЫ, МАТКИ, ТРУТНЯ

Порядок выполнения. Отделяют брюшко пчелы-работницы от грудного отдела, кладут его в каплю воды на предметное стекло спиной стороной кверху. Затем отделяют друг от друга спинные полукольца — тергиты, начиная с переднего (второго) и кончая седьмым — последним. Один из них, например четвертый, расправляют на отдельном стекле иглами и пинцетом и, накрыв его покровным стеклом, изготавливают препарат (рис. 104, вверху). При удалении последнего, седьмого тергита обращают внимание на находящееся внутри брюшка вблизи жала слабо хитинизированное полукольцо, представляющее рудиментарный восьмой тергит.

Брюшные полукольца — стерниты — небольших размеров, слабо хитинизированы, поэтому отделять их друг от друга надо с большой осторожностью. Пользуясь пинцетом и препаровальными иглами, отделяют в последовательном порядке второй, третий, четвертый, пятый, шестой и седьмой стерниты (рис. 104, справа). Очистив от мягких частей и промыв из пипетки водой, стерниты располагают на предметном стекле на небольшом расстоянии друг от друга в виде серии пластинок с таким расчетом, чтобы все они разместились под покровным стеклом (целесообразно располагать их по диагонали покровного стекла). Рассматривают стерниты и убеждаются в том, что на втором и третьем стернитах нет восковых зеркала, тогда как на четвертом, пятом, шестом и седьмом стернитах они есть. Восковые зеркала — светлые, почти овальной формы участки в передней половине названных стернитов, окаймленные более темным хитином (рис. 104, справа).

Таким же способом отделяют тергиты и стерниты матки, трутня

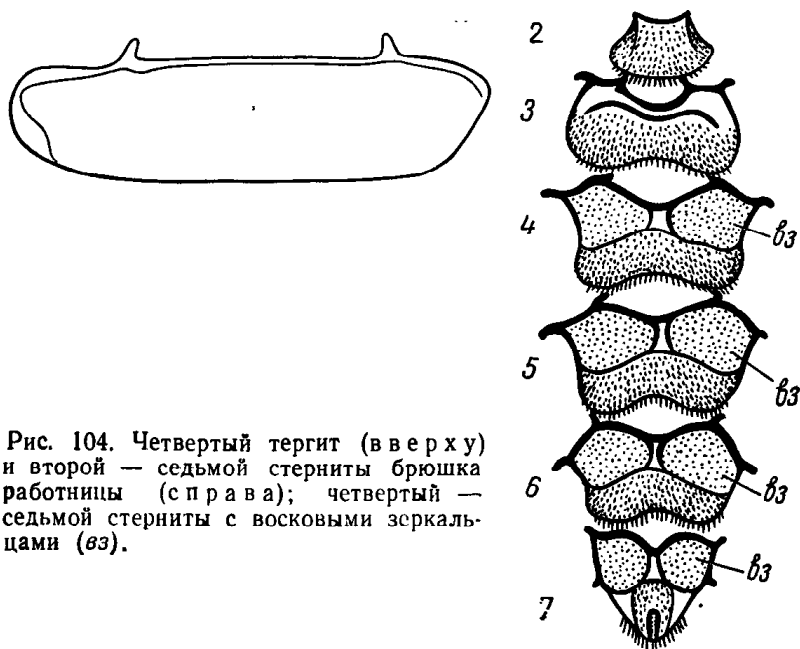


Рис. 104. Четвертый тергит (вверху) и второй — седьмой стерниты брюшка работницы (справа); четвертый — седьмой стерниты с восковыми зеркальцами (вз).

и изготавливают препараты четвертого стернита матки и трутня. Сравнив их с соответствующим стернитом пчелы-работницы, обнаруживают, что на стернитах матки и трутня восковые зеркальца отсутствуют (рис. 22 и 104). Зарисовывают в тетрадах четвертый тергит и все стерниты пчелы-работницы, четвертый стернит матки и трутня.

Если вскрытие внутренних органов пчелы-работницы учебным планом не предусмотрено, то во время занятия по расчленению брюшка выделяют жалоносный аппарат, находящийся внутри седьмого сегмента брюшка. Из него также готовят препарат, с которого делают зарисовки (пояснения к жалоносному аппарату см. на рис. 20). Если можно посвятить специальные занятия вскрытию пчелы-работницы, то изучение строения жалоносного аппарата целесообразно приурочить к ним, так как на свежевскрытой после наркоза пчеле части жалоносного аппарата, включая ядовитую железу, выявляются полнее.

Занятие 4. ВСКРЫТИЕ ПЧЕЛЫ-РАБОТНИЦЫ. ОРГАНЫ ПИЩЕВАРЕНИЯ, ДЫХАНИЯ, КРОВООБРАЩЕНИЯ, ВЫДЕЛЕНИЯ; ЖАЛОНОСНЫЙ АППАРАТ

Порядок выполнения. Для вскрытия следует брать живых пчел-работниц, которых наркотизируют перед самым началом работы. При хранении пчел в спирту, формалине внутренние органы становятся хрупкими и непригодными для анатомирования. Перед анатомированием подготавливают предметы оборудования, наркотизирующее вещество (хлороформ, серный эфир), жидкость, в которой про-

водят вскрытие. Из оборудования необходимы восковая ванночка (см. выше), глазные иожницы, препаровальные иглы (для игл лучше взять энтомологические булавки, вставив их в деревянные ручки), маленький пинцет, скальпель, энтомологические булавки для раскалывания внутренних органов. В качестве жидкости, в которой ведут вскрытие, рекомендуется пользоваться 30- или 50-градусным спиртом, так как вода не смачивает хитиновые волоски. Для получения спирта крепостью 30° к 100 см³ 96-градусного спирта добавляют 224 см³ воды, а для получения 50-градусного спирта к 100 см³ 96-градусного спирта добавляют 95,9 см³ воды. Замаривают живых пчел-работниц в морилке, заряженной хлороформом или серным эфиром; через 1—2 мин пчелы окажутся обездвиженными и готовыми для вскрытия. Их вытряхивают из морилки на лист бумаги. Далее,

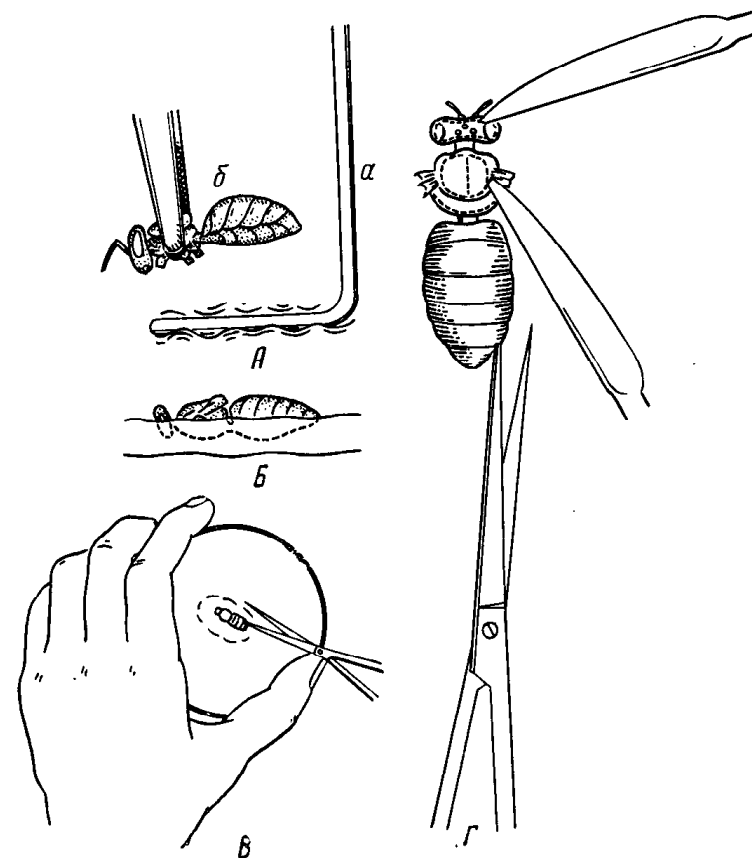


Рис. 105. Способ вскрытия пчелы:

А — изогнутым в виде колена нагретым куском проволоки (а) расплавляется в середине ванночки воск; пинцетом захватывают пчелу (б), у которой предварительно обрезаны ноги и крылья, и опускают ее в расплавленную массу воска приблизительно до половины ее тела (в); В и Г — показаны, как вести надрез по спинным полукольцам брюшка (пунктирными линиями на спинке, груди и голове указаны направления, по которым следует вскрывать скальпелем или коньцом спинку груди и теменную часть головы).

взяв пчелу большим и указательным пальцами левой руки, ножницами обрезают крылья и ноги, которые помешали бы вскрытию. После этого берут металлическую проволоку из латуни или меди длиной 15 см и толщиной около 0,5 см и один конец ее, около 2 см длиной, изгибают под прямым иглом. Изогнутый конец проволоки нагревают на газовой горелке (или на спиртовке) и опускают на воск ванночки. В образовавшуюся ложбинку с расплавленным воском пинцетом погружают пчелу-работницу приблизительно до половины толщины ее тела (рис. 105).

Когда воск остынет и пчела окажется закрепленной в нем, наливают в ванночку раствор спирта (30- или 50-градусный) так, чтобы все тело пчелы сверху было покрыто жидкостью. Ванночку с пчелой ставят на предметный столик препаровальной лупы, находят фокусное расстояние, вводят один конец ножниц между 5-м и 6-м тергитами брюшка с правой стороны и делают надрез тергитов сзади к переднему концу брюшка. Доведя надрез до основания первого тергита брюшка, поворачивают ванночку по часовой стрелке и проводят надрез поперек основания переднего тергита справа налево. Затем ванночку снова поворачивают по часовой стрелке, чтобы положение пчелы изменилось на 180° по сравнению с исходным, и ведут надрез тергитов брюшка с правой стороны от переднего тергита к заднему. Дойдя до последнего тергита, опять делают поперечный надрез слева направо и таким образом замыкают надрез. Придав пчеле-работнице первоначальное положение, пинцетом и препаровальными иглами осторожно удаляют тергиты, начиная с последнего и постепенно доходя до переднего. Эту операцию надо выполнять с большой осторожностью, так как тергиты скреплены с кишечником многочисленными трахейными отростками. Последние лучше осторожно подрезать ножницами или удалять препаровальными иглами. Важно стремиться к тому, чтобы все надрезанные тергиты брюшка были удалены как одно целое. В противном случае сердце или спинной сосуд, расположенный под тергитами, окажется деформированным.

Отделив тергиты брюшка, их кладут в каплю жидкости на предметное стекло (предпочтительнее пользоваться стеклом с лункой посередине) и под лупой, а еще лучше под бинокляром рассматривают и зарисовывают спинной сосуд в составе 5 камер, спинную диафрагму, края которой прикреплены к тергитам. В стенке диафрагмы заметны мышцы (крыловидные), находящиеся вблизи сердца перикардиальные клетки кремового оттенка, а между спинным сосудом и тергитами — группа жировых клеток (рис. 106 и цв. табл. I, 1, 2, 6).

Затем осматривают кишечник, сначала в естественном положении, после чего пинцетом и препаровальными иглами расправляют его, отводят несколько влево (рис. 106), раскалывают булавками, рассматривают его строение и зарисовывают. Обращают внимание на то, что медовый зобик с частью пищевода, относящиеся к передней кишке, находятся в брюшке; сквозь стенку зобика просвечивает головка клапана, рукав которого спускается в среднюю кишку. Главный отдел кишечника — средняя кишка (рис. 106, цв. табл. I, 1 — и цв. табл. II, 2, 3) в естественном положении имеет спирально извитую форму, стенки ее характеризуются складчатостью. За средней кишкой располагается задняя, начинающаяся тонкой и заканчивающаяся прямой кишкой, в стенке последней можно обнаружить шесть валиков — ректальные железы.

В переднюю часть тонкой кишки впадают многочисленные (более сотни) тонкие длинные извитые трубочки — мальпигиевы сосуды, органы выделения (рис. 106, цв. табл. I, 1 и цв. табл. II, 2). Для рассматривания пищевода, находящегося в грудном отделе, скальпелем срезают тергальную часть груди и постепенно выщипывают толщу грудной мускулатуры. Только после этого он обнаруживается в виде узкой трубки, простирающейся вперед до головного отдела и переходящей сзади вместе с медовым зобиком в брюшко.

Среди грудной мускулатуры залегают парные грудные ветви нижнегубной железы. Осторожно вскрыв скальпелем и препароваль-

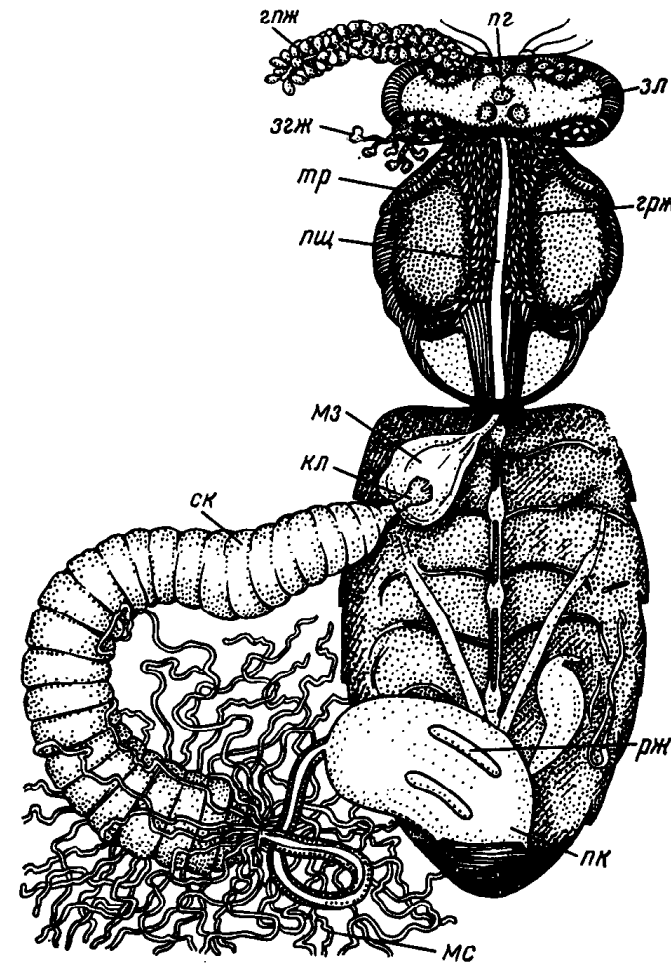


Рис. 106. Вскрытая пчела; кишечник отведен влево:

пщ — пищевод; мз — медовый зобик; кл — клапан; ск — средняя кишка; рж — ректальные железы; мс — мальпигиевы сосуды; зл — зрительные доли мозга; пг — простые глаза; гж — гипофарингеальные железы; згж — заднеголовные железы; гж — грудные железы.

ными иглами хитиновую стенку головы, обнаруживают гипофарингеальные и заднеголовные железы (рис. 106). Расправив гипофарингеальные железы, их выводят из головы вместе с гипофарингеальной пластинкой, кладут в каплю жидкости на предметное стекло и рассматривают под лупой, бинокляром или малым увеличенным микроскопом. Можно также изготовить временный препарат из заднеголовных и грудных ветвей нижнегубной железы.

По удалении кишечника рассматривают трахейные воздушные мешки, расположенные в брюшке, груди и голове, и многочисленные отходящие от них трахейные стволы с мелкими разветвлениями трахей (цв. табл. I, 2). Отделив небольшой участок трахейного ствола, перемещают его в каплю жидкости на предметное стекло, накрывают покровным стеклом и рассматривают под малым и сильным увеличением микроскопа. Зарисовывают общий вид трахеи с ее ответвлениями, эпителиальный наружный слой и хитиновую спраль в стенке трахеи (цв. табл. I, 4).

Далее в конце брюшка находят хитиновые части жалоносного аппарата и простирающуюся вперед большую нитевидную ядовитую железу, начинающуюся в виде развилки и впадающую у основания жала в резервуар. Извлекают (пинцетом) весь жалоносный аппарат, изготавливают из него микроскопический препарат, рассматривают и зарисовывают под лупой, бинокляром, микроскопом его строение, пользуясь рисунком 20.

Занятие 5. НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Порядок выполнения. Центральная нервная система у пчелы-работницы, матки и трутня подразделяется на головной мозг, находящийся в голове, и брюшную нервную цепочку, расположенную в грудном отделе и брюшке под кишечником (рис. 47). В грудном отделе два нервных узла, в брюшке пять. Головной мозг отпрепарировать в обычных условиях практических занятий затруднительно, поэтому целесообразно освоить технику препарирования брюшной нервной цепочки. Пять нервных узлов, находящихся в брюшке, обнаруживаются легко, стоит только удалить кишечник. Для отпрепаровки грудных ганглиев приходится приложить значительные усилия, так как они залегают под массой грудных мышц и закрыты сверху внутренними выростами хитинового скелета. Сначала пинцетом выщипывают грудные мышцы, потом скальпелем подрезают с боков упомянутые скелетные выросты и удаляют их. Под ними будут видны два грудных ганглия. Желательно, чтобы оба грудных ганглия и пять брюшных были удалены из тела пчелы, перенесены на предметное стекло для изготовления временного препарата. Его рассматривают и зарисовывают; при этом руководствуются схемой, приведенной на рисунке 47.

Занятие 6. ОРГАНЫ РАЗМНОЖЕНИЯ МАТКИ, ПЧЕЛЫ-РАБОТНИЦЫ, ТРУТНЯ

Порядок выполнения. Плодных маток собирают при замене их молодыми из-за возраста или из-за каких-либо дефектов, а неплодных получают из свищевых маточников, случайно появляющихся на пасаках, или, что проще и надежнее, выводят искусственным путем

в любом количестве. Трудно рассчитывать на получение живых маток к дню практических занятий, хотя к этому надо всячески стремиться. Как и вообще при вскрытии насекомых, анатомирование свеженаркотизированных маток проходит легче и дает полноценную анатомическую картинку. Собранных плодных или неплодных маток надо сохранять таким образом, чтобы предотвратить их внутренние органы от разложения. Для этого пользуются фиксирующими жидкостями и их смесями. Из них можно рекомендовать так называемую жидкость Буэна. Преимущество данного фиксатора состоит в том, что после него можно при желании изготовить постоянный препарат. В состав жидкости Буэна входят 150 см³ насыщенного водного раствора пикриновой кислоты, 50 см³ 40-процентного формалина и 10 см³ ледяной уксусной кислоты.

Для лучшего проникновения фиксатора внутрь тела матки в ее хитине накалывают иглой отверстия или же отделяют от брюшка первые два тергита. В фиксаторе маток держат около 2 ч (можно держать и дольше), затем промывают несколько раз в 70-градусном спирте. В дальнейшем хранят в 70-градусном спирте.

Для анатомирования органов размножения матки прикалывают ее грудной отдел ко дну ванночки, другую булавку втыкают в последний стернит брюшка. Затем осторожно отделяют все тергиты, за исключением первого, и, обнаружив яичники, удаляют кишечник, подрезают трахеи и, наконец, извлекают яичники в часовое стекло (обязательно в какую-нибудь жидкость — спирт или физиологический раствор). Зарисовывают под лупой или бинокляром яичники, парные яйцеводы, непарный яйцевод, семяприемник с придаточной железой, влагалище (рис. 107, А).

При наличии необходимого оборудования рекомендуется подвергнуть органы размножения матки обработке и заключить в канадский бальзам.

Препарировать яичники пчелы-работницы лучше после погружения ее в размягченный воск, как и при вскрытии кишечника и других внутренних органов. Вскрыв тергиты под лупой или бинокляром, отскакивают по бокам кишечника два небольших лентовидных яичника. После этого кишечник удаляют, а яичники, яйцеводы и влагалище зарисовывают либо в натуральном положении, либо после извлечения и изготовления препарата. План строения органов размножения пчелы-работницы такой же, как у матки, но все части недоразвиты (рис. 107, Б).

Органы размножения трутня, как и органы размножения матки, расположены в брюшке. Для их отпрепаровки подрезают ножницами с боков хитин брюшка, прикалывают одной булавкой грудь ко дну ванночки, а другую булавку втыкают в последний стернит брюшка несколько сбоку. Удалив тергальные полукольца и кишечник, рассматривают естественное положение полового аппарата трутня. При этом можно заметить, что концевой выводящий отдел в виде петли подогнут кпереди и располагается между придаточными железами (рис. 28). Концевой отдел выводящего протока связан с двумя парами хитиновых пластинок задней части брюшка. Чтобы целиком удалить органы размножения трутня из брюшка, их извлекают вместе с упомянутыми хитиновыми пластинками. Извлеченные органы размножения помещают на предметное стекло в каплю жидкости; пользуясь лупой, расправляют их пинцетом и препаровальными иглами. Зарисовывая органы размножения трутня, обращают внимание на следующие детали строения: семенники, семяпроводы,

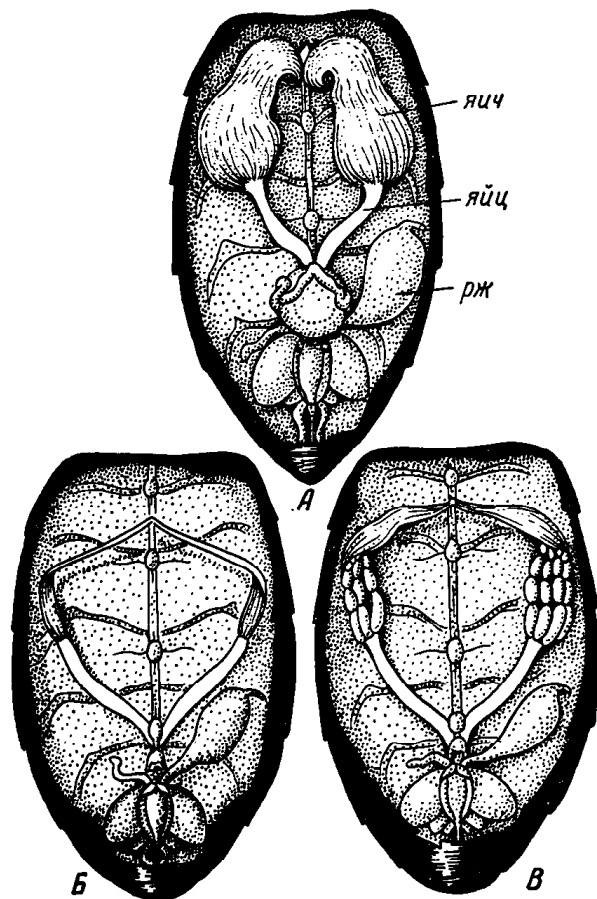


Рис. 107. Органы размножения неплодной матки (А), пчелы-работницы (Б) и яйцекладущей пчелы-трутовки (В):
яич — яичники; яйц — яйцеводы; рж — резервуар ядовитой железы.

семенные пузыри, придаточные железы, семяизвергательный канал, луковичку, спиральную пластинку, складчатый придаток, рожки (рис. 28).

Занятие 7. РАСПОЛОЖЕНИЕ И СТРУКТУРА СОТОВ В ЕСТЕСТВЕННОМ ГНЕЗДЕ. СТРОИТЕЛЬНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ

Содержание занятия. Ознакомьтесь со строением разных видов ячеек в соте медоносной пчелы (рабочие, трутневые, переходные, маточники, роевые и свищевые) и зарисовать их, провести измерения рабочих и трутневых ячеек, а также наблюдения за отстройкой

пчелами-работницами гнездовых и магазинных рамок, оснащенных вощиной.

Порядок выполнения. На пасеке учебно-производственного хозяйства техникума или ближайшего колхоза (совхоза) учащиеся знакомятся с расположением и структурой сотов гнезда медоносной пчелы. Здесь они выполняют необходимые измерения. Чтобы взять промеры ячеек, 20-сантиметровую часть металлической измерительной линейкой накладывают в пяти разных местах параллельно верхней планке на соте из рабочих ячеек и на трутневом соте и подсчитывают, сколько ячеек умещается на этой длине. Полученные в измерениях данные суммируют отдельно для сота с рабочими ячейками и для трутневого. Разделив сумму на число промеров, получают среднее число рабочих и трутневых ячеек, находящихся на 20-сантиметровой длине сота. Затем обмеряют циркулем 20 ячеек, расположенных в один ряд, и, перенеся ножки циркуля на сантиметровую линейку, определяют протяженность, занимаемую 20 ячейками (как рабочими, так и трутневыми). Такие промеры берут в 20—40 местах (чем больше, тем точнее будут средние величины), результаты промеров суммируют и, разделив сумму на общее число ячеек, вошедших в промер, получают средний диаметр рабочей и трутневой ячейки. Полученные числа сравнивают с данными, имеющимися в учебной литературе и справочниках по пчеловодству. Желательно, чтобы материалом для промеров ячеек служили естественные постройки медоносной пчелы. Для получения их в гнезда сильных семей в пору обильного медосбора между сотами ставят пустые рамки с узкими полосками вощины (или с полосками воска), приклеенными к верхним планкам (можно вставить только верхние планки рамок с такими же узкими полосками вощины или воска). За ходом отстройки сотов время от времени наблюдают и определяют процентное отношение отстроенных трутневых ячеек к числу рабочих ячеек. Когда соты будут отстроены наполовину или на две трети, можно изымать их и хранить до будущего использования. При наблюдениях за отстройкой гнездовых и магазинных рамок с вощиной подсчитывают, сколько рамок отстроено за время медосбора, и определяют количество воска, выделенного пчелами-работницами семьи*. Примерно раз в неделю подсчитывают число трутневых ячеек, отстраиваемых на всех рамках, находящихся в основном гнезде и надставках.

В учебном кабинете рассматривают под микроскопом срезы через восковые зеркала с целью обнаружения восковых желез (если такие препараты имеются в учебной коллекции).

Занятие 8. РАЗВИТИЕ ПЧЕЛЫ-РАБОТНИЦЫ, МАТКИ, ТРУТНЯ. РОЕНИЕ

Содержание занятия. Ознакомление с внешним строением личинки, предкуколки и куколки; проведение наблюдений за развитием пчелы-работницы, матки, трутня, а также за биологией роения.

Порядок выполнения. Внешнее строение личинки, предкукол-

* На отстройку одной стандартной гнездовой рамки (435××300 мм), оснащенной вощиной, пчелы-работницы затрачивают 75 г воска.

ки, куколки пчелы-работницы рассматривают под лупой и биноклем. Отмечают значительные отличия между строением личинки и куколки. Зарисовывают голову личинки с зачаточными ротовыми частями, грудные и брюшные сегменты. Затем отыскивают дыхальца, обращают внимание на отсутствие пигментации в кутикуле личинки, простое строение головы, отсутствие глаз и антенн на ней, на сходство между грудными и брюшными сегментами, отсутствие крыльев и ног на грудных сегментах.

При ознакомлении с внешним строением куколки отмечают черты сходства с взрослой пчелой-работницей: расчленение тела на резко обособленные отделы — голову, грудь, брюшко, наличие сложных и простых глаз, хорошо выраженных антенн, частей ротового аппарата — верхней губы, мандибул, максилл, нижней губы (хоботок) и зачатков обеих пар крыльев и трех пар ног на грудном отделе. Обращают внимание на то обстоятельство, что придатки головы, крылья и ноги куколки находятся в нерасправленном состоянии. Выявляют отсутствие пигментации покровов на ранних стадиях развития куколки, последующее появление пигментации, начиная с глаз, головы, а затем и груди, и постепенное усиление с возрастом.

В полевых условиях или в наблюдательном улье проводят наблюдения за сроками развития пчелы-работницы, матки, трутня. В гнездо сильной семьи ставят отстроенную сушь, предварительно (примерно за сутки) поместив ее для чистки и полировки ячеек в какую-либо другую пчелиную семью. Если матка последней отложит в поставленную временно рамку суши яйца, то их извлекают пинцетом, после чего рамку ставят в середину гнезда сильной семьи. Осматривают эту рамку часов через 10—12 (например, при постановке в 8 ч утра осматривают ее в 18 часов того же дня, а при постановке в 20 часов — в 8 часов следующего дня). Участок сота с отложенными яйцами отмечают тем или иным способом: выделив, например, квадрат, втыкают по углам его заостренные кусочки спичек или площадь с отложенными яйцами ограничивают двумя парами тонких проволок (одну пару протягивают и закрепляют к планкам рамки в продольном направлении, другую — в поперечном). Время откладки маткой яиц записывают в дневнике. Затем следят за сроками вылупления личинок из яиц, продолжительностью развития в личиночной стадии, временем запечатывания ячеек в конце личиночной стадии, продолжительностью развития в стадии печатного расплода и временем выхода молодых пчел-работниц, завершивших развитие, после чего вычисляют общую продолжительность развития.

Аналогичным образом ведут наблюдения за развитием трутня. Лучше использовать при этом принцип разделения труда: один из учащихся проводит наблюдения за развитием пчелы-работницы, другой прослеживает за развитием трутня и, наконец, третий — за развитием матки. В последнем случае отмечают время отстраивания мисочек, их положение на соте; регистрируют даты откладки в мисочку яйца, выхода из нее личинки и запечатывания маточника; определяют срок развития матки в запечатанном маточнике и общую продолжительность развития матки. Зарисовывают форму мисочек и измеряют их диаметр. Составляют сравнительную таблицу с указанием сроков развития яйца, личинки, куколки для пчелы-работницы, матки, трутня.

За биологией роення наблюдают в полевых условиях. Отмечают время откладки яиц в трутневые ячейки, появление первых трут-

ней в семье, время отстройки мисочек и откладки в них маткой яиц; определяют, на какой день после запечатывания маточника выходит рой. Прослеживают за поведением выходящих из улья пчел-работниц, определяют промежуток времени между началом выхода роя и формированием роевой грозди. Собранный в роевню рой и пчел, оставшихся в гнезде, взвешивают (рано утром до начала лета пчел или поздно вечером по окончании их лета). Для взвешивания взрослого населения материнского улья его стряхивают с сотов в какой-либо ящик: с рамок, на которых находятся маточники, его сметают осторожно пером (веничком), чтобы не повредить развивающихся маток.

На основе результатов взвешивания отроившейся части пчелиной семьи и оставшейся в гнезде определяют процентное соотношение пчел обеих групп, принимая во внимание, что в 1 кг их содержится 10 000 пчел-работниц.

Занятие 9. МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ОСОБЕЙ ПЧЕЛИНОЙ СЕМЬИ

Содержание и порядок выполнения. Сравнивают внешнее строение матки, трутня, пчелы-работницы, зарисовывают их со спинной стороны, а голову еще и с фронтальной (с сухих экземпляров). Затем отпрепаровывают ротовые части матки, трутня, пчелы-работницы, изготавливают из них препараты в глицерине и делают зарисовки. Отмечают различия в размерах нижней губы у матки и трутня по сравнению с нижней губой пчелы-работницы. Сравнивают и зарисовывают строение мандибул пчелы-работницы, матки, трутня. Вычленяют 4—7-й стерниты пчелы-работницы и матки, изготавливают препараты, делают зарисовки и выявляют разницу в строении 4—7-го стернитов матки и пчелы-работницы.

Занятие 10. ПОВЕДЕНИЕ ПЧЕЛ-РАБОТНИЦ

Оборудование. Для наблюдения за поведением пчел-работниц внутри гнезда пользуются специальным ульем на одну или две рамки (рис. 108). Боковые стенки в нем двойные и подвешены на петлях. Таким образом, они служат дверцами и в случае надобности могут быть удалены. Наружные дверцы фанерные, внутренние остеклены.

При необходимости проведения наблюдений в семьях с большим числом пчел-работниц, чем это возможно в двухрамочном улье, применяют многорамочный улей, в котором все рамки располагаются в одной плоскости.

Система мечения пчел-работниц. Для распознавания подопытных пчел-работниц их метят тонкой кисточкой, красками, разведенными на ацетоне, или анилиновыми порошкообразными красками, которые предварительно смешивают с раствором шеллака в спирте до густоты пюре.

Для каждого цвета берут отдельную кисточку; после употребления кисточку опускают в пробирку с 96-градусным спиртом; це-

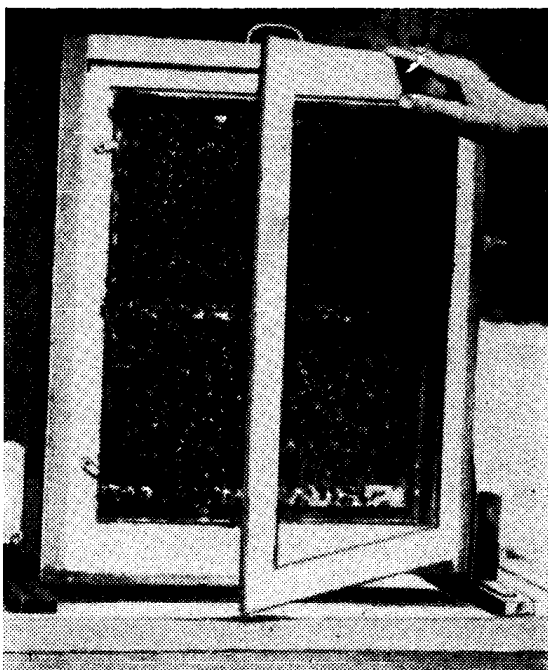


Рис. 108. Двухрамочный наблюдательный улей.

Наружная дверца снята с петель, остекленная дверца приоткрыта. Видны два сота, расположенные один над другим. Расстояние между сотом и стеклом 12,5 мм. Этого достаточно для свободного передвижения пчел по сотам. При большем промежутке пчелы отстраивают соты на стекле.

лесообразно кисточку вставить в отверстие пробки. Цветом и положением метки на спинке и брюшке условно обозначается номер каждой пчелы-работницы (рис. 109, табл. 8).

Таблица 8. Система нумерации пчел-работниц

Цвет пятна	Место нанесения цветового пятна		
	передний край спинки	задний край спинки	брюшко
Белый	1	6	100
Красный	2	7	200
Голубой	3	8	300
Желтый	4	9	400
Зеленый	5	0	500

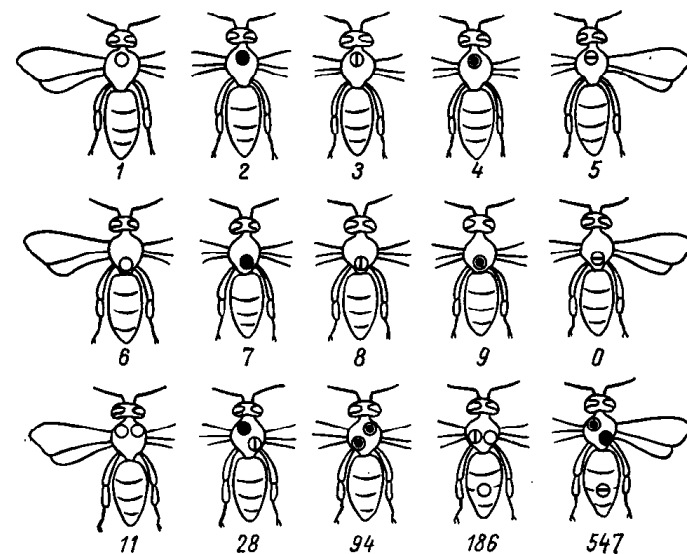
Пример. Два пятна на переднем крае спинки — белое и красное — означают число 12; красное пятно спереди и желтое сзади спинки соответствуют 29. Таким образом, пятью цветами по данной системе можно пронумеровать 599 пчел-работниц.

Содержание занятия и порядок выполнения. Пчелам-сборщицам предлагают на кормовом столике раствор сахара. Концентрацию раствора принято обозначать в молях (М)*.

В начале лета при наличии в природе медосбора для побуждения пчел-работниц к танцу используют раствор сахара концентрацией не ниже двух молей (2М); осенью же пчелы-сборщицы иногда танцуют даже при концентрации раствора, равной $\frac{1}{8}$ М.

Удобно пользоваться кормушкой, состоящей из двух частей: небольшой стеклинной баночки высотой примерно 5—7 см, диаметром 3 см и диска из пластмассы диаметром около 4 см с насечками по краю на одной стороне. Баночку наполняют раствором сахара и, накрыв диском насечками в сторону сиропа, переворачивают. Диск теперь будет служить дном кормушки. Благодаря насечкам создаются мелкие отверстия, через которые пчелы смогут доставать корм (рис. 77).

Чтобы привлечь пчел-работниц на кормовой столик, кормушку



Условные обозначения:

- белая
- красная
- голубая
- желтая
- ⊖ зеленая

Рис. 109. Индивидуальное мечение пчел пятью красками: белой, красной, голубой, желтой и зеленой.

* Моль — сокращенное название грамм-молекулы. 182 г сахара (сахара) составляют грамм-молекулу. Раствор, в 1 л которого содержится 182 г сахара, называется молярным раствором и обозначается заглавной буквой М.



Рис. 110. Пчела помечается номером 16.

сначала ставят у летка на какой-либо подставке. Когда корм начнут набирать одновременно несколько пчел, подставку вместе с кормушкой и пчелам осторожно переносят на столик. Если раствор окажется для пчел достаточно сладким, они вскоре начнут регулярно посещать кормовой столик. Во время набирания пчелой раствора кончиком тонкой кисточки ей наносят метку (рис. 110). Если по условиям опыта необходимо знать возраст пчел-работниц, подбирают сот с печатным расплодом на выходе и метку наносят пчеле сразу после того, как она прогрызет крышечку и выберется на соты.

Опыт, доказывающий наличие у пчел-работниц цветового зрения. Когда пчелы-работницы будут приучены посещать кормовой сто-

лик, им предлагают кормушку с раствором сахара на синем листке бумаги, рядом кладут желтый лист таких же размеров, но с пустой кормушкой. Сначала пчелы будут подлетать и к пустой кормушке. По истечении нескольких часов оживленного сбора корма на синем листке столик убирают. Затем на дощечке пчелам предлагают новые синий и желтый листы без пчелиного запаха; на каждый лист ставят по кормушке, но на этот раз без корма. Пчелы будут прилетать к пустой кормушке на синем листе и жадно искать пищу. Этот результат как бы покажет, что они отличают синий лист от желтого. Но его нельзя рассматривать как доказательство настоящего цветового зрения у пчел-работниц, поскольку желтый и синий листы могут отличаться не только по цвету, но и по яркости. Для большей убедительности повторяют первый опыт в усовершенствованной форме. Синий лист бумаги кладут теперь посреди множества листов различных оттенков от белого через светло-серый к темно-серому до черного. Если бы пчелы не различали цвета, то они должны были бы теперь путать синий цвет с тем серым, который по степени яркости соответствует синему. Но они прилетают только на синий лист и разыскивают корм только на нем (рис. 111). Тем самым доказывається, что рабочие особи медоносной пчелы в состоянии различать цвета.

Опыты с танцами. До начала проведения опытов с танцами следует выбрать направление от улья для постановки кормового столика с таким расчетом, чтобы можно было отнести кормовой столик не только в данном направлении на 1 км, но и в противоположном направлении на такое же расстояние.

I опыт. Кормовой столик, на который приучены летать 10—15 меченых пчел-работниц, постепенно (в течение 1—2 ч) удаляют от улья на расстоянии 20 м. За танцем меченых пчел, прилетающих с кормом с указанного расстояния, ведут наблюдения. По секундомеру определяют число полных циклов танца за четверть минуты. На

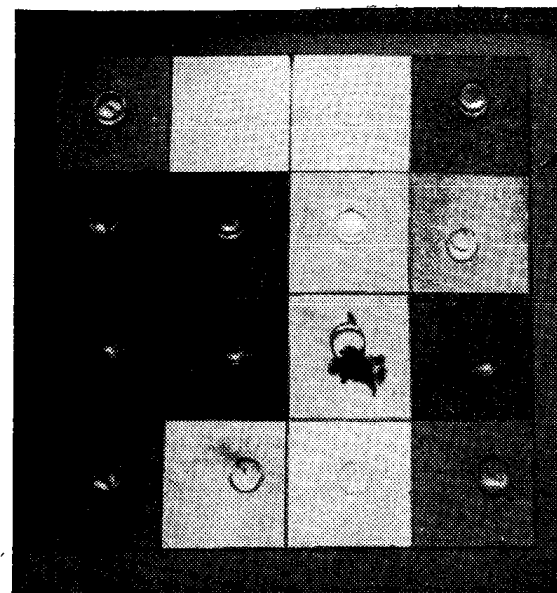


Рис. 111. Опыт, доказывающий наличие цветового зрения у пчел. Среди серых листов различных оттенков находится один лист синего цвета. На все листы расставлены пустые кормушки. Пчелы, приученные летать на синий лист, отличают этот цвет от всех оттенков серого и опускаются только на него.

основании данных по 10—15 танцам вычисляют среднее число циклов за четверть минуты.

II опыт. В течение 2—3 дней постепенно удаляют кормовой столик от улья на 1 км, не прекращая подкормки пчел-работниц; причем когда столик будет находиться от улья на расстоянии 100, 200, 400, 600, 800, 1000 м, прослеживают за танцами меченых пчел через стеклянную дверцу наблюдательного улья. Для каждого из указанных расстояний по секундомеру определяют число прямолинейных пробегов за четверть минуты, а затем на основании 10—15 танцев вычисляют средние показатели. По данным, полученным в первом и втором опытах, вычерчивают график зависимости между расстоянием от кормового столика до улья и скоростью танца. По горизонтальной оси откладывают расстояние от кормового столика до улья (20, 100, 200, 400, 600, 800, 1000 м). По вертикали для расстояния 20 м отмечают точку, соответствующую числу пробегов за четверть минуты; для расстояний 100, 200, 400, 600, 800, 1000 м на вертикальную ось наносят точки, условно показывающие число прямолинейных пробегов за четверть минуты. Из точек по горизонтали восстанавливают перпендикуляры до пересечения с соответствующими перпендикулярами из точек на вертикальной оси. Точки пересечения перпендикуляров соединяют линиями; полученный при этом график показывает, что с увеличением расстояния темп танца замедляется.

III опыт. Наблюдают, как в течение дня изменяется направление прямолинейного пробега с виляниями в танце одних и тех же пчел-работниц (меченых), летающих за кормом на расстояние 1 км. Восковым карандашом на стекле прочерчивают линии, повторяющие направление прямолинейных пробегов. С помощью транспортира, угольника и линейки измеряют угол между направлением прямолинейного пробега и вертикалью (отсчет ведут от вертикали, обозначая углы по левую сторону от нее со знаком минус, а по правую сторону — со знаком плюс). Среднее направление прямолинейного пробега определяют на основании измерений направлений пробега 10—15 танцев. Более точные результаты получаются при пользовании специальным угломером.

IV опыт. Группу пчел приучают летать за сиропом в направлении, противоположном тому, в котором ставили кормовой столик до сих пор. Если, например, ранее столик был расположен к югу от улья, то теперь аналогичный столик следует поставить с северной стороны. Постепенно его относят на расстояние 1 км по прямой линии. Регистрируют направление прямолинейного пробега в танцах пчел-работниц, измеряя углы. Проводя опыт с северной группой пчел, сохраняют также ранее выставленный кормовой столик и, время от времени пополняя кормушку на нем сиропом, поддерживают лёт пчел-сборщиц первой (южной) группы. Наблюдая за танцами пчел обеих групп в одно и то же время, проводят сравнение результатов и делают заключение о разнице в направлении прямолинейного пробега в танцах пчел-сборщиц южной и северной групп.

Занятие 11. ГОДИЧНЫЙ ЦИКЛ ПЧЕЛИНОЙ СЕМЬИ

Содержание и порядок выполнения. Во время летней практики учащиеся наблюдают на пасеке за поведением пчел-работниц при весеннем очистительном облете, отмечая, при какой температуре они вылетают на очистительный облет, продолжительность его, расстояние, на котором держатся пчелы при очистительном облете. Учащиеся принимают участие в весенней ревизии гнезд, дают в дневнике краткую характеристику состояния пчелиных семей: общее число рамок, занимаемое семьей; число рамок с расплодом, площадь расплода, печатного и открытого (определяют с помощью рамки-сетки), общая живая масса пчел в семье (из расчета 250 г на улочку при хорошем обсиживании пчелами сотов), количество корма — меда, перги.

Примерно раз в неделю, начиная со дня очистительного облета, учащиеся регулярно наблюдают за лётной активностью пчел (в течение дня три раза — в 7, 13 и 18 ч): стоя сбоку от летка, в течение 3—15 мин подсчитывают число прилетающих в улей пчел (следует отметить дату первых прилетов с обножкой). Желательно работать вдвоем: один подсчитывает число прилетающих пчел-сборщиц без обножки, другой — число их с обножкой; суммированием результатов подсчетов получают число, характеризующее общий прилет пчел-работниц, а затем вычисляют долю сборщиц пыльцы. Впоследствии общий прилет сопоставляют с данными по учету расплода.

Далее учащиеся наблюдают за первым ориентировочным облетом молодых пчел-работниц, отмечая при этом время начала и конца облета, расстояние от улья, на котором держатся пчелы при

облете. После того как в семьях появятся трутни, ведут наблюдения за особенностями их лётной активности: в течение 3—5 дней (с 9 и до 18 ч) подсчитывают в течение 5 мин в начале каждого часа число возвращающихся в улей трутней. На основе подсчетов выявляют, на какое время дня приходится максимальный их прилет, а также начало и окончание лётной активности трутней. Прослеживают за временем начала и окончания изгнания трутней из гнезд.

При всех наблюдениях за лётной активностью пчел-работниц и трутней отмечают температуру в тени (в часы наблюдений), относительную влажность (если на учебной пасеке есть психрометр), облачность, силу ветра, показания контрольного улья.

В течение весенне-летнего периода через каждые 12 дней ведут регулярные учеты печатного расплода и числа ячеек, занятых пергой (с помощью рамки-сетки), а также определяют количество меда в гнезде и примерное число пчел-работниц. Делением общего числа ячеек печатного расплода на 12 выявляют среднесуточную яйценоскость матки.

Например, на 30 июня в гнезде оказалось 17 400 ячеек печатного расплода: принимая во внимание, что развитие пчелы-работницы в форме печатного расплода продолжается 12 дней, эту величину надо разделить на 12; в результате среднесуточная яйценоскость матки составит 1450 яиц. Чтобы определить, на какой период приходится данная яйценоскость, следует найти дату на 9 дней ранее 30 июня, так как со дня откладки яйца и до запечатывания ячейки проходит 9 суток. Таким образом, день, когда были отложены последние яйца, из которых ко времени учета развились самые молодые стадии печатного расплода, приходится на 21 июня; что же касается самых поздних стадий печатного расплода (куколки), то они происходят из яиц, отложенных на 12 дней раньше 21 июня, т. е. 9 июня. Следовательно, среднесуточная яйценоскость матки — 1450 яиц — приходится на период между 9 и 21 июня.

Результаты учета печатного расплода в течение весенне-летнего периода дадут возможность составить представление о сезонных изменениях плодovitости матки и накопления в семье печатного расплода. На основании же данных по учету живой массы пчел-работниц можно судить о ходе сезонных изменений их численности в пчелиной семье. Цифровые материалы по учету расплода, численности семьи, яйценоскости матки целесообразно оформить в виде графиков, лучше всего на миллиметровой бумаге. На горизонтальной линии в таком случае наносят даты учета, над ними по вертикали отмечают точками (кружочками, крестиками и т. п.) полученные при наблюдениях данные в условных линейных единицах. Например, одному сантиметру могут соответствовать 100 яиц, 1000 ячеек печатного расплода, 1000 пчел. Соединив точки линиями, получают кривые, иллюстрирующие либо среднесуточную яйценоскость матки, либо изменения количества печатного расплода, либо числа пчел-работниц на протяжении весенне-летнего периода.

Оглавление

Предисловие к первому изданию	3
Введение	5
Глава первая. Образ жизни медоносной пчелы	15
Понятие о пчелах	15
Медоносная пчела	19
Сообщество медоносной пчелы и его индивиды	20
Глава вторая. Внешнее строение	24
Расчленение тела	24
Наружные покровы	25
Строение головы	26
Строение грудного отдела	31
Органы передвижения	34
Строение брюшка	42
Контрольные вопросы	45
Глава третья. Анатомия и физиология	46
Органы пищеварения	46
Головные и грудные железы	49
Пища медоносной пчелы	52
Пищеварение	58
Органы кровообращения, выделения и их функция	60
Дыхательная система и газообмен	63
Жалоносный аппарат	66
Контрольные вопросы	70
Глава четвертая. Пчелиное гнездо	71
Расположение и структура сотов в естественном гнезде	71
Строительная деятельность	75
Контрольные вопросы	80
Глава пятая. Размножение.	81
Развитие половых клеток	81
Развитие пчелы-работницы, матки, трутня	93
Эндокринная система	114
Роение	117
Контрольные вопросы	122
Глава шестая. Полиморфизм	123
Морфологическая и функциональная дифференциация особей пчелиной семьи	123
Одиночные пчелы и происхождение общественной жизни у насекомых	135
Контрольные вопросы	142

Глава седьмая. Систематическое положение	143
Понятие о системе животного мира	143
Виды общественных пчел рода <i>Apis</i>	145
Подвиды и породы медоносной пчелы	149
Контрольные вопросы	155
Глава восьмая. Поведение	156
Поведение как проявление нервно-мышечной активности	156
Нервная система	158
Органы чувств и их восприятия	169
Органы механического чувства	171
Органы химического чувства	179
Органы зрения	185
Чувство времени	197
Ориентировка	199
Смена функций пчелы-работницы на протяжении жизни	206
Обучение	213
Формы взаимосвязи в пчелиной семье	219
Взаимоотношения с цветковыми растениями	241
Контрольные вопросы	252
Глава девятая. Годичный цикл пчелиной семьи	253
Жизнедеятельность пчелиной семьи весной	254
Особенности поведения пчелиной семьи в весенне-летний период	259
Поведение пчелиной семьи осенью и зимой	270
Контрольные вопросы	276
Материал для лабораторно-практических занятий	277
Методические указания	277
Приборы и предметы оборудования	277
<i>Занятие 1.</i> Внешнее строение пчелы-работницы. Ротовой аппарат	282
<i>Занятие 2.</i> Крылья (передние и задние) и ноги (передние, средние, задние) пчелы-работницы, матки, трутня	284
<i>Занятие 3.</i> Тергиты и стерниты брюшка пчелы-работницы, матки, трутня	285
<i>Занятие 4.</i> Вскрытие пчелы-работницы. Органы пищеварения, дыхания, кровообращения, выделения; жалоносный аппарат	286
<i>Занятие 5.</i> Нервная система	290
<i>Занятие 6.</i> Органы размножения матки, пчелы-работницы, трутня	290
<i>Занятие 7.</i> Расположение и структура сотов в естественном гнезде. Строительная деятельность	292
<i>Занятие 8.</i> Развитие пчелы-работницы, матки, трутня. Роение	293
<i>Занятие 9.</i> Морфологическая и функциональная дифференциация особей пчелиной семьи	295
<i>Занятие 10.</i> Поведение пчел-работниц	295
<i>Занятие 11.</i> Годичный цикл пчелиной семьи	300

*Фаддей Афанасьевич Лаврехин,
Светлана Васильевна Панкова*

БИОЛОГИЯ МЕДОНОСНОЙ ПЧЕЛЫ

Зав. редакцией В. И. Орлов
Редактор А. И. Заварский
Художник В. И. Акшии
Художественный редактор О. М. Соркина
Технический редактор Л. А. Бычкова
Корректоры: И. Н. Молодкниа, Н. В. Карпова

ИБ № 3138

Сдано в набор 22.09.82. Подписано к печати 11.04.83.
Т-07835. Формат 84×108¹/₃₂. Бумага тип. № 2. Гарнитура
литературная. Печать высокая. Усл. печ. л. 15,96+4 цв.
вкл. Усл. кр.-отг. 17,96. Уч.-изд. л. 17,98. Изд. № 129.
Тираж 50 000 экз. Заказ № 1465. Цена 75 коп.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Колос», 107807, ГСП, Москва, Б-53, ул. Садовая-Спасская, 18.

Ярославский полиграфкомбинат Союзполиграфпрома при
Государственном комитете СССР по делам издательств,
полиграфии и книжной торговли. 150014, Ярославль,
ул. Свободы, 97.

75 коп.

