



Е. К. ЕСЬКОВ

**МИКРОКЛИМАТ
ПЧЕЛИНОГО
УЛЯ
И ЕГО
РЕГУЛИРОВАНИЕ**

РОССЕЛЬХОЗИЗДАТ



Е. К. ЕСЬКОВ

**МИКРОКЛИМАТ
ПЧЕЛИНОГО
УЛЯ
И ЕГО
РЕГУЛИРОВАНИЕ**



**МОСКВА
РОССЕЛЬХОЗИЗДАТ
1978**

638
Е 87
УДК 638.124.56

В книге раскрыты закономерности формирования микроклимата пчелиного жилища в зависимости от состояния их обитателей и условий внешней среды. Определены оптимальные и экстремальные условия для жизни и развития членов пчелиной семьи. Изложены способы искусственного регулирования микроклимата.

Е $\frac{40704-019}{M104(03)-78}$ 86—78

© Россельхозиздат, 1978

Совершенствование технологии ухода за пчелами с целью повышения их продуктивности и эффективности использования для опыления энтомофильных сельскохозяйственных растений предусматривает обеспечение оптимальных условий содержания. Среди многообразия этих условий важная роль принадлежит микроклимату пчелиного улья, оптимизация которого позволяет полнее реализовать потенциальные возможности пчелиной семьи, обусловленные ее наследственными свойствами.

В отличие от сельскохозяйственных животных пчелы сами регулируют микроклимат своего жилища. Однако затраты их энергии увеличиваются при отклонении условий среды от оптимальных, что связано с дополнительным расходом меда и ускорением процесса старения пчел. Много энергии тратят они также на поддержание микроклимата, необходимого для развития пчелиной семьи. В тех же случаях, когда пчелы не в состоянии обеспечить для них нормальные условия, развивающиеся особи погибают или их жизнеспособность и хозяйственно полезные качества резко ухудшаются.

В настоящей работе изложены механизмы регулирования пчелами микроклимата своего жилища. Определены оптимальные и экстремальные условия для жизни и развития членов пчелиной семьи. Даны способы и проанализирована эффективность искусственной регуляции микроклимата пчелиного жилища. Перечисленные сведения необходимы для разработки и совершенствования приемов ухода за пчелами.

1. МЕТОДЫ КОНТРОЛЯ МИКРОКЛИМАТА

Контроль температуры

Для контроля температуры в пчелином улье требуются преимущественно малоинерционные небольшие по размерам датчики, показания которых можно регистрировать дистантно. Это ограничивает применение жидкостно-стеклянных термометров расширения. В качестве датчиков внутриульевого температуры наиболее приемлемы термосопротивления (особенно терморезисторы) и термопары.

Для измерения внутриульевого температуры обычно используют медь-копелевые, реже хромель-копелевые и железо-копелевые термопары. Термоэлектродвижущая сила (термо-э.д.с.), развиваемая перечисленными термопарами на 100°C , составляет соответственно 4,75; 6,90; 5,75 мВ.

В качестве приборов для измерения э.д.с. термопар служат потенциометры постоянного тока. Некоторыми исследователями, изучающими терморегим улья, был рекомендован потенциометр ПП. Однако он имеет низкую точность измерений. Цена наименьшего деления шкалы этого прибора равняется 0,1 мВ, что соответствует $1,5^{\circ}\text{C}$ при использовании хромель-копелевых термопар, обеспечивающих сравнительно высокую термо-э.д.с. Достаточно высокую точность измерения обеспечивают потенциометры типа Р-2/1, Р-307 и Р-307Т.

При контроле микроклимата улья температуру измеряют через некоторые интервалы времени (от минут до суток) с помощью нескольких термодатчиков, установленных в контролируемых зонах. Для сокращения проводов, идущих от улья к измерительному прибору, при применении, например, медь-копелевых термопар концы медной проволоки приваривают в различных участках копелевого провода. Образованные таким способом термопары размещают в улье. Свободные концы медных проводов подключают к измерительному прибору через многопозиционный переключатель. На вторую клемму прибора также подсоединяют медный провод,

отходящий от «холодного спая». При таком способе исключается возникновение термо-э.д.с. в местах подключения термоэлектродных проводов к переключателю и измерительному прибору. Важно то, что всего одна термопара является общим для всех других термопар «холодным спаем».

Достоинство термопар — небольшие размеры, благодаря чему они обладают низкой тепловой инерционностью и быстро приходят в состояние теплового равновесия с окружающей средой. Это позволяет использовать их для узлокалольного измерения температуры. Однако термопарам свойственны и недостатки, которые в значительной мере сдерживают их применение. В частности, для точных измерений термо-э.д.с., развиваемой термопарами, требуются высокочувствительные потенциометры, а иногда усилители постоянного тока. Значительную трудность представляет термостатирование «холодного спая».

Термометры сопротивления. Различают два типа термосопротивлений — проволочные и полупроводниковые (термисторы, терморезисторы). Использование проволочных термосопротивлений основано на свойстве проводников менять свое сопротивление в зависимости от температуры. У большинства металлов нагрев увеличивает электрическое сопротивление, у полупроводников его уменьшает.

Выпускаемые промышленностью проволочные термосопротивления имеют большие габариты (10 см и более), поэтому их не следует применять для контроля температуры в пчелином гнезде. При установке их в улье за пределами гнезда необходимо стремиться к тому, чтобы середина датчика находилась в центре зоны, где требуется измерить температуру.

Достоинством термометра сопротивления является то, что, однажды проградуированный, он позволяет надежно и точно измерять абсолютную величину температуры в отличие от термопар, регистрирующих разность температур. Температурный коэффициент большинства металлов, используемых для изготовления термосопротивлений, равен 0,4—0,6% на 1°C. С помощью такого термометра достигается точность измерений до 0,01 Ом, что позволяет контролировать изменение температуры на 0,025°C.

Наибольшую точность измерений (при использовании измерительных приборов одного и того же класса

точности) обеспечивают полупроводниковые терморезисторы. Температурный коэффициент сопротивления у них 3—6% на 1°C. Широкое применение при измерениях терморезистора пчелиного жилища получили терморезисторы типа ТОС, КМТ и ММТ. Особый интерес представляет терморезистор типа МКМТ-16, МТ-54, выполненный в виде стеклянного баллона диаметром около 1 мм. Номинальное сопротивление этого датчика при 20°C составляет 3900 Ом ± 30%. Он обладает низкой тепловой инерционностью и рекомендуется для регистрации быстроменяющихся температурных процессов.

Для измерения температуры с помощью термосопротивлений применяют уравновешенные и неуравновешенные измерительные мосты. Контроль температуры с помощью уравновешенного измерительного моста сводится практически к определению положения движка переменного сопротивления, при котором мост находится в равновесии. Шкала реохорда градуируется в омах или при работе с известным типом термосопротивления непосредственно в градусах. Измерение температуры с помощью неуравновешенного моста производится по величине отклонения стрелки милливольтметра.

Полупроводниковые триоды. Применение в качестве термодатчиков полупроводниковых триодов основано на их свойстве изменять некоторые свои параметры в зависимости от температуры. Например, разработана схема термометра ТЭТ-2, принцип действия которого основан на изменении напряжения перехода «эмиттер-база» триода МГТ-108Г с изменением температуры среды. Прибор имеет автономное питание (элемент 373) и рассчитан на определение температуры от -10 до +50°C с точностью ± 0,5°C. Измерительное устройство и датчики прибора сохраняют работоспособность при температуре от -40 до +65°C, относительной влажности до 95 ± 3%.

Калибровка термодатчиков. Технология изготовления материалов, применяемых для монтажа термодатчиков, в том числе термопар из благородных металлов, не обеспечивает необходимой стабильности их физических свойств. В связи с этим необходимо проводить калибровку термодатчиков.

Термодатчики калибруют обычно по ртутному термометру. Для получения чувствительности в 0,01°C вся шкала измерительного прибора должна соответствовать 1°C. Если же требуется измерить значения температуры

в 20—30°C и для начала отсчета используется температура тающего льда, то показания прибора не могут дать точность, превышающую 0,02—0,03°C. По мере расширения диапазона измеряемых температур чувствительность прибора будет снижаться.

Важно помнить, что у отдельных экземпляров одного и того же типа полупроводниковых терморезисторов и триодов, как правило, имеют место несовпадения характеристик. Поэтому при замене вышедшего из строя термодатчика необходимо регулировать измерительный мост или подбирать подходящий экземпляр, характеристика которого не отличается от заменяемого.

Измерение влажности

К настоящему времени разработаны различные способы и приборы для измерения влажности воздуха. Выбор того или другого способа определяется задачами исследования. При этом особое внимание следует обращать на то, чтобы датчики влажности не оказывали влияния на микроклимат пчелиного жилища.

Широкое распространение получило измерение относительной влажности воздуха с помощью смачиваемого термодатчика (терморезистора, термопары и т. п.), охлаждаемого за счет испарения воды. Для этого на него надевают фитиль, опущенный в сосуд с дистиллированной водой. Приближение пчел к смачиваемому датчику и фитилю ограничивается металлической сеткой. Сухой термодатчик располагают рядом со смачиваемым. Обдув термодатчиков при измерении влажности внутри улья обеспечивается пчелами, занятыми аэрированием своего жилища.

Измерение сопротивления терморезисторов (сухого и смачиваемого) производят с помощью соответствующих приборов. Относительную влажность определяют по психрометрическим таблицам.

В качестве чувствительных элементов датчиков часто для измерения влажности используют материалы, изменяющие свои свойства (размеры, электропроводность и др.) в зависимости от количества поглощенной воды. Например, длина обезжиренного волоса увеличивается с повышением влажности от 0 до 100% на 2—2,5%. При монтаже таких датчиков необходимо помнить, что во избежание остаточной деформации нагрузка на во-

лос (нередко чувствительный элемент имеет их несколько) не должна превышать 1—2 г.

В датчике прибора ИТВ-1, позволяющего дистантно контролировать влажность воздуха, чувствительным элементом служит животная пленка. Изменение длины пленки регистрируется по величине переменного резистора, ползунок которого перемещается при ее сжатии и расширении.

Существенным недостатком волосяных и пленочных датчиков является то, что их свойства со временем меняются. Это обуславливает необходимость частых калибровок датчиков. К недостаткам датчика измерителя влажности (ИТВ-1) следует отнести также его большие габаритные размеры.

В некоторых случаях для измерения влажности воздуха в улье применяют датчики, принцип действия которых основан на регистрации температуры конденсации водяных паров. Они включают охлаждаемое зеркало и прибор, контролирующей его температуру; индикатор появления и исчезновения росы; датчик окружающей температуры. На таком же принципе работает гигрометр ГГО, используемый для измерения влажности при отрицательных температурах (Б. П. Смирнов, 1966), а также конденсационный термогигрометр ДКТГ.

Анализ углекислого газа и кислорода

Отбор проб воздуха для измерения содержания кислорода и углекислого газа производят через трубки с диаметром отверстия 0,5—5,0 мм, которые в зависимости от задачи исследований монтируют в различных частях улья. Минимальный объем отбираемой пробы газа зависит от системы газоанализатора.

К наиболее простым способам газового анализа относят те, принцип которых основан на избирательном поглощении кислорода и углекислого газа специальными химическими веществами. Вычисление процентного содержания компонентов анализируемого газа осуществляется путем измерения сокращения объема анализируемой пробы газа при последовательно проводимых операциях поглощения. Изменение объема анализируемой смеси определяется по разности отсчетов с помощью измерительной бюретки. К серийным приборам

этого типа относится переносный химический газоанализатор ГХП-3М.

Значительно быстрее анализ концентрации кислорода и углекислого газа можно провести с помощью переносного интерференционного газоанализатора (ИГА), действие которого основано на смещении интерференционной картины при изменении состава исследуемой пробы воздуха. Прибор измеряет содержание кислорода в диапазоне от 5 до 20,9% и углекислого газа от 0,03 до 6% с точностью не ниже $\pm 0,3\%$.

Высокую точность анализа содержания углекислого газа (в приборе с пределами измерения от 0 до 1% углекислого газа погрешность составляет 0,025%) обеспечивает оптико-акустический газоанализатор ОА-2209. Принцип его действия основан на поглощении углекислым газом тепловой энергии в определенной области инфракрасного диапазона. Поглощая же инфракрасную энергию, газ нагревается, и давление повышается. Изменение давления, определяемое концентрацией углекислого газа, воспринимается микрофоном, а электрические колебания регистрируются измерительным устройством прибора.

Газоанализатор снабжен самопишущим устройством для непрерывной регистрации динамики изменений концентрации углекислого газа в улье. Он работает также в статическом режиме, для чего отключается система автоматической подачи анализируемого воздуха. Его вдувают через фильтр непосредственно в измерительную камеру прибора, используя, например, шприц объемом 150—200 мм³.

Из стационарных приборов для измерения концентрации кислорода применяют газоанализаторы, основанные на использовании парамагнитных свойств кислорода (притяжению магнитным полем) и явлении термомагнитной конвенции, имеющей место при наличии разности температур с двух сторон магнитного поля. К числу таких газоанализаторов относятся приборы МГК-2 и МН-5121.

Первый определяет концентрацию кислорода в диапазоне от 0 до 21% при погрешности, не превышающей 2,6% от верхнего предела измерений. Второй обеспечивает погрешность не более 0,5%, измеряя концентрацию кислорода в диапазоне от 15 до 30%.

II. ТЕМПЕРАТУРНЫЙ РЕЖИМ

Температура тела пчел

Температура тела пчел вне улья. Пчелы, как и другие насекомые, перед полетом повышают температуру своего тела. Этот процесс носит преимущественно эндотермический характер, то есть связан главным образом с активизацией обменных процессов, в частности с работой мышц. Скорость разогрева тела пчелы, готовящейся к полету, составляет $2,1 \pm 0,25^\circ\text{C}$ в минуту (Х. Эш, 1960). При этом сильнее всего разогревается грудь насекомого — при 18° до $33\text{—}36^\circ\text{C}$, слабее — брюшко (до $21\text{—}22^\circ\text{C}$).

Температура тела пчел, подлетающих к источнику пищи, выше температуры окружающей среды на $6\text{—}20^\circ\text{C}$, температура груди на $5\text{—}11^\circ\text{C}$. У пчел, впервые прилетевших к кормушке, температура тела примерно на градус ниже, чем у тех, которые длительное время посещают этот источник пищи. Указанное различие сглаживается после $4\text{—}5$ визитов к кормушке.

У пчел, занятых заполнением медового зобика, температура тела, как правило, не изменяется. Исключение составляют случаи, когда пчелы летают за кормом в холодную дождливую погоду (она может снизиться на $2\text{—}3^\circ\text{C}$). В период паузы засасывания пчелы повышают температуру тела.

Температура тела пчел в улье. Летом температура тела спокойно сидящих пчел часто находится на уровне температуры окружающего их воздуха. Разница между этой температурой и телом пчел, занимающихся обогревом гнезда, достигает 10°C . Эти пчелы часто не отличаются по поведению от инертных особей, не выполняющих никакой работы.

Температура тела пчел, пополняющих пищевые запасы и исполняющих так называемые «танцы», всегда выше температуры тела инертных особей. При посещении источника пищи на расстоянии до 600 м при температуре внешней среды $18\text{—}27^\circ\text{C}$ температура груди танцовщиц колеблется от 29 до 38°C , температура брюшка танцовщицы на $6\text{—}10^\circ\text{C}$ ниже, чем груди. У пчел, посещающих кормушку и энергично передвигающихся по сотам, но не исполняющих «танцев», температура тела на несколько градусов ниже, чем у танцовщиц. Пчелы,

мобилизуемые танцовщицей, разогреваются до 39—40°C (Х. Эш, 1960).

Регуляция температуры тела пчел. У пчел, как и других пойкилотермных животных, температура тела зависит от температуры окружающей среды. Но наличие этой зависимости не означает равенства или некоторого постоянного соотношения между этими температурами. Например, по данным Е. Шульз-Лангер (1958), разность между температурой тела летающих пчел и среды уменьшается с 9 до 1°C при увеличении температуры окружающего воздуха с 9 до 34°C. Это свидетельствует о том, что пчелы регулируют в некоторых пределах температуру своего тела.

Механизмы производства тепла у пчел основаны на мышечной активности. Наибольшее его количество выделяется грудной мускулатурой, так как разогрев пчелы начинается с подъема температуры груди. По окончании периода разогрева температура груди превосходит температуру брюшка.

Разогрев пчел не всегда связан с повышением их двигательной активности. У внешне неподвижных пчел может происходить быстрый подъем температуры груди. Тепло образуется в результате микроколебаний грудных мышц непрямого действия (мышцы летательного аппарата), что подобно явлению дрожи у млекопитающих.

Роль летательных мышц непрямого действия, как генераторов тепла, доказана в электрофизиологических экспериментах Х. Эша (1964). Исследователь регистрировал одновременно температуру в груди пчелы, вибрацию ее экзоскелета (хитинового покрова) под действием мышц непрямого действия и электрические процессы. Обнаружено, что выделение тепла всегда сопровождается генерацией потенциалов действия. С увеличением частоты их следования поднимается температура груди.

Разогрев тела пчел возможен также за счет поглощения солнечной энергии, особенно в жаркую погоду. Например, у пчел, летающих при температуре 32—34°C под открытыми лучами солнца, температура тела приблизительно на 4°C выше, чем у насекомых, летающих при тех же условиях, но в тени (Е. Шульз-Лангер, 1958).

Тело пчелы обладает высокой теплопроводностью и соответственно низкими теплоизоляционными свойствами. Так, наркотизированная пчела, нагретая в инфра-

красных лучах до 40°C , охлаждается при температуре 22 до 30°C за 35 с, а до 25° за 60 — 70 с (Х. Эш, 1960). Отсюда следует, что отдача тепла нагретой пчелой происходит по экспоненциальному закону с постоянной времени около 70 с.

Механизм охлаждения пчелы связан частично с испарением метаболической воды, выделяемой через дыхальца, когда она расходует за время полета значительное количество корма. Однако такое охлаждение не превышает 10% от общей суммы теплопотерь (Х. Эш, 1960). Кутикулярное испарение в механизме охлаждения пчелы не существенно, так как критическая температура воска, при которой он имеет наибольшую водопроницаемость, находится значительно выше витальной для пчел.

Важную роль в регуляции температуры тела пчел играет их способность изменять в широких пределах интенсивность обмена веществ. Разогрев тела пчел прекращается или значительно ослабевает, когда температура среды достигает 30°C .

Терморцепция

Температура среды влияет на все биохимические и биофизические процессы, протекающие в организме. В связи с этим на изменение температуры среды реагирует и все тело пчелы. Действию температуры подвержена также работа различных узкоспециализированных рецепторов. Установлено, например, что фонорецепторы, ответственные за восприятие пчелами звуков, распространяющихся в воздушной среде, меняют структуру электроответа в зависимости от температуры. На повышение температуры с 20 — 25°C до 35 — 38°C количество импульсов в ответе рецептора на один и тот же звуковой стимул возрастает в среднем в $1,2$ раза. В противоположность этому активность хеморецепторных сенсилл, расположенных на антеннах, с подъемом температуры уменьшается. Полное прекращение импульсации сенсилл наблюдается, когда температура достигает 45°C .

Специализированные температурные рецепторы животных разделяются на две категории — холодовые и тепловые, реагирующие на колебания температуры изменением количества генерируемых импульсов. Благодаря этому, они являются индикаторами изменения тем-

пературы. При этом холодовые рецепторы отвечают временным возрастанием импульсации на понижение температуры. С ее повышением импульсация этого типа рецептора уменьшается или полностью затормаживается. Тепловой рецептор, напротив, реагирует увеличением количества импульсов на нагрев.

У пчел термореперторы холода представляют собой ампулоподобные сенсиллы длиной до 20 мкм и шириной до 10 мкм, расположенные на девяти дистальных члениках антенн (В. Лагер, 1964). Наиболее чувствительны к температуре термореперторы, расположенные на первых пяти дистальных члениках (Х. Херан).

В электрофизиологических экспериментах В. Лагера (1964) показано, что резкая активизация рецептора с подъемом количества генерируемых им импульсов наблюдается лишь непосредственно после его охлаждения. Так, на понижение температуры с 26 до 23°C рецептор отвечает почти 10-кратным увеличением частоты пульсаций, но через 1с количество генерируемых им импульсов уменьшается примерно вдвое. Результаты электрофизиологических исследований свидетельствуют о способности пчел воспринимать колебания температуры, составляющие десятые доли градуса.

Нагрев рассматриваемых рецепторов стимулирует понижение их активности. Полное затухание пульсаций рецептора наблюдается, когда температура среды достигает 40—45°C. Это подтверждает, что описываемый орган является холодовым рецептором.

Типичных рецепторов тепла у пчел не обнаружено. Их функцию совмещают рецепторы углекислого газа, реагирующие на нагрев увеличением частоты генерируемых импульсов. Эти рецепторы представляют морфологически ампуловидные или целоконические сенсиллы, расположенные, как и холодные рецепторы, на девяти дистальных члениках антенн.

Терморегим, поддерживаемый отделенными от семьи пчелами

Особенности терморегуляции изолированных от семьи групп пчел заслуживают специального рассмотрения. Понятие механизма терморегуляции пчелиной семьей также имеет важное прикладное значение. В частности, знание этого вопроса может быть использовано при определении численности пчел для временного

содержания маток вне пчелиной семьи, в том числе в период их спаривания.

Активное регулирование температуры группой пчел, изолированных от семьи, находится в тесной связи с образованием так называемого «клуба». Он обычно прикрепляется к потолочной части помещения, например садка, и имеет форму грозди или полусферы.

В клуб могут собираться лишь часть пчел из числа находящихся в садке. Формирование клуба и количество входящих в него пчел зависит от ряда причин. Одна из наиболее важных связана с количеством пчел: чем их больше, тем ближе вероятность формирования клуба. Он обычно формируется, когда в садке более 50 пчел. Клуб из меньшего числа совсем не формируется или бывает очень неустойчивым—систематически распадается. Существенное влияние на формирование клуба оказывает температура среды. Понижение температуры побуждает пчел быстрее собираться в клуб. Например, в одном из опытов Дж. Фри и В. Спенсер-Бутч (1959) при 20°C в клуб собиралось 28% пчел, при 15 — 77, а при 10°C — 100%.

Температура в клубе пчел зависит от количества образующих его особей и температуры внешней среды. Дж. Фри и В. Спенсер-Бутч, регистрируя температуру внутри гроздей, включающих 10, 25, 50, 100 и 200 пчел, обнаружили способность к терморегуляции уже у 25 особей. С увеличением числа особей диапазон колебаний температуры внутри клуба сокращается.

Своеобразен терморегим роя, представляющего большую группу пчел (до половины от общей численности взрослых особей семьи), покинувших вместе с маткой материнскую семью. Рой, вылетев из материнского жилища, размещается недалеко от него в виде грозди, чаще на ветке дерева. Это является промежуточной станцией между материнским и новым жилищем. Внутри роевой грозди имеется зона с температурой 34—35°C, смещенная вверх грозди. В периферической зоне наивысшая температура в ее верхней части — 31°C (при 26°C внешней), в боковых — 30, а в нижней — 29°C.

Пчелы роевой грозди способны противостоять резким колебаниям внешней температуры. Анализ динамики терморегима роя в связи с колебаниями внешней температуры показывает, что изменения внутрироевой температуры происходят непосредственно после нагре-

вания или охлаждения грозди. Например, при охлаждении роя весом 1,1 кг с 25°C до 3°C температура внутри него в начале опускается на 4°C, а затем вновь приближается к исходному уровню, повысившись на 2—3°C. При нагреве наибольший рост температуры в рое наблюдается вслед за подъемом внешней (рис. 1).

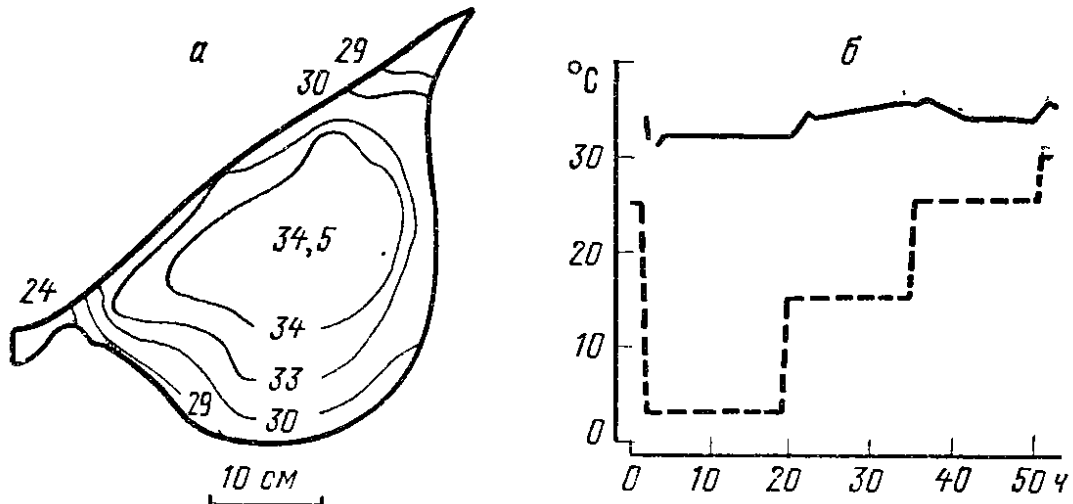


Рис. 1. Температура роевой грозди:

а — изотермическая картина вертикального разреза (по Бюделю, 1958); *б* — влияние охлаждения и нагревания на температуру в центральной зоне

Колебания внешней температуры влекут за собой изменение объема роя в несколько раз, что имеет важное значение при терморегуляции. При нагревании роевая гроздь разрыхляется и ее объем увеличивается; охлаждение стимулирует уплотнение грозди.

Терморезим нормально развивающейся семьи

Заселение жилища роем. Началом развития новой семьи считается момент заселения роя в жилище (улей, дупло или другое место, защищающее от ненастной погоды). Уже в первые минуты температура в центральной части улья с пустыми рамками поднимается с 19 до 26°C, достигая через 15 мин 37°C.

Большое выделение тепла заселяющимся роем объясняется возбуждением и высокой активностью пчел. Спад температуры связан со снижением активности, а также усиленной аэрацией жилища пчелами. Значительная часть пчел-вентиляторов (особи, машущие крыльями) располагается в это время на сотах у леткового отверстия.

Спад температуры бывает непродолжителен. При наличии оплодотворенной матки температура в улье через несколько часов стабильно поддерживается на уровне 33—35°C. Реже это происходит на вторые-третьи сутки после заселения роя.

Без стабилизации терморегима в жилище, занятом роем, невозможно развитие семьи. Температура 33—35°C необходима не только для развития пчелиного расплода, но и для стимуляции матки к выполнению ее главных функций — откладке яиц.

Выращивание расплода. С началом откладывания маткой яиц и появлением расплода¹ терморегим пчелиного жилища, по крайней мере в его гнезде², стабилизируется. Размер зоны с постоянной температурой прямо связан с количеством расплода. Уменьшение его ведет к снижению стабильности температуры (особенно в безрасплодных зонах гнезда). Например, при снижении внешней температуры с 26°C (днем) до 11°C (ночью) температура за пределами расплода в верхней зоне гнезда семьи, состоящей из 17—23 тыс. взрослых и 500—700 особей в фазе постэмбрионального развития, опускается до 24—26°C. В тот же период в семьях с тем же числом пчел, но содержащих 9—11 тыс. ячеек с разновозрастным расплодом, температура в рассматриваемой зоне не опускается ниже 29—31°C.

В зоне расплода пчелы поддерживают наиболее стабильную температуру. Ее верхняя граница даже в жаркую погоду находится на уровне 36°, реже 37—38°C³ (М. Линдауэр, 1954; Р. Вольгемут, 1957; К. В. Моисеев, 1959). Семьи медоносных пчел лучше других общественных насекомых могут противостоять действию высоких внешних температур.

На это указывают, например, данные Л. Р. Верма (1970), проводившего в одно и то же время измерение температур в гнездах медоносных и индийских пчел. Оказалось, что при внешней температуре 41°C максимальная внутригнездовая у первых составляла 36,5°, у вторых — 38°C.

¹ Расплодом называют пчел и трутней, находящихся на различных стадиях постэмбрионального развития.

² Под гнездом подразумевается зона улья, занимаемая пчелами.

³ Исключения составляют случаи кратковременного изменения температурного режима в ответ на сильную искусственную стимуляцию семьи.

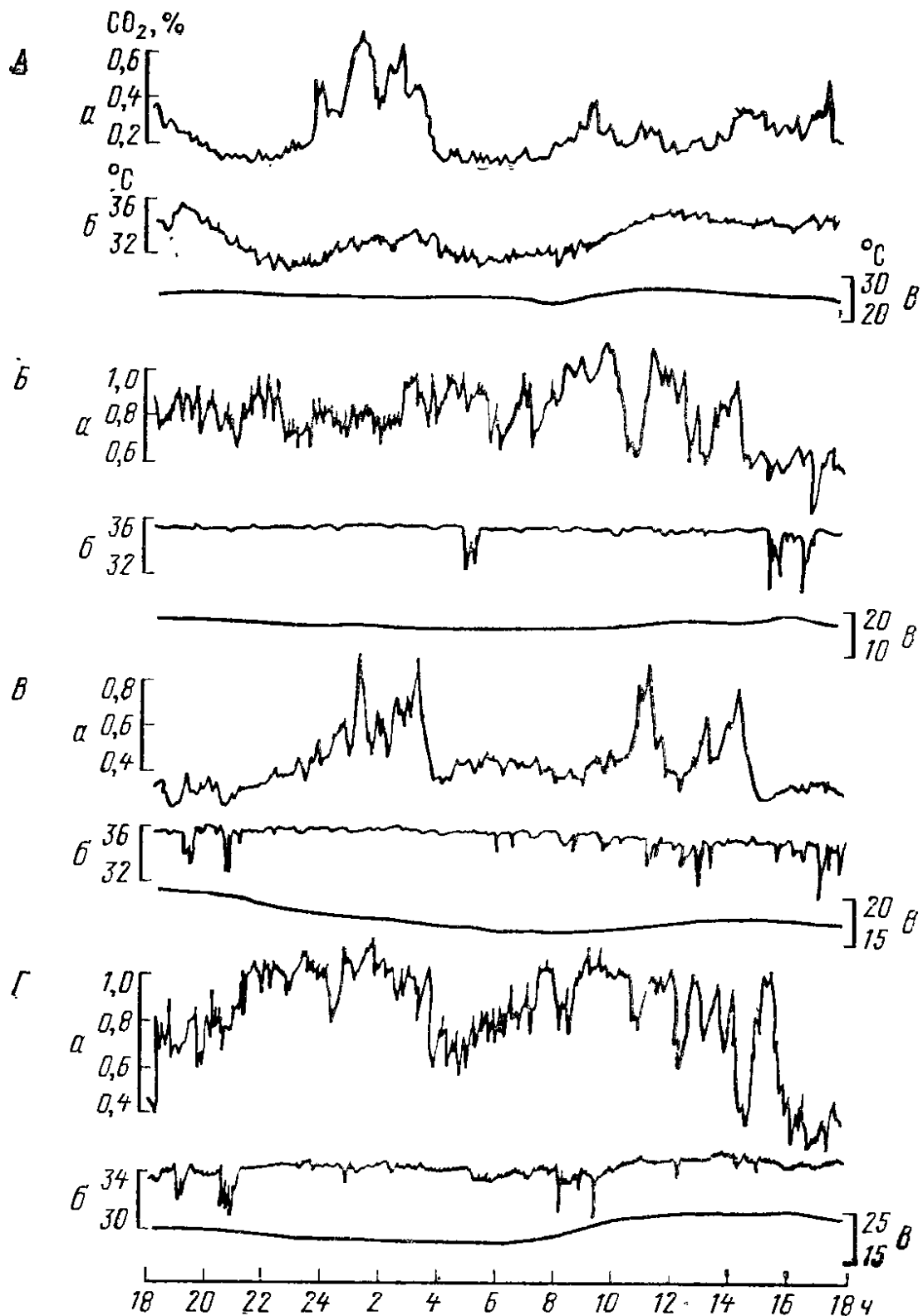
Важно отметить, что даже при сильном возбуждении пчел, оказывающем значительное действие на терморегим гнезда, меньше всего изменяется температура в зоне расплода. Так, при стимуляции активности пчел электрическим полем (частотой 100—800 Гц и напряженностью 100—200 В/см) в течение 30—60 мин температура в центре гнезда увеличилась лишь на 4°C, а на периферии — на 10—17°C, достигнув в боковых частях улья 44°C.

Сведения о максимальном охлаждении воздуха в зоне расплода получены с помощью автоматического самопишущего прибора. В качестве термодатчика использовался микротерморезистор типа МКМТ-16, обладающий низкой тепловой инерционностью. В результате установлено, что температура расплода, в том числе в центре гнезда, может на несколько минут опускаться до 29—30°C (рис. 2). Это преимущественно наблюдается днем, когда большинство пчел выполняет внеульевую работу, например пополняет пищевые запасы.

На терморегим улья в зоне расположения расплода заметное влияние оказывает температура внешней среды (прямая связь). При повышении внешней температуры с 5 до 27°C температура в зоне пчелиного расплода семей грузинской и среднерусской рас увеличивается в среднем с 33,5—34,5°C до 36—36,3°C.

Абсолютное значение и стабильность температуры зависят от места расположения расплода. За весенне-летний период развития семьи на одной рамке с разновозрастным пчелиным расплодом наиболее высокая и стабильная температура бывает в центральной зоне гнезда. Здесь почти не прослеживается влияния суточных колебаний внешней температуры. Менее чем на градус изменяется среднечасовая температура при суточных колебаниях внешней с 26 до 16°C (рис. 2). Среднее значение температуры в этой зоне находится на уровне 35°C. Такая же температура в зоне расплода, расположенного на расстоянии 5—7 см от летка в диагональном направлении к центру рамки (рис. 2).

Относительно низкую температуру поддерживают пчелы на расплоде периферии гнезда. Так, в верхнем углу центральной рамки у стенки противоположной летковому отверстию средняя температура составляет 33,5°C. Ее абсолютное значение сильно связано с внешней температурой. Суточные колебания температуры до 10°C изменяют температуру в указанной зоне гнезда



Р и с. 2. Концентрация углекислого газа (а) и температура (б), зарегистрированные в одних и тех же зонах пчелиного гнезда (в — внешняя температура):

А — верхняя часть гнезда на расстоянии 3—4 см от расплода; Б, В — в области пчелиного расплода; Г — в зоне трутневого расплода

семьи, состоящей из 26—29 тыс. взрослых особей и 12—13 тыс. ячеек с расплодом, более чем на $1,5^{\circ}\text{C}$. При длительных летних похолоданиях температура в течение нескольких часов (иногда 2—3) может удерживаться на уровне $28,5\text{—}29^{\circ}\text{C}$.

Количество пчел в семье влияет преимущественно на абсолютное значение температуры в различных зонах гнезда. Это установлено при отделении от семьи, состоящей из 30 тыс. особей, примерно половины пчел. В результате температура вблизи леткового отверстия, в центральной зоне гнезда и его верхней части понизилась на $2\text{—}3^{\circ}\text{C}$.

Анализ показаний температуры за весенне-летний сезон в области пчелиного расплода семей среднерусской и грузинской рас свидетельствует, что она отличается в них в основном при относительно низкой внешней температуре. Так, когда температура внешней среды находится на уровне $5\text{—}14^{\circ}\text{C}$ в расплодной части гнезда семьи среднерусской расы, она составляет в среднем $34,4\text{—}35^{\circ}\text{C}$, а в семье грузинской расы — $33,7\text{—}34,7^{\circ}\text{C}$.

В зоне выращивания трутневого расплода пчелы меньше заботятся о стабилизации температуры, чем при выращивании рабочих особей. Так, при внешней температуре до 20°C температура в зоне трутневого расплода бывает на $1\text{—}2^{\circ}\text{C}$ ниже, чем в области выращивания рабочих пчел. Это различие уменьшается до $1\text{—}0,5^{\circ}\text{C}$ при температуре внешнего воздуха $25\text{—}26^{\circ}\text{C}$.

Зимний клуб. Количество расплода, выращиваемого семьей, связано с погодными условиями и наличием цветущих медоносных растений. В связи с этим в тропиках и субтропиках на протяжении года идет процесс обновления состава семьи. На широтах с умеренным климатом к началу—середине осени пчелы прекращают выращивать расплод. При уменьшении количества расплода в гнезде сокращается и зона с относительно стабильной температурой. Ее колебания за пределами области выращивания расплода наибольшие в то время, когда днем тепло и пчелы еще занимаются внеульевыми работами (приносят цветочную пыльцу, прополис и т. п.), а понижение температуры ночью побуждает их собираться в небольшой зоне жилища. В связи с этим за сутки сильнее всего изменяется температура в тех местах жилища, которые пчелы покидают ночью. Днем температура здесь может достигать $30\text{—}35^{\circ}\text{C}$, а ночью опускаться в некоторых зонах улья до внешней.

К рассматриваемому периоду относится формирование пчелами так называемого зимнего клуба. Его образуют пчелы, собравшиеся в относительно небольшой зоне жилища. Конструктивной особенностью зимнего клуба, отличающей его от роевой грозди, а также скопления пчел, отделенных от семьи, является то, что он разделен рядами сот. Лишь небольшое число пчел выходит в каком-либо месте за пределы сот, образуя связующую часть клуба, которая перемещается за период зимовки от передней стенки улья к надрамочному пространству. При сильных морозах эти пчелы могут временно уходить в глубь межрамочных пространств и прямое контактирование между пчелами, разделенными рядами сот, прекращается.

Большинство пчел зимнего клуба находится на пустых ячейках сот. Заполненные медом ячейки занимает только небольшая верхняя часть клуба. Потребление меда стимулирует пчел двигаться вверх. Это связано также с их стремлением разместиться в наиболее теплой части жилища, поэтому в мороз пчелы, зимующие в ульях под открытым небом, располагаются вверху сотовых рамок. В тот же период в ульях, донные части которых оборудованы электрическими нагревателями, поддерживающими температуру 7—10°C, клуб смещается к нижней части сотовых рамок. В таких ульях движение клуба вверх происходит при потеплениях и к весне. Стремлением пчел занять наиболее теплую зону в жилище можно объяснить то, что при наличии в одном улье двух семей, разделенных сплошной перегородкой, клуб каждой из них формируется осенью у этой перегородки, как наиболее темной стенке жилища.

Высокая и стабильная температура (28—30°C) поддерживается в центральной зоне зимнего клуба, называемой тепловым центром, и зависит от количества пчел в клубе, их физиологического состояния и внешней температуры. Чем активнее пчелы, тем больше зона с высокой температурой. При похолоданиях температура в центральной зоне клуба возрастает. При прочих равных условиях, особенно в начале зимовки, температура в тепловом центре относительно маленьких семей бывает выше, чем больших. В незащищенных от ветра небольших семьях при внешней температуре около 1°C температура внутри клуба достигнет 40°C.

С удалением от теплового центра зимнего клуба к периферии температура постепенно уменьшается до

17—20°C. В различных зонах периферической части клуба она может долго удерживаться на одном уровне. Это бывает в тех случаях, когда пчелиные семьи зимуют в помещениях при постоянной температуре. Перемещение клуба, связанное с потреблением кормовых запасов, отражается на изменении температуры в различных зонах пчелиного жилища. В некоторых случаях наблюдается быстрое повышение температуры на периферии клуба, что связано со значительным возбуждением пчел. Затем следует скачкообразное перемещение клуба и соответственно перераспределение температур в различных зонах жилища. В таких случаях возможно перемещение теплового центра не только в вертикальной, но и в горизонтальной плоскости. Последнее объясняется перераспределением количества пчел в межсотовых пространствах (эти места в улье пчеловоды называют улочками).

К середине—концу зимы активность пчел повышается и температура в клубе изменяется. С этого времени в семье обычно появляется расплод, увеличивающийся с приближением весны.

Семьи, выращивающие маток

В естественных условиях пчелы выращивают маток при подготовке к роению, замене старой матки (так называемая «тихая смена») или при ее гибели. Последнее чаще происходит в процессе работ, связанных с разборкой гнезда, например при изъятии из улья рамок с медом, расширении гнезда новыми рамками и т. п. При потере матки семья выводит большое количество новых (хотя ей нужна одна из них), что и используется при искусственном выведении маток. Современная ее технология основана на том, что в безматочные семьи дают одно-, двудневных личинок рабочих пчел. Личинок помещают в восковых мисочках на штативе, представляющем собой рамку без сот с продольными рейками, где и укрепляют мисочки.

Естественные маточники пчелы строят обычно на периферии гнезда, преимущественно в нижней части сот за пределами или на границе с пчелиным расплодом. Это влияет на терморегим вблизи маточников, а главное обеспечивает независимость его регуляции. С местоположением естественных маточников связано то, что

пчелы (на расстоянии до 3 мм) могут поддерживать температуру, которая на градус ниже, чем в центральной зоне гнезда с пчелиным расплодом.

Внешняя температура оказывает некоторое влияние на терморегим маточников. Например, на понижение внешней температуры с 25 до 10°C температура вблизи маточника падает в среднем на 1,5°C. Температура маточника независимо от внешней может кратковременно опускаться до 28—29°C. Эти понижения температуры не имеют выраженной цикличности и не связаны с какой-либо определенной фазой развития маток.

Непрерывная регистрация температуры микротермодатчиком свидетельствует о том, что пчелы на протяжении всего периода развития маток стремятся сохранить одинаковую температуру. При колебаниях внешней температуры в пределах 11—23°C различия между среднесуточными колебаниями температур у маточников не превышают 1°C (табл. 1).

Таблица 1

Температурный режим вблизи маточников, заложенных пчелами (по Е. К. Еськову и А. И. Торопцову, 1977)

День от начала личиночной стадии развития маток	Суточные значения температуры, °C		
	у маточников		внешней
	$M \pm m$	$C_v, \%$	
1	$34,1 \pm 0,1$	0,5	15—18
2	$34,4 \pm 0,1$	0,5	15—22
3	$34,4 \pm 0,1$	0,7	15—22
4	$34,3 \pm 0,1$	0,7	12—23
5	$34,2 \pm 0,1$	0,6	21—23
6	$34,4 \pm 0,1$	0,7	16—21
7	$34,3 \pm 0,1$	0,7	18—23
8	$34,4 \pm 0,1$	0,4	16—23
9	$34,2 \pm 0,1$	0,8	12—22
10	$34,4 \pm 0,1$	0,7	11—23
11	$35,0 \pm 0,1$	0,9	12—22
12	$35,1 \pm 0,1$	0,4	18—21

Температура в зоне выращивания искусственно привитых маточников несколько выше, чем у естественных, что связано с влиянием тепла, выделяемого пчелами на обогрев пчелиного расплода. В результате при средней внешней температуре около 16—17°C температура у естественных маточников составляет $34,4 \pm 0,1^\circ\text{C}$ ($C_v = 0,8\%$), а у искусственно привитых — $34,9 \pm 0,1^\circ\text{C}$

($C_v = 0,7\%$). В остальном терморезим у тех и других маточников, расположенных в одинаковой зоне гнезда, не имеет существенных отличий (табл. 2). А. И. Тороп-

Таблица 2

Температурный режим вблизи искусственно заложенных маточников (по Е. К. Еськову и А. И. Торопцову, 1977)

День от начала личиночной стадии развития маток	Суточные значения температуры, °С		
	в маточниках		внешней
	$M \pm m$	$C_v, \%$	
2	$35,0 \pm 0,1$	0,5	18—20
3	$35,0 \pm 0,1$	0,4	18—25
4	$35,3 \pm 0,1$	0,7	20—23*
5	$35,0 \pm 0,1$	0,7	13—21
6	$34,7 \pm 0,1$	0,6	10—20
7	$34,8 \pm 0,1$	0,7	16—20
8	$34,6 \pm 0,1$	0,8	15—19
9	$34,7 \pm 0,1$	0,6	12—18
10	$34,7 \pm 0,1$	0,6	14—21
11	$34,8 \pm 0,1$	0,8	14—22

* В улье включена система обогрева.

цевым (1976, 1977) установлено, что при выращивании семьей маток наиболее высокая и стабильная температура сохраняется в центральной зоне гнезда ($34,3 \pm \pm 0,1^\circ\text{C}$; $C_v = 2,5\%$). Несколько ниже температура вблизи¹ леткового отверстия — $33,8 \pm 0,1^\circ\text{C}$ ($C_v = 2,7\%$) и еще ниже в верхней части улья у стенки, противоположной летковому отверстию — $32,5 \pm 0,1^\circ\text{C}$ ($C_v = 6,3\%$). С удалением от маточников абсолютные значения температуры и ее стабильность падает, что указывает на способность пчел поддерживать ее в ограниченном пространстве.

Количество пчел в семье не оказывает существенного влияния на терморезим в зоне расположения маточников. Меньшее число пчел обеспечивает необходимый микроклимат за счет больших затрат энергии на его регулирование в расчете на каждую особь.

¹ Здесь и в дальнейшем под зоной вблизи леткового отверстия подразумевается межрамочное пространство на расстоянии 5—10 см от нижнего летка.

Терморезим нуклеусного улья¹

Терморезим в наиболее распространенном типе нуклеусного улья, вмещающего четыре рамки размером 21×14 см ($\frac{1}{4}$ часть стандартной рамки), при наличии в нем 1,5—3 тыс. пчел характеризуется следующим. Днем при $18—30^{\circ}\text{C}$ температура в центре улья составляет в среднем $33,5^{\circ}\text{C}$. Ночью она опускается на $1—1,5^{\circ}\text{C}$ при понижении внешней до $10—15^{\circ}\text{C}$.

Стабильность и абсолютное значение температуры в различных зонах нуклеусного улья зависят от количества пчел. Так, коэффициент корреляции между внешней температурой, изменяющейся с 26 до 15°C , и внутригнездовой при наличии в нем 1—1,5 тыс. пчел составляет $+0,81 \pm 0,05$. С увеличением числа пчел до 2—2,5 тыс. коэффициент корреляции уменьшается до $+0,39 \pm 0,12$. При этом температура в центральной части нуклеусов с большим количеством пчел примерно на 1°C , а периферической в среднем на 6°C выше.

Температурный режим в нуклеусном улье связан с его конструкцией. Терморезим улучшается при совмещении в одном блоке по два или четыре нуклеусных улья (каждый из них именуют матко-местом). Благодаря этому, каждое матко-место имеет соответственно по одной или по две общих стенки. Это не только экономит материал, но и способствует стабилизации температурного режима.

Повышением теплоизоляции нуклеусного улья можно компенсировать снижением количества пчел, необходимого для поддержания в нем относительно стабильной температуры. Об этом свидетельствуют, например, данные анализа микроклимата в двух, существенно различающихся по конструкции, четырехместных нуклеусных ульях. Первый из них широко распространен в нашей стране. Каждое матко-место этого нуклеусного улья вмещает по четыре рамки размером 21×14 см (общая характеристика терморезима в нем изложена выше). Второй, предложенный датчанином О. Мюллером, распространен в Финляндии. Матко-место такого улья вмещает по четыре рамки размером $7 \times 8,5$ см и лучше изо-

¹ Нуклеусами называют небольшие искусственно формируемые пчелиные семьи. Жилища для них именуются нуклеусными ульями. Их используют для временного содержания маток. Здесь и в других главах будет рассмотрен микроклимат в нуклеусных ульях, используемых для содержания маток в брачный период.

Микроклимат в двух различных типах нуклеусных ульев при температуре внешнего воздуха 15—27°C и влажности 68—95% (по Е. К. Еськову и А. И. Горопцеву, 1977)

Показатели микроклимата	Матко-место с рамками размером							
	21×14 см			8,5×7 см				
	1—1,5 тыс. пчел		2—2,5 тыс. пчел	0,25—0,35 тыс. пчел		0,45—0,55 тыс. пчел		
	M±m	C _v , %	M±m	C _v , %	M±m	C _v , %		
Температура, °C	25,1 ±0,5	15	29,1 ±0,5	14	25,9 ±0,4	17	27,4 ±0,6	15
Влажность, %	78±1	10	85±1	5	81±1	6	90±1	5
Концентрация углекислого газа, %	0,27±0,05	84	0,47±0,08	76	0,10±0,02	85	0,2±0,02	44
Концентрация кислорода, %	20,65±0,05	1	20,44±0,09	2	20,79±0,05	1	20,68±0,06	1

* Замеры проведены у стенок, противоположной летковому отверстию.

лировано от колебаний внешней температуры. Это связано в значительной мере с использованием двухстенной изоляции. Роль вторых боковых стен выполняет крыша, представляющая собой глубокий ящик, который накрывает сверху и с боков все четыре матко-места. Потолочная часть утепляется дополнительно за счет кормушек, устанавливаемых на каждое отделение нуклеуса. Усилению теплоизоляции донной части способствует наличие пространства между ним и землей, воздухообмен которого с внешней средой ограничен тем, что дно выполнено в виде перевернутого ящика, являющегося постаментом для всех четырех матко-мест. Теплотери снижаются также при использовании длинного леткового лабиринта, проходящего через донную часть нуклеусов.

При сопоставлении результатов измерений температуры этих нуклеусных ульев установлены различия на небольшую величину. Статистически достоверные различия (в среднем на $1,7^{\circ}\text{C}$) обнаружены только между температурой в тех нуклеусных ульях, где жило относительно большое количество пчел (табл. 3).

Регуляция пчелами терморежима

Широкий ареал распространения медоносных пчел связан с тем, что в процессе эволюции общественного образа жизни они приспособились коллективными усилиями регулировать микроклимат своего гнезда. Благодаря этому, пчелиная семья в состоянии жить в условиях, где диапазон годовых колебаний температур достигает $90-95^{\circ}\text{C}$. Пчелиная семья выдерживает $40-45^{\circ}\text{C}$ жары и выживает, когда температура в период зимовки опускается до -50°C .

Механизм терморегуляции пчелиной семьей представляет цепь сложных поведенческих актов, выполняемых рабочими особями с помощью различных средств в зависимости от температуры среды по отношению к оптимальной.

Реакция на перегрев. Отрицательное отношение к перегреву жилища пчел проявляется в естественных условиях еще при выборе мест для жилья. Так, если рою предоставить возможность такого выбора, то он поселится в жилище, защищенном от солнца. Следовательно, пчелы заботятся об экономии затрат энергии на регулирование микроклимата жилища.

Выбор места для жилья не гарантирует семью от возможного перегрева, поэтому пчелы приспособились активно противодействовать перегреву гнезда. Прежде всего перегрев побуждает пчел вентилировать жилище, для чего они машут крыльями. Частота взмахов крыльев и генерируемых этим звуков составляет 120—180 гц. Производимое пчелой-вентиляторщицей движение воздуха и сопутствующий этому звук вовлекает находящихся поблизости (на расстоянии 1—2 см) других пчел включаться в процесс вентилирования гнезда. Их количество тем больше, чем сильнее температура воздуха в гнезде отличается от оптимальной. При значительном перегреве пчелы-вентиляторщицы группируются не только в гнезде, но и за его пределами — у леткового отверстия.

Эффективными средствами снижения температуры при перегреве гнезда являются испарение воды, доставляемой в него пчелами, а также уменьшение доли тепла, выделяемого взрослыми особями. Последнее достигается тем, что большая их часть покидает жилище, располагаясь в виде грозди вблизи леткового отверстия. Эта гроздь образуется обычно днем во второй его половине и исчезает (пчелы возвращаются в улей) к вечеру.

Поведение пчел при охлаждении гнезда. Реакция на охлаждение в пчелином гнезде в период высокой активности семьи стимулирует быстрое повышение температуры тела пчел. Например, у пчел, находящихся в зоне с температурой около 33° С, температура груди равняется 34—34,5° С. На охлаждение до 30—32° С температура тела пчел поднимается до 37—38° С, которая поддерживается в течение 1—2 мин и затем опускается до 35—35,5° С. Такие скачкообразные изменения температуры груди продолжаются до тех пор, пока окружающий пчелу воздух не прогреется до исходного уровня. Вслед за этим к исходному уровню возвращается и температура груди пчелы (Х. Эш, 1960).

При значительных похолоданиях одного увеличения температуры тела пчел недостаточно. Если бы они пользовались только этим, то быстро расходовали свой основной энергетический материал — мед и погибали. Устойчивость пчелиной семьи к длительному и глубокому охлаждению связана со способностью пчел регулировать тепловую отдачу гнезда через изменение его теплоизоляции. Они плотно сгруппировываются в периферических, наиболее охлаждаемых частях межрамоч-

ных пространств, образуя своими телами теплоизоляционную оболочку, способствующую снижению тепловых потерь.

Особого внимания заслуживает рассмотрение механизма терморегуляции зимним клубом, представляющего своего рода саморегулирующуюся систему с обратной связью. Образование клуба, по существу, является реакцией пчел на длительное охлаждение, которое стимулирует их сбор в наиболее теплой части жилища. Холод побуждает пчел, образующих его периферическую часть, плотно прижиматься к находящимся в более глубоких слоях пчелам. Чем дальше от поверхности, тем меньше они подвергаются действию холода, и плотность клуба от периферии к центру постепенно уменьшается. Наиболее рыхлой бывает верхняя часть клуба, расположенная непосредственно над его тепловым центром.

Изменение плотности клуба и соответственно занимаемого им объема является важным механизмом регуляции пчелами тепловых потерь. В частности, уплотнение клуба, предпринимаемое пчелами в ответ на похолодание, ведет к снижению тепловых потерь через излучение и за счет уменьшения воздухообмена между внутриклубовым пространством и окружающей средой.

Своеобразие механизмов терморегуляции у пчел связано со специфичностью работы их терморцепторов. В частности, высокочувствительные холодовые терморцепторы позволяют пчелам контролировать незначительные колебания температуры. Эти рецепторы совместно с тепловыми используются при ориентации по температурному градиенту для того, чтобы находить наиболее теплую зону в жилище.

Поведение пчел, пробравшихся в тепловой центр клуба, во многом определяется спецификой работы тепловых рецепторов, являющихся одновременно и рецепторами углекислого газа. Совмещение этих функций в одном и том же рецепторе имеет важный биологический смысл. Понижение температуры, стимулирующее уплотнение клуба, ухудшает его аэрацию, в нем возрастает концентрация углекислого газа, являющегося продуктом метаболизма пчел. В результате рецептор подвергается здесь одновременному воздействию двух стимулов (углекислоты и высокой температуры), вызывающих однонаправленную реакцию. Это побуждает пчел тем быстрее покидать тепловой центр, чем

ниже температура внешней среды. Одновременно возрастает их возбуждение, что и ведет к повышению температуры в зоне теплового центра в период похолоданий. Следовательно, пчелиная семья за счет уменьшения теплоотдачи и усиления энергетических затрат переносит зимние морозы.

Роль расплода. Наличие связи между количеством расплода в семье и температурой в пчелином гнезде послужило основанием для ошибочной интерпретации этого явления. В частности, высказывается мнение, согласно которому тепло в гнезде пчелиной семьи продуцируется и регулируется в основном расплодом (О. Мюллер, 1957; И. С. Плотников, 1961; Т. С. Жданова, 1963).

Утверждение того, что расплод активно регулирует тепловой режим улья, подразумевает следующее: на нагревание он должен реагировать понижением тепловыделения, а на охлаждение — повышением. На самом деле интенсивность метаболизма (для расплода это единственно возможный способ регуляции температуры) с падением температуры уменьшается и наоборот (см. гл. V). В связи с этим при охлаждении количество тепла, выделяемого расплодом, снижается, а при нагревании — возрастает.

Доказательством того, что расплод не принимает активного участия в терморегуляции пчелиного гнезда, свидетельствуют также результаты нашего опыта, в котором с помощью микротермодатчика регистрировали изменение температуры пчелиного расплода при охлаждении окружающего воздуха. Для этого сотовую рамку, содержащую примерно 4 тыс. ячеек запечатанного расплода, поместили в термостат объемом около 0,6 м³. Исходно его температура поддерживалась на уровне 34°С, а затем в течение 6 ч ее плавно понизили до 20°С. Вместе с понижением температуры воздуха охлаждался расплод. Его температура лишь на 1—2°С превышала температуру среды.

Итак, тепло, выделяемое расплодом, не может играть преобладающую роль в тепловом балансе пчелиного гнезда. Доля его участия в тепловыделении пчелиной семьей бывает наибольшей в период низкой активности, когда они при кратковременных похолоданиях, собравшись вокруг расплода, образуют своими телами теплоизолирующую оболочку. Это способствует удержанию тепла, выделяемого пчелами и расплодом. Связь

же между стабильностью теплорежима в гнезде и наличием в нем расплода говорит о том, что он стимулирует пчел регулировать температуру. Возможно, процесс терморегуляции побуждает какие-то, пока еще неизвестные эктогормоны, выделяемые живым расплодом. Подтверждением этого служит то, что пчелы заботятся о живом расплоде, находящемся на любой стадии развития.

Термостабильность в пчелином гнезде как показатель холодостойкости семьи

Многим пчеловодам приходилось неоднократно наблюдать, как после похолоданий в период активной жизни семьи пчелы удаляют из улья недоразвитых рабочих особей, их личинок и куколок. Это связано с тем, что семьи не справились с регулиацией микроклимата, не сумели обеспечить необходимый терморегим в зоне выращивания расплода и он погиб или неправильно развился. Гибель расплода влечет за собой, во-первых, значительное ослабление семьи. Ведь каждая рабочая особь может вырастить ограниченное число себе подобных; по имеющимся литературным сведениям — не более четырех. Во-вторых, на выращивание расплода семья расходует большое количество кормовых запасов.

Способность к терморегуляции равных по величине семей может существенно отличаться. Отсюда эту способность можно рассматривать как некоторый индивидуальный признак семьи, характеризующий ее холодостойкость, а следовательно, и один из важных показателей, определяющих зимостойкость.

Как показали исследования Д. Брукнер (1975), стабильность терморегуляции семьи связана со степенью генетической однородности каждой рабочей особи. На это указывают данные теплорежима, полученные в ранневесенний период в гнездах инцухтных (коэффициент инцухта 87,5) и гетерозисных пчел краинской расы. Установлено, что при колебаниях внешней температуры от 2 до 14°C внутри гнезда в инцухтных семьях она изменялась в среднем с 32 до 34,5°C, а в гетерозисных — с 34 до 35°C. Это объясняется снижением жизнеспособности инцухтных пчел в связи с уменьшением генетической изменчивости из-за близкородственного разведения. Такую точку зрения подтверждают результаты работ М. Драгана (1973), обна-

ружившего, что многие семьи с инцухтными матками отличаются очень низкой зимостойкостью.

Итак, вышесказанное указывает на целесообразность использования данных измерений терморежима как очень важного селекционного признака, характеризующего холодостойкость семьи. При их учете уже летом можно выбраковать семьи с низкой холодостойкостью. Для этого достаточно провести измерения терморежима в гнезде с расплодом при значительных колебаниях внешней температуры. Лучшими по названному признаку следует считать семьи, терморежим которых отличается наибольшей стабильностью.

III. ГИГРОРЕЖИМ

Выделение воды пчелами

У членов пчелиной семьи, как и других наземных насекомых, вода выделяется в основном путем испарения. Главная роль в этом процессе принадлежит дыхательной системе. Выведение ею воды осуществляется через дыхальца. Работа открывающих и закрывающих их клапанов (стигм), координируемая грудными ганглиями, определяет потери воды. Ее количество прямо связано со временем, в течение которого дыхальца находятся в открытом состоянии.

Факторы, удлиняющие период, в течение которого дыхальца остаются открытыми, способствуют росту выделения пчелами воды. В связи с этим ее расход возрастает с повышением активности пчел и увеличением содержания в воздухе углекислого газа, так как то и другое тормозит заправление дыхалец.

Количество воды, выделяемой пчелами, связано с потреблением ими корма. По расчетным данным, на 1 кг израсходованного пчелами зрелого меда (содержание воды до 25%) из организма выводится около 0,5 л воды. Летом при питании жидким углеводным кормом ее выделение увеличивается.

Гигрорецепторы

Рецепторы влажности находятся на восьми дистальных члениках антенн пчел. Внешне рецептор имеет форму конуса, погруженного в углубление кутикулы. Длина конуса от 15 до 20 мкм, диаметр у основания —

около 10 мкм. Их число на одной антенне достигает 236, постепенно уменьшаясь от дистальных к проксимальным членикам антенны (В. Лагер, 1964).

С помощью микроэлектродной техники установлено, что рецепторы в ответ на гигро- и термостимуляцию генерируют два типа импульсов. Пульсации одного типа изменяются при понижении или повышении температуры. Частота следования других потенциалов прямо связана с влажностью воздуха.

Гигрорежим нормально развивающейся семьи

Из большого числа показателей, используемых для характеристики влажности воздуха (парциальное давление, абсолютная, относительная, удельная влажности, дефицит влажности, точка росы), полное представление о гигрорежиме пчелиного жилища дают абсолютная и относительная влажности. Абсолютная влажность свидетельствует о количестве водяного пара (в граммах), содержащегося в 1 м³ воздуха. Относительная влажность выражает отношение количества водяных паров в воздухе при данной температуре к тому их количеству, которое требуется для полного насыщения воздуха улья без изменения температуры. Относительная влажность измеряется в процентах.

Абсолютное содержание водяных паров в улье коррелирует с влажностью внешнего воздуха. Обычно повышение абсолютной влажности вне пчелиного жилища влечет за собой рост количества водяных паров внутри улья. Как правило, абсолютная влажность воздуха в пчелином жилище всегда выше, чем вне его.

Количество водяных паров в различных зонах пчелиного улья зависит от наличия и величины расплода, уровня активности пчел, а также метеорологических условий. Наибольшая абсолютная влажность характерна для центральной зоны гнезда, где находится расплод. Здесь содержание водяных паров летом достигает 20 г/м³, постепенно уменьшаясь к периферии гнезда. В одно и то же время абсолютная влажность между центральными и периферическими рамками гнезда может различаться более чем в 1,5 раза.

Большой градиент влажности от центра клуба до зон улья, не занятых пчелами, наблюдается зимой, когда абсолютная влажность за пределами клуба ко-

леблется от 1 до 7 г/м³. В клубе в первую половиину зимовки она равна 11,5—17 г/м³, а с появлением расплода возрастает до 13—18,5 г/м³ (Дж. Симпсон, 1950). Это связано с тем, что при выращивании расплода пчелы больше потребляют меда и соответственно увеличивается выделение воды. Она в это время медленно удаляется из жилища, так как низкая температура окружающего воздуха тормозит активность пчел-вентиляторов.

Относительная влажность воздуха в пчелином жилище значительно колеблется. Ее минимальное значение иногда опускается до 25%, а максимальное — до 100%. Внутриульевая относительная влажность может быть ниже или превосходить внешнюю. Это определяется в значительной мере влагосодержанием внешнего воздуха, различием его и внутриульевой температуры. Важную роль при этом играет состояние семьи и уровень активности пчел.

При высокой внешней температуре, близкой к внутригнездовой, ее относительная влажность прямо коррелирует с внешней. Однако в различных зонах жилища степень этой связи неодинакова. Она очень слабо или совсем не прослеживается в центральной зоне гнезда. Влияние внешней влажности сильнее всего на периферическую зону гнезда.

Внутриульевая относительная влажность изменяется при колебаниях внешней температуры. При ее понижении уменьшается влажность внутри жилища, особенно за пределами клуба в период зимовки пчел. Это объясняется изменением содержания воды в воздухе. Поэтому, чем ниже температура, тем более сухим воздухом заменяется выходящий из улья.

Повышение летной активности пчел и появление в улье нектара отражается на снижении внутриульевой влажности, так как переработка нектара в мед стимулирует пчел усиленно аэрировать гнездо. Число пчел-вентиляторов и их активность возрастает с увеличением количества доставляемого в улей нектара. Скорость удаления воздуха из улья может превышать в это время 1 л/сек, благодаря этому влажность воздуха в гнезде ниже исходной. Ее повышение вызывает в этом случае рост влажности внешнего воздуха при высокой его температуре.

Семьи, выращивающие маток

Относительная влажность при выращивании маток, как и у нормально развивающейся семьи в период ее активной жизни, изменяется в широких пределах. На нее сильное влияние оказывают суточные колебания температуры и влажности внешнего воздуха. Периодичность их изменения определяет суточную цикличность колебаний внутригнездовой относительной влажности. Ее понижение ночью обусловлено уменьшением температуры внешнего воздуха и содержания в нем водяных паров в связи с выпадением росы. Поступая в гнездо, воздух нагревается и относительная влажность снижается. Определенную роль играет охлаждение, тормозящее активность пчел и снижающее выделение воды при дыхании.

Суточным колебаниям сильнее всего подвержена зона вблизи леткового отверстия, слабее — в центральной зоне гнезда. Различия между относительной влажностью в указанных зонах бывают максимальными перед или с восходом солнца — между 3—5 ч утра. В это время влажность вблизи леткового отверстия может опускаться, отличаясь от таковой в центральной части гнезда примерно в три раза. Днем эта разница уменьшается, а при высокой внешней температуре и влажности совсем исчезает (А. И. Торопцев, 1977).

Среднесуточные значения влажности в различных зонах гнезда не имеют существенных различий. Установлено, что наименьшая относительная влажность наблюдается вблизи леткового отверстия — $63,4 \pm 0,3\%$ (C_v — 26%), в центральной зоне гнезда — $72,3 \pm 0,2\%$ и в верхней части у задней стенки улья — $72,7 \pm 0,3\%$.

Некоторое влияние на гигрорежим гнезда оказывает количество взрослых особей в семье. Увеличение их числа способствует при прочих равных условиях повышению влажности: в семье из 30 тыс. рабочих особей она составляет $78,8 \pm 0,3\%$ (C_v — 5,6%), при 15 тыс. — $71,6 \pm 0,2\%$ (C_v — 3,9%). Однако гигрорежим в гнездах семей с большим числом пчел меньше подвержен влиянию внешней температуры и влажности.

Нуклеусные ульи

Сведения о влажности воздуха в нуклеусных ульях, используемых для содержания маток в брачный период, основаны на ее измерениях в периферических частях

жилища, преимущественно у стенок, противоположных летковому отверстию. По данным этих измерений, при колебаниях внешней температуры от 15 до 35°С и влажности 50—95% относительная влажность в нуклеусных ульях колеблется в пределах 65—96%.

Конструкция нуклеусного улья, особенно устройство вентиляционной системы, влияет на содержание в нем водяных паров. Относительная влажность воздуха в нуклеусном улье зависит от количества паселяющих его особей: выше, чем больше численность семьи.

Регулирование влажности

Один из механизмов регулирования влажности воздуха связан с аэрацией жилища. При отклонении температуры от оптимального уровня и накоплением в гнезде углекислоты происходит активизация пчел-вентиляторов. Повышение влажности сильно возбуждает пчел лишь при увеличении внешней температуры.

Эффективность удаления из жилища водяных паров зависит от внешней влажности и температуры. Понижение влажности внешнего воздуха интенсифицирует его осушение внутри жилища. Усилению этого процесса способствует повышение температуры, активизирующей пчел-вентиляторов. Понижение внешней температуры тормозит их активность, но в этом случае повышению воздухообмена способствует рост градиента между внутригнездовой и внешней температурами. Нагревание поступающего в гнездо холодного воздуха влечет за собой понижение его относительной влажности.

Увлажнение воздуха внутри жилища за счет испарения доставляемой пчелами воды имеет место только в период их активной жизнедеятельности. Не обнаружено связи между активностью пчел, занимающихся доставкой воды (водоносов), и внутриульевого влажностью. Тем не менее испарение принесенной воды способствует увлажнению воздуха.

Участие пчел в работе по доставке воды определяется потребностями, которые испытывают в ней члены семьи. М. Линдауэр (1955), наблюдая за работой пчел-водоносов, обнаружил, что их активность прямо связана с тем, насколько охотно и быстро забирают приносимую воду ульевые пчелы. Если на это уходит менее 40 с, то водоносы мобилизуют на доставку воды других пчел. Мобилизация осуществляется в процессе исполнения

«танцев». Информацию о расстоянии до источника воды танцовщицы кодируют в длительности пульсирующего звукового сигнала, издаваемого в процессе целенаправленного передвижения.

Много воды расходует семья при выращивании расплода. В частности, нормальное развитие яиц, отложенных маткой, возможно лишь при высокой относительной влажности — не ниже 90%. Пчелы поддерживают влажность, подвешивая к верхней стенке ячейки воду. Физиологические механизмы, управляющие этими поведенческими актами пчел, пока не выяснены.

Потребность семьи в воде сильно связана с концентрацией сахара в углеводном корме. Низкое содержание воды в нем побуждает пчел доставлять ее в улей даже при относительном падении внешней температуры. Ранней весной при первой возможности вылета большое количество пчел собирается у луж. Если их нет на пасеке, то пчелы в поисках воды вынуждены летать на большое расстояние от улья. Чтобы облегчить им работу, затрачиваемую на доставку воды, пчеловодам необходимо всегда иметь на пасеках поилки. Их нужно ставить в местах, освещенных солнцем, чтобы вода была теплой.

Принос пчелами нектара, сока плодов и других углеводных кормов может частично или полностью удовлетворять потребность семьи в воде. Количество воды, доставляемой в таких случаях при относительно постоянной внешней температуре, зависит от концентрации сахара в углеводном корме. При низкой его концентрации пчелы почти не носят воды. Ее доставка возрастает при большой концентрации сахара в корме.

Из факторов внешней среды на потребность семьи в воде особенно влияет температура. В жаркую погоду много воды используется как средство защиты от перегрева улья, поэтому при высокой внешней температуре пчелы занимаются доставкой воды. Доказательством того, что одного перегрева жилища достаточно для стимуляции приноса воды, служат опыты М. Линдауэра (1955), который, нагревая улей, следил за прилетом пчел к расположенной недалеко от него поилки. В результате названным исследователем обнаружена прямая связь между количеством пчел, посещающих кормушку, и температурой, до которой был нагрет улей.

Исходя из того, что запасы воды и содержание водяных паров в жилище имеют для семьи важное зна-

чение, предполагается наличие связи между активностью водоносов и влажностью внешнего воздуха. Для выяснения этого вопроса Дж. Праг (1975) провел исследования на семьях, содержащихся в вольере с регулируемой температурой и влажностью. Температура днем составляла $23 \pm 0,5^\circ \text{C}$, ночью — $19 \pm 0,5^\circ \text{C}$. Для подкормки пчел использовали раствор сахара определенной концентрации. Исключив влияние термофактора и концентрации сахара в корме, Дж. Праг установил, что колебания абсолютной влажности воздуха примерно с 16 до 9 г/м³ не оказывают непосредственного влияния на активность пчел-водоносов. Следовательно, ни внутриульевая, ни внешняя влажность воздуха не является непосредственным стимулом, побуждающим пчел приносить воду.

IV. СОДЕРЖАНИЕ КИСЛОРОДА И УГЛЕКИСЛОГО ГАЗА

Состав газовой среды в пчелином жилище определяется в основном количеством кислорода, потребляемого членами семьи, и выделяемого ими углекислого газа, а также уровнем аэрации жилища. Расход кислорода и выделение углекислого газа происходят в процессе дыхания пчел, интенсивность которого зависит от их физиологического состояния. Аэрация жилища связана с диффузией воздуха через стенки жилища, летковые отверстия и другие щели. Этот процесс в значительной мере интенсифицируется пчелами-вентиляторами и потому зависит от уровня их активности.

Дыхание

Дыхательная система пчел, как и других насекомых, обитающих в воздушной среде, представлена мелко-разветвленной сетью трахей, проникающих в различные органы и клетки тела. Развитие такого типа дыхательной системы связано с переходом насекомых от жизни в водной среде к обитанию в открытой атмосфере, что стимулировало изменение покровов тела в сторону ограничения затрат воды через испарение. Одновременно снижалась проницаемость тела и для газов. Все это и определило пути развития дыхательной системы, которая сформировалась в процессе влячивания, проницаемых для газов и воды, покровов внутрь тела (М. С. Гиляров, 1970).

Функционирование дыхательной системы насекомых основано на диффузии газов и водяных паров. При этом диффузия кислорода происходит быстрее, чем углекислого газа. Однако в связи с высокой растворимостью и проницаемостью в ткани углекислоты она не застаивается

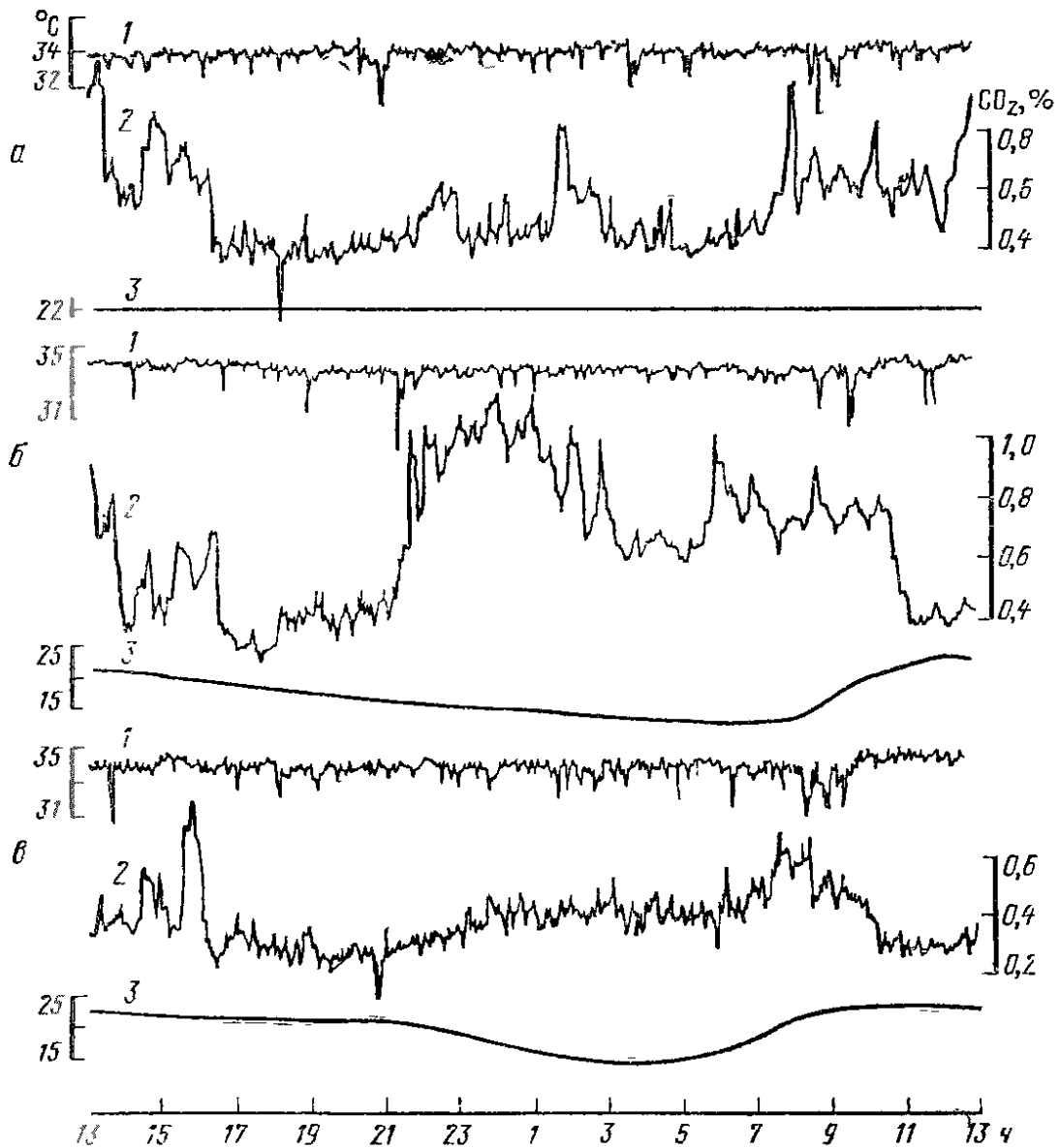


Рис. 3. Концентрация углекислого газа (1) и температура (2), зарегистрированные вблизи естественных маточников: а, б — до запечатывания маточников; в — после их запечатывания; внешняя температура (3)

вается в трахеях. Частично углекислый газ удаляется и через покровы тела.

Отношение между объемом выделяемого углекислого газа и потребляемого за то же время кислорода, называемое дыхательным коэффициентом, зависит от состава окисляемых веществ. Так, при углеводном питании объем выделяемой углекислоты равен объему потребляемого кислорода (дыхательный коэффициент равен

единице). При окислении белков и жиров углекислоты выводится меньше, чем усваивается кислорода (дыхательный коэффициент составляет соответственно 0,79 и 0,71). Величина дыхательного коэффициента зависит от условий жизни и стадий развития пчел, а также состава газовой среды.

Рецепторы углекислоты

При регулировании микроклимата пчелиных семей особого внимания заслуживает анализ функциональных свойств рецепторов углекислого газа. Они, как отмечалось выше, расположены на антеннах и выполняют одновременно функцию тепловых рецепторов, что имеет важный биологический смысл.

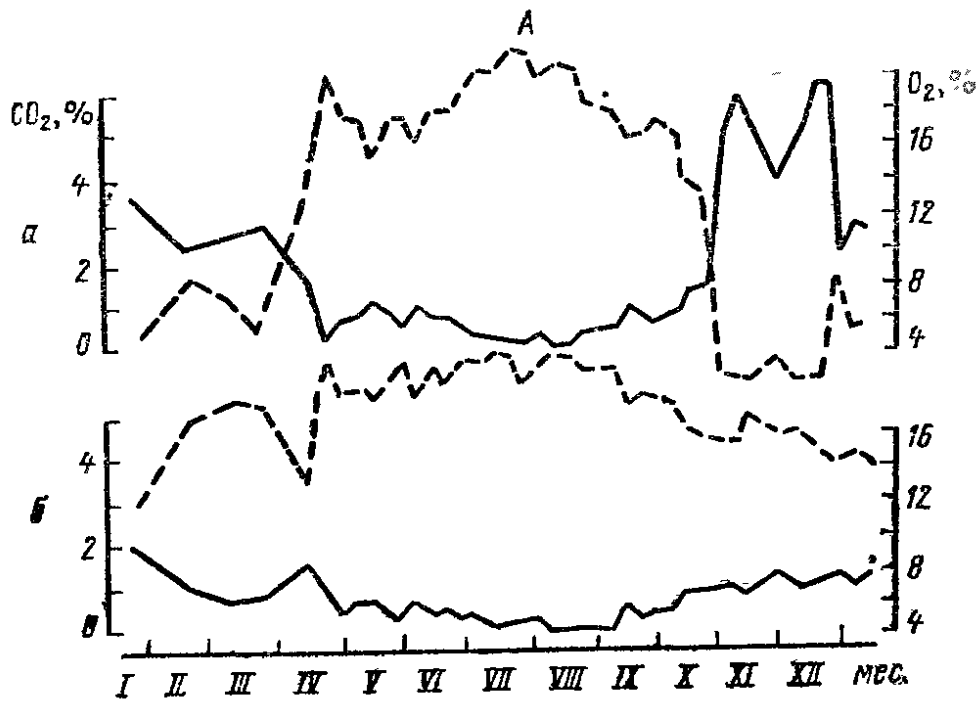
В электрофизиологических экспериментах В. Лагера (1964) показано, что рецептор реагирует повышением электрической активности на увеличение концентрации углекислого газа. Так, после изменения концентрации углекислоты с 0,03 до 0,5%, 2,5, 10 и 25% количество импульсов, генерируемых рецептором, возрастает соответственно в 3, 4, 5, 8 раз.

Скрытый период рецептора прямо связан с концентрацией углекислоты. Его величина уменьшается с ростом концентрации углекислого газа. Следовательно, нервные центры, ответственные за координацию поведенческих реакций пчелы, тем скорее получают информацию об увеличении содержания в воздухе углекислоты, чем выше ее концентрация.

Нормально развивающаяся семья

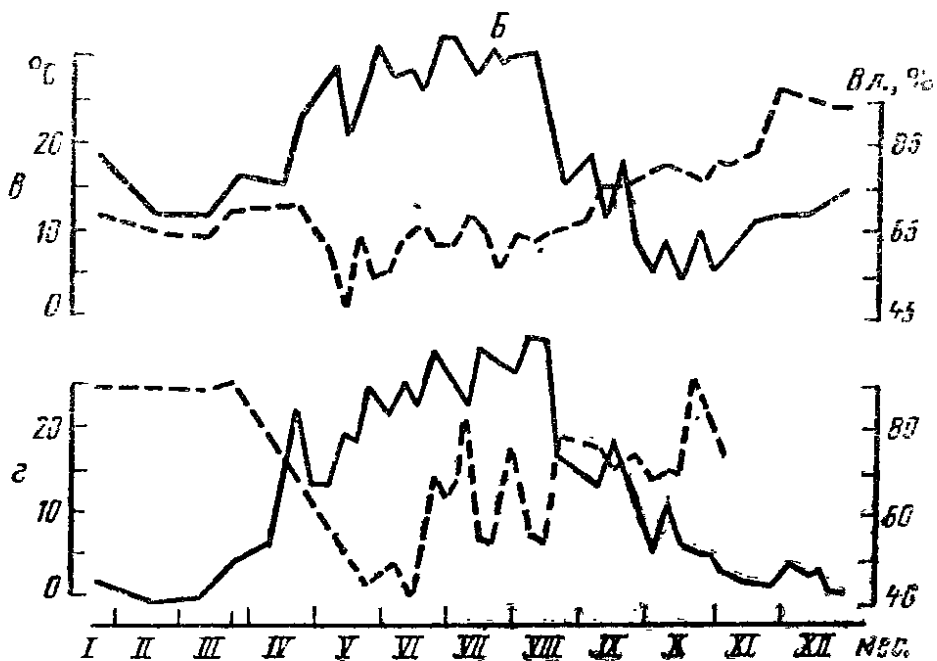
Динамика содержания углекислого газа и кислорода. Содержание кислорода и углекислого газа неодинаково в различных точках улья. В центральной зоне гнезда концентрация углекислого газа выше, чем в периферической, а концентрация кислорода уменьшается от периферии к центру (особенно четко это прослеживается зимой).

В годовом цикле развития пчелиной семьи содержание углекислого газа и кислорода в улье значительно изменяется (рис. 4). Газовый состав в нем отличается минимальным содержанием углекислого газа и максимальным — кислорода весной и летом, когда в семье наиболее активно протекают биологические процессы. Концентрация углекислоты в центральной зоне гнезда в период активной жизни пчел составляет 0,1—1,0% и



Условные обозначения:

— углекислый газ
 - - - кислород



Условные обозначения:

— температура
 - - - влажность

Рис. 4. Сезонная динамика показателей микроклимата пчелиных семей:

а — концентрация кислорода и углекислого газа в центральной зоне гнезда; б — газовая среда в периферической зоне гнезда; в — температура и влажность над гнездом; г — температура и влажность внешней среды

лишь в редких случаях, например при похолоданиях, поднимается до 1,5—2, реже — 3%. Концентрация углекислоты в периферической зоне гнезда в период активной жизни пчел находится на уровне 0,05—1%. Содержание углекислого газа возрастает, а кислорода уменьшается по мере спада активности пчел в конце лета — начале осени. Наибольшие изменения в газовом составе воздуха наблюдаются, когда пчелы под воздействием холода собираются в клуб. В его центральной зоне концентрация углекислоты достигает 8—11%; концентрация кислорода опускается до 3—4%.

Газовая среда, обедненная кислородом и с высоким содержанием углекислого газа, сохраняется в улье до весны. Активизация пчел в конце зимы и ранней весной отражается на снижении концентрации углекислого газа и повышении кислорода в центральной зоне гнезда, а в периферической, наоборот, — на увеличении концентрации углекислого газа.

Внешняя температура связана с концентрацией кислорода и углекислого газа улья через активность биологических процессов, протекающих в пчелиной семье. Влияние внешней температуры на газовый состав гнезда наблюдается как в годовом, так и суточном циклах. Понижение внешней температуры, подавляющее активность пчел, ведет к уменьшению концентрации кислорода и увеличению концентрации углекислого газа.

Роль физиологического состояния семьи. Газовая среда в жилище пчел летом значительно зависит от наличия незапечатанного расплода и количества взрослых рабочих особей, занимающихся его выращиванием. При небольшом количестве пчел (весной) между открытым расплодом и концентрацией кислорода существует отрицательная, а углекислого газа — положительная корреляционная связь. В конце лета с увеличением пчел знаки корреляции кислорода и углекислого газа с расплодом меняются на противоположные. Это указывает, во-первых, на потребность расплода в большом количестве кислорода и, во-вторых, на то, что удовлетворение ее возможно лишь при наличии определенного количества пчел.

Концентрация углекислого газа в улье связана с величиной пчелиной семьи — числом ее членов. Однако заметное различие в концентрации углекислоты наблюдается лишь при значительной разнице в величине семей.

Имеются литературные сведения о том, что подготовка семей к роению отражается на некотором повышении в улье концентрации углекислого газа. Например, по исследованиям Я. Мушиньска (1975), проведенным на десяти пчелиных семьях, у роившихся концентрация углекислоты в ульях была в среднем в 1,4 раза выше, чем у нероившихся.

Влияние роевого «настроения» семьи на повышение в улье концентрации углекислого газа в значительной мере зависит от двух причин. Первая заключается в том, что семьи в период подготовки к роению выращивают большое количество пчел. Другая причина основана на том, что большая часть пчел отключается от активного участия в жизни семьи. Пчелы будущего роя, экономя энергетические запасы, ведут пассивный образ жизни и почти не принимают участия в регулировании микроклимата жилища.

Высокая концентрация углекислоты в улье бывает в периоды активизации пчел. При вибрации улья, особенно во время перевозки пчелиных семей, значительно увеличивается содержание углекислого газа. Его концентрация может достигать в этих случаях 4% (Р. Борнус, З. Гловска, 1957).

Концентрация углекислого газа в улье возрастает в ответ на стимуляцию пчел электрическим полем частотой 100—1000 Гц, которое стимулирует их тем сильнее, чем выше его напряженность. Так, установлено, что на пятиминутное воздействие полем напряженностью 18 В/см пчелы реагируют небольшим увеличением активности, что выражается в незначительном повышении (примерно в 1,5 раза) температуры и концентрации углекислоты. При напряженности 220 В/см температура над гнездом повышается на 20°C, а концентрация углекислоты возрастает в 18 раз.

Связь газового состава воздуха с другими показателями микроклимата улья. Прежде всего прослеживается связь между концентрацией углекислого газа и влажностью воздуха. Обычно понижению углекислого газа и повышению кислорода сопутствует уменьшение влажности в улье. Эта связь нарушается лишь при увеличении влажности внешней среды.

Связь между температурой и концентрацией углекислоты установлена только в периферической зоне гнезда. Здесь углекислота снижается со спадом темпе-

ратуры. Объяснить это можно тем, что удаление из гнезда углекислоты сопровождается выносом тепла.

В центральной зоне гнезда связи между температурой и концентрацией углекислоты не обнаружено, так как в процессе аэрации гнезда в его центральную часть поступает уже нагретый воздух, о чем свидетельствует высокая температура между рамками вблизи леткового отверстия. Поэтому при интенсивном удалении воздуха с высоким содержанием углекислоты из центральной зоны гнезда температура здесь остается на относительно постоянном уровне.

Интересна связь между температурой и концентрацией углекислого газа в гнездах семей, зимующих в закрытых помещениях (различных типах зимовников) при температуре от -4 до $+5^{\circ}\text{C}$. В первую половину зимовки между внутригнездовой температурой и концентрацией углекислого газа наблюдается обратная связь (коэффициент корреляции равен 0,47). Следовательно, в это время пчелы тем пассивнее, чем выше концентрация углекислого газа. Во второй половине зимовки такая связь не прослеживается (коэффициент корреляции равен 0,04). Это объясняется изменением физиологического состояния семьи и в первую очередь появлением расплода, потребность семьи в кислороде возрастает, что побуждает пчел сильнее аэрировать гнездо. Пчелы также вынуждены поддерживать относительно высокую и стабильную температуру в зоне расплода.

Семьи, выращивающие маток

Концентрация углекислого газа вокруг естественно отстраиваемых пчелами или искусственно закладываемых маточников не имеет различий. Ее величина не связана также с фазами развития маток (табл. 4). Но она значительно варьирует в зависимости от уровня активности пчел. Рассматриваемый показатель микроклимата в течение суточного цикла активности пчел может изменяться в десятки раз. Колебания концентрации углекислоты за весенне-летний сезон (всего периода вывода маток) укладываются в диапазоне 0,05—1,5%. Более высокая концентрация углекислоты наблюдается в течение непродолжительных промежутков времени при сильном возбуждении пчел или при резких похолоданиях.

Таблица 4

Среднесуточная концентрация углекислого газа у маточников
(по Е. К. Еськову и А. И. Торопцеву, 1977)

День от начала личиночной стадии	Естественные		Искусственно заложенные	
	$M \pm m$	$C_v, \%$	$M \pm m$	$C_v, \%$
1	$0,57 \pm 0,02$	16	—	—
2	$0,62 \pm 0,04$	30	$0,41 \pm 0,01$	6
3	$0,53 \pm 0,04$	35	$0,45 \pm 0,02$	20
4	$0,66 \pm 0,08$	42	$0,52 \pm 0,03$	31
5	$0,56 \pm 0,04$	30	$0,58 \pm 0,04$	34
6	$0,67 \pm 0,05$	35	$0,49 \pm 0,05$	44
7	$0,75 \pm 0,05$	34	$0,46 \pm 0,02$	16
8	$0,54 \pm 0,02$	18	$0,56 \pm 0,03$	19
9	$0,56 \pm 0,02$	20	$0,53 \pm 0,02$	22
10	$0,53 \pm 0,02$	22	$0,56 \pm 0,02$	20
11	$0,51 \pm 0,02$	16	$0,50 \pm 0,02$	17

По данным примерно 700 измерений, проведенных в трех различных зонах гнезда, концентрация углекислоты вблизи леткового отверстия составляет $0,37 \pm 0,01$ (C_v — 53%), в центральной зоне — $0,51 \pm 0,01$ (C_v — 48%), а в верхней части — $0,47 \pm 0,02$ (C_v — 67%). Она отличается здесь наибольшей вариабельностью, что связано с влиянием колебаний внешней температуры.

Концентрация углекислоты вблизи леткового отверстия бывает в среднем наименьшей при 17—19° С. Повышение и понижение температуры от указанного уровня на 7—9° С приводит к уменьшению концентрации углекислого газа. Это зависит от активности вентилирования жилища пчелами, снижения выделения углекислоты и роста естественного воздухообмена с внешней средой.

Нуклеусные ульи

Состав газовой среды в нуклеусных ульях, используемых для содержания маток в брачный период, связан с уровнем активности пчел. Понижение активности пчел ночью отражается на увеличении концентрации кислорода и уменьшении углекислоты. Наибольший рост концентрации углекислоты и снижение кислорода наблюдается утром в период активизации пчел, стиму-

лируемой подъемом внешней температуры примерно до 20° С.

Концентрация углекислоты в распространенном типе нуклеусного улья — четырехрамочном на $\frac{1}{4}$ часть стандартной рамки составляет $0,67 \pm 0,09\%$ (C_v — 66%). Ее максимальное значение достигает 2,5%, минимальное — 0,05%, а концентрация кислорода — 14—20,5%.

Существенное влияние на состав газовой среды в нуклеусном улье оказывает количество живущих в нем особей (взрослых и развивающихся). Установлено, что увеличение их числа отражается на росте содержания углекислого газа. Так, его концентрация при наличии в нуклеусных ульях на $\frac{1}{4}$ часть рамки 1—1,5 и 2—2,5 тыс. пчел отличалась в среднем в 1,7 раза. В ульях на $\frac{1}{16}$ часть рамки при наличии 250—350 и 450—550 пчел концентрация углекислоты различалась примерно в два раза (см. табл. 3).

Состав воздуха в нуклеусном улье зависит от его конструкции и в особенности системы обеспечения воздухообмена с внешней средой. Например, эффективному удалению углекислоты в нуклеусных ульях системы О. Мюллера способствует наличие в их донной части вентиляционных отверстий. Концентрация углекислоты в них в 2—3 раза ниже, чем в ульях на $\frac{1}{4}$ часть рамки (см. табл. 3).

Аэрация пчелами улья

Накопление в гнезде углекислоты побуждает пчел аэрировать жилище, для чего они машут крыльями. Активность этого процесса связана с концентрацией углекислого газа в гнезде. Показательны в этом плане результаты опытов Т. Д. Силея (1974), проведенные на небольшой семье, содержащейся в наблюдательном улье, в верхнюю часть которого подавали углекислый газ со скоростью 100 мл в минуту. Исходно концентрация углекислоты в улье составляла около 0,3%. В это время аэрацией гнезда занималось шесть-семь пчел. Примерно через 11 мин, когда концентрация углекислоты поднялась до 8%, количество пчел-вентиляторов увеличилось в 20 раз. В результате спад концентрации углекислоты в улье начался еще до момента отключения ее подачи. С понижением углекислоты до 1,4% в улье количество пчел-вентиляторов уменьшилось и возвратилось к исходному.

Удаление углекислоты пчелами, собравшимися в клуб, осуществляется двумя способами. Первый основан на изменении плотности клуба, определяемой температурой внутри него и окружающей среды. Повышение плотности клуба снижает его проницаемость для воздуха и наоборот — разрыхление улучшает воздухообмен. Другой способ аэрации клуба связан с активным вентилированием. О появлении пчел-вентиляторщиц можно узнать по звукам, интенсивные спектральные составляющие которых находятся в диапазоне 80—190 Гц. Акустическим методом контроля обнаружено, что пчелы, зимующие при температуре 0° С, начинают вентилировать, когда концентрация углекислоты за пределами клуба достигает 3—4%. Интенсивность звуков, издаваемых пчелами-вентиляторщицами, усиливается (8—14 дБ) при росте углекислоты до 5—7%. Сильное возбуждение семьи происходит при 9—10%-ной концентрации углекислоты. В этом случае интенсивность звуков вентиляторщиц возрастает на 19—27 дБ. Уменьшение концентрации газа стимулирует понижение активности пчел-вентиляторщиц и спад уровня общего возбуждения семьи.

V. ВЛИЯНИЕ МИКРОКЛИМАТА НА РАЗВИТИЕ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ ЧЛЕНОВ ПЧЕЛИНОЙ СЕМЬИ

Эмбриональный период

Продолжительность эмбрионального периода развития пчел при нормальной гнездовой температуре (около 35°С) составляет 72 ч. Однако это время может варьировать в зависимости от температуры. В. Я. Буртовым (1950) определено, что вылупление личинок из яиц рабочих пчел, которых содержали в термостате при 37—38°С и относительной влажности 75—85%, происходит через 66 ч, т. е. эмбриональное развитие ускоряется. Понижение же температуры по отношению к средней внутригнездовой удлиняет период эмбрионального развития (при 30—31°С до 84 ч). По данным Н. М. Кулагина, даже кратковременное охлаждение яиц пчел оказывает на них пагубное воздействие. Их гибель достигает 5% при действии в течение 1—3 ч температурой 5—8°С. Особенно велико влияние охлаждения в началь-

ный период эмбрионального развития оплодотворенных яиц. Их охлаждение до 8—13°С за 72—135 мин приводит к развитию гинандроморфных пчел — уродов, имеющих признаки и рабочих особей и трутней.

При выяснении влияния относительной влажности на период эмбрионального развития пчел установлено, что наибольшее количество личинок (92—98%) вылуплялось из яиц при 90—95% влажности (К. М. Доула, 1976). С повышением и понижением влажности процент гибели развивающихся эмбрионов резко возрастает. При 80% влажности их гибель достигает примерно 40%. Важно подчеркнуть, что такая гибель наблюдается, если указанная влажность поддерживается в течение всего цикла эмбрионального развития, а не отдельных его периодов. Поскольку же высокая влажность также отрицательно действует на взрослых особей, в ячейках с расплодом пчелы поддерживают гиперрежим, отличающийся от внутригнездового. Для этого они помещают в ячейки с яйцами и личинками воду.

Роль среды в постэмбриональный период развития

Влияние термофактора на выживаемость пчел. Освоение широкого ареала в филогенезе медоносных пчел связано не с расширением их экологического стандарта к терморегиму среды, а с развитием высокосовершенной системы регуляции микроклимата гнезда. Развитие пчел возможно в узком диапазоне температур. Его нижняя витальная граница находится на уровне 30°С, верхняя — 38°С, отклонение на 1—1,5°С за пределы витальных на протяжении постэмбрионального развития приводит к гибели развивающихся особей. Б. М. Музалевский обнаружил, что запечатанный расплод погибает при 25°С за восемь суток. При 27°С он живет более 12 суток и даже развивается до имаго, но выходящие из ячеек пчелы вскоре гибнут.

Отрицательно влияет на расплод даже кратковременное его охлаждение. Н. М. Кулагин, выдерживая 1—3 ч одно-, четырехдневных личинок при +8°С, обнаружил 4% погибшего расплода. Особенно чувствителен к охлаждению расплод в стадии куколки. 100%-ная гибель куколок наблюдается при 3°С выдержки в течение 2 ч. Личинки при тех же условиях погибают всего на 4—5%, а пчелы, готовые к выходу из ячеек, остаются все живы.

Изложенное позволяет оценить, какой ущерб семье может нанести охлаждение расплода, особенно в период с пятого на одиннадцатый день после его запечатывания. В практике пчеловода это следует учитывать.

Воздействие высокой температурой, превосходящей верхнюю витальную границу на $1,5^{\circ}\text{C}$ за период с момента запечатывания рабочих пчел, приводит к полной их гибели. Кратковременное повышение температуры в пчелином жилище, наблюдаемое при сильном возбуждении пчел, не вызывает гибели расплода.

Диапазон витальных температур для развития маток совпадает с пчелиным. Гибель развивающихся маток среднерусской расы, содержащихся с момента запечатывания маточников при 30°C , составляет в среднем 60%, при 38°C — 48%. Наибольшее их число доживает до имаго при $33\text{—}34^{\circ}\text{C}$.

Продолжительность развития членов пчелиной семьи прямо связана с температурой. Развитие пчелиного расплода с момента его запечатывания при температуре $34\text{—}35^{\circ}\text{C}$ продолжается около 12 дней. Это время увеличивается примерно на двое суток при 31°C и уменьшается на сутки при 38°C .

Сильное влияние оказывает температура и на продолжительность развития маток. Их выход из маточников, помещенных после запечатывания в термостат при температуре $31 \pm 0,1^{\circ}\text{C}$, задерживается в среднем на двое суток по сравнению с выращиванием при $33\text{—}34^{\circ}\text{C}$. При 38°C матки покидают маточники в среднем на 14 ч раньше, чем при 34°C .

Влияние термофактора на продолжительность развития членов пчелиной семьи связано с активностью обмена веществ. Так, при изменении температуры с 30 до 40°C потребление кислорода пчелиным расплодом увеличивается в 1,4—1,9 раза (табл. 5). С ростом температуры от 31 до 38°C личинки и куколки маток потребляют кислорода в 1,5 раза больше (табл. 6).

Вес нарождающихся особей связан с температурой, при которой прошло их развитие. А. И. Торопцев, (1976, 1977) установил, что вес маток, выращенных с момента запечатывания маточников при различных витальных температурах, возрастает с понижением ее от 38 до $31\text{—}32^{\circ}\text{C}$ (рис. 5). По данным двухлетних исследований, матки, выращенные при 37°C , весили $178 \pm \pm 4$ мг (C_v — 14,5%), 33° — 191 ± 3 мг (C_v — 10,9%) и 31°C — 203 ± 4 мг (C_v — 12,7%).

Таблица 5

**Интенсивность дыхания пчелиного расплода
при разной температуре**

Возраст, дней от начала личиночной стадии	Вес, мг		Потребление кислорода, мм ³ /мин					
			30°C		35°C		40°C	
	M±m	C _v , %	M±m	C _v , %	M±m	C _v , %	M±m	C _v , %
2	8,5±0,5	9	0,75±0,03	7	1,07±0,13	20	1,20±0,15	22
4	100±2	5	3,58±0,15	10	4,16±0,15	10	5,57±0,26	11
6	145±2	4	1,74±0,13	13	2,16±0,25	19	2,46±0,15	10
7	139±1	3	1,20±0,14	19	1,95±0,14	15	2,35±0,08	6
18	104±1	5	3,53±0,10	5	4,90±0,36	12	6,65±0,80	20

Таблица 6

**Количество кислорода (мм³/мин), потребляемого личинками и куколками маток при разной температуре
(по Е. К. Еськову и А. И. Торопову, 1977)**

Температура, °C	Возраст от начала личиночной стадии, дней			
	3-4		11-12	
	M±m	C _v , %	M±m	C _v , %
31	1,5±0,3	35	3,7±0,3	14
34	2,0±0,2	15	4,8±0,3	11
38	2,3±0,2	14	5,4±0,4	14

Отмеченное увеличение веса нельзя рассматривать как улучшение качества, так как наиболее важные признаки маток, выращенных при низкой температуре, значительно ухудшаются. С этих позиций необходимо пересмотреть отношение к наиболее крупным маткам. Их, согласно некоторым рекомендациям, причисляют к лучшим, что не всегда правильно. Это необходимо учитывать матководам при выбраковке маток.

Экстерьерные и интерьерные признаки. Первые опыты по выявлению термофактора на экстерьерные признаки пчел были проведены А. С. Михайловым (1927). Он инкубировал запечатанный пчелиный расплод при 30 и 35°C. При этом пчелы, выращенные при 35°C, имели более длинный хоботок и брюшко, но меньшую длину и ширину первого крыла по сравнению с инкубированными при 30°C.

В процессе анализа некоторых экстерьерных признаков пчел, выращенных при крайних витальных (31, 38°C) и оптимальной (34—35°C) температурах, показано, что сильному влиянию термофактора подвержена

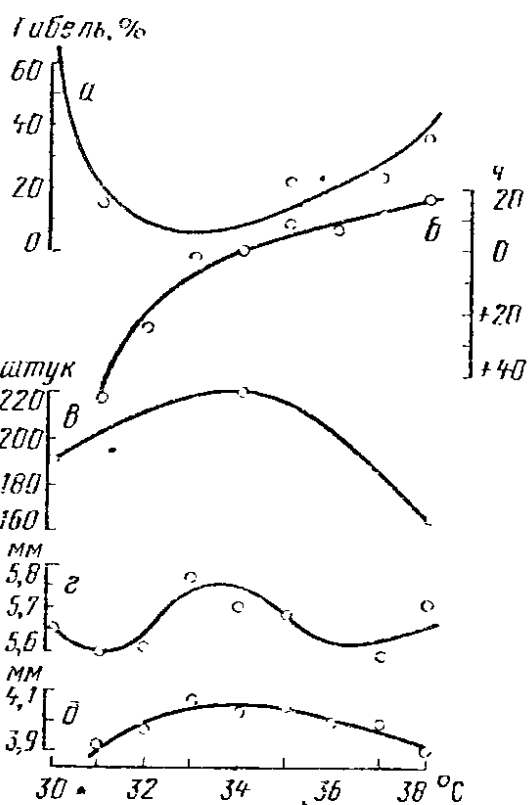


Рис. 5. Влияние температуры в период инкубирования маточников на:

а — выживаемость; б — продолжительность развития; в — количество яйцевых трубочек в ячейке; г — длину третьего тергита; д — длину хоботка маток

длина хоботка (Е. К. Еськов, А. И. Торопцев, 1977). Она варьирует при повышении температуры с 31 до 38°C в среднем на 7%. Меньше изменяются под действием термофактора размеры третьего тергита: его длина на 1%, ширина — на 2% (табл. 7).

Один из важных показателей размера маток — длина третьего тергита увеличивается при повышении температуры с 30 до 34°C на 1,5—2,5%. При дальнейшем ее подъеме до 37°C происходит уменьшение рассматриваемого экстерьерного признака. Примерно на 4% в диапазоне указанных температур (при максимуме 33—35°C) изменяется длина хоботка (рис. 5).

Таблица 7

Некоторые экстерьерные признаки пчел, выращенных при различной температуре

Температура, °C	Длина хоботка, мм		Длина 3-го тергита, мм		Ширина 3-го тергита, мм	
	$M \pm m$	$C_v, \%$	$M \pm m$	$C_v, \%$	$M \pm m$	$C_v, \%$
31	$5,76 \pm 0,01$	4,3	$4,61 \pm 0,01$	3,6	$2,15 \pm 0,01$	4,4
34	$5,91 \pm 0,01$	3,4	$4,64 \pm 0,01$	4,0	$2,17 \pm 0,01$	4,3
38	$6,18 \pm 0,01$	3,2	$4,67 \pm 0,01$	5,2	$2,20 \pm 0,01$	5,5
31—38	$5,93 \pm 0,01$	3,9	$4,63 \pm 0,01$	3,7	$2,18 \pm 0,01$	4,2

Поскольку в естественных условиях температура в жилищах пчел колеблется, для понимания физиологических процессов и с практической точки зрения важно знать, оказывает ли это влияние на развивающихся членов пчелиной семьи. Для выяснения этого вопроса запечатанный пчелиный расплод и маточки инкубировали в термостатах с циклически изменяющейся температурой в пределах 32—36 или 31—38° С. Частота повторения цикла была $2 \cdot 10^{-1}$ Гц. Для контроля расплод и маточки термостатировали при постоянных (колебания $\pm 0,1^\circ$ С) крайних и некоторых средних значениях температур. При этом отмечено, что длина хоботка и размеры третьего тергита у особей, выращенных при циклически изменяющейся температуре, соответствовали прошедшим тот же период развития при стабильной температуре (табл. 8). Аналогичный результат получен при имитации суточных колебаний температуры, для чего в течение всего цикла развития запечатанный расплод был помещен в термостат, температура в котором через каждые 12 ч изменялась с 38 (днем) до 31° С (ночью). В опытах на матках установлено небольшое увеличение процента их гибели при тех же условиях выращивания: при $34 \pm 0,1^\circ$ С погибло $7 \pm 2\%$ развивающихся маток, при диапазоне 31—38° С гибель составила $14 \pm 7\%$.

Таблица 8

Вес и некоторые экстерьерные признаки маток, инкубированных при стабильной и циклически изменяющейся температуре (по Е. К. Еськову и А. И. Торопцову, 1977)

Показатели	Температура, °С			
	31 - 38		34±0,1	
	M±m	C _v , %	M±m	C _v , %
Вес, мг	214±4	12	218±3	10
Длина хоботка, мм	3,86±0,03	5	3,89±0,02	4
Длина 3-го тергита, мм	5,62±0,03	4	5,56±0,03	4
Ширина 3-го тергита, мм	3,05±0,02	4	3,04±0,04	5

Влиянию термофактора подвержено развитие яичников у маток. Число яйцевых трубочек в яичниках бывает наибольшим у особей, выращенных при 33—34° С (рис. 5). Количество трубочек как и размер тела

маток характеризуют один из их важнейших показателей — плодовитость. Она тем выше, чем крупнее матки и больше яйцевых трубочек находится в их яичниках. С этим и плодовитостью матки коррелирует медовая и восковая продуктивность семьи (Г. А. Аветисян, 1961). Кроме того, пчелы безматочных семей охотнее принимают крупных маток (Т. И. Сабо, 1974). Изложенное позволяет заключить, что оптимальной температурой для развития маток является 33—34° С.

Влияние гигрофактора. В ячейках с расплодом поддерживается автономный гигрорежим; влажность в них выше, чем в гнезде. Это связано с тем, что личинки рабочих пчел и трутней в первые дни жизни, а матки на протяжении всего личиночного периода развития соприкасаются с жидким кормом, который, испаряясь, увлажняет воздух в ячейке. Жидкая консистенция корма поддерживается пчелами: они десятки раз в течение часа добавляют в ячейки свежий корм. Без этого он быстро (в течение нескольких часов) высыхает до желеобразного состояния и личинки погибают от голода. Увлажнению воздуха способствует также вода, которую пчелы вносят в ячейки. Воздух в ячейках с развивающимися пчелами, матками и трутнями увлажняется водой, выделяемой ими в процессе дыхания.

Замечено, что значительное понижение влажности внешнего воздуха отражается на уменьшении количества расплода, выращиваемого семьей. Это, возможно, не связано с непосредственным влиянием влажности на расплод. Существенно изменить влажность воздуха вокруг развивающихся членов пчелиной семьи можно только с момента запечатывания ячеек и маточников, что и представляет наибольший практический интерес. Это особенно важно в связи с изысканием путей интенсификации и совершенствования технологии получения маток.

В процессе инкубирования запечатанных маточников обнаружено влияние понижения влажности на выживаемость развивающихся маток. Их гибель увеличивается с 8—11%, когда относительная влажность в термостатах составляет 45—95%, до 21% — при 15%-ной влажности. По мере осушения воздуха в инкубаторах вес маток убывает.

Из экстерьерных признаков заметному влиянию подвержена длина хоботка: при повышении влажности с 15 до 45—75% уменьшается, а при приближении к пол-

ному насыщению водяными парами вновь возрастает. Подобно этому изменяется (в зависимости от влажности воздуха) длина третьего тергита (табл. 9).

Таблица 9

Влияние влажности воздуха на маток (температура—34°С), инкубируемых при различной влажности (по Е. К. Еськову и А. И. Торопцеву, 1977)

Относительная влажность, %	Вес, кг		Длина хоботка, мм		Длина 3-го тергита, мм		Ширина 3-го тергита, мм	
	$M \pm m$	$C_v, \%$	$M \pm m$	$C_v, \%$	$M \pm m$	$C_v, \%$	$M \pm m$	$C_v, \%$
95	206 ± 3	11	3,85 ± 0,02	5,9	5,60 ± 0,03	4,9	3,06 ± 0,01	4,3
75	198 ± 3	16	3,78 ± 0,02	4,3	5,60 ± 0,03	4,9	3,01 ± 0,01	4,4
45	182 ± 3	15	3,79 ± 0,02	5,4	5,50 ± 0,03	4,6	3,02 ± 0,02	5,8
15	177 ± 3	17	3,86 ± 0,02	5,4	5,53 ± 0,03	4,5	3,00 ± 0,02	5,5

Влияние углекислоты. Для определения влияния повышенной концентрации углекислого газа в период личиночной стадии развития пчел выращивали в семьях, содержащихся в специальных камерах. Температуру, влажность и концентрацию углекислоты поддерживали автоматически на определенном уровне. В опытные и контрольные семьи, находившиеся при одинаковой температуре и влажности, но различном количестве углекислого газа, помещали сотовые рамки с яйцами, отложенными одной маткой. Эти рамки после запечатывания расплода переносили в термостат. Температуру в нем регулировали на уровне 34°С, влажность — 75% и концентрацию углекислого газа — 0,05—0,3%.

Установлено, что повышение содержания углекислоты только в период личиночной стадии развития пчел отражается на значительном уменьшении такого важного экстерьерного признака, как длина хоботка, и ведет к снижению процентного содержания азота в теле нарождающихся (табл. 10).

Следовательно, высокая концентрация углекислоты оказывает отрицательное влияние на развивающихся рабочих пчел.

Интересны сведения о влиянии углекислоты на запечатанный пчелиный расплод и развивающихся маток с момента запечатывания маточников. Это важно знать при выборе оптимальных режимов для их инкубирования.

Таблица 10

**Влияние содержания углекислоты на пчел в период
личиночной стадии развития**

Экстерьерные и физиологические показатели пчел	Концентрация углекислого газа, %			
	0,1—0,8		2,0—3,0	
	$M \pm m$	$C_v, \%$	$M \pm m$	$C_v, \%$
Длина хоботка, мм	$6,41 \pm 0,04$	3	$6,20 \pm 0,03$	3
Длина 3-го тергита, мм	$4,84 \pm 0,03$	4	$4,80 \pm 0,02$	4
Вес, мг	$102,0 \pm 0,8$	8	$103,4 \pm 1,1$	15
Процент жира в теле	$7,3 \pm 0,1$	2	$9,5 \pm 1,4$	26
Процент азота в теле	$12,09 \pm 0,01$	1	$11,82 \pm 0,05$	1

ния. Имеющиеся сведения говорят о том, что на экстерьер пчел и маток сильно влияет инкубирование их в течение всего указанного периода развития при довольно высокой концентрации углекислоты.

Таблица 11

**Некоторые экстерьерные признаки рабочих пчел и маток,
развивавшихся с момента запечатывания ячеек и маточников
в термостатах с различной концентрацией углекислоты
(по Е. К. Еськову и А. И. Торопцеву, 1977)**

Показатели, мм	Концентрация углекислого газа			
	0,1%		6%	
	$M \pm m$	$C_v, \%$	$M \pm m$	$C_v, \%$

Рабочие пчелы

Длина хоботка	$5,91 \pm 0,01$	3,4	$5,87 \pm 0,01$	4,5
Длина 3-го тергита	$4,61 \pm 0,01$	4,0	$4,55 \pm 0,01$	3,8
Ширина 3-го тергита	$2,17 \pm 0,01$	4,3	$2,15 \pm 0,01$	4,4

Матки

Длина хоботка	$3,74 \pm 0,03$	5,8	$3,72 \pm 0,05$	7,3
Длина 3-го тергита	$5,49 \pm 0,04$	4,9	$5,33 \pm 0,04$	5,1
Ширина 3-го тергита	$3,03 \pm 0,02$	5,3	$2,99 \pm 0,03$	5,4

Термофактор в жизни взрослых особей

Обмен веществ в зависимости от температуры у отдельных особей. Интенсивность обмена веществ позволяет судить об энергетических затратах пчел, что важно

знать при выборе для них оптимальных условий, в том числе температуры. В ранних работах интенсивность обмена веществ пытались определить по количеству корма, потребляемого пчелами.

Однако при высокой лабильности обмена веществ у пчел невозможно определить влияние температуры на его интенсивность. Ответ на этот вопрос был получен преимущественно по результатам измерения интенсивности дыхания. Оказывается, свободно передвигающиеся пчелы потребляют наибольшее количество кислорода при 30—35° С. У молодых пчел (до трех дней) колебания температур слабее отражаются на изменении интенсивности дыхания (табл. 12).

Таблица 12

Влияние температуры на интенсивность дыхания рабочих пчел

Температура, °С	Количество углекислоты (мм ³ /мин), выделяемой пчелами в возрасте, дн.			
	до 3		10—40	
	M±m	C _v , %	M±m	C _v , %
0	0,13±0,03	48	0,26±0,04	32
10	0,40±0,04	28	0,84±0,20	54
20	3,63±0,37	27	46,20±6,70	41
25	4,86±0,41	28	41,38±4,82	42
30	3,70±0,66	44	56,65±3,28	20
35	11,05±1,51	30	53,13±5,09	32
10	6,80±0,41	14	33,95±2,10	25

Пчелы в возрасте до трех дней отличаются от пчел средних и старших возрастных групп более низкой интенсивностью обмена. Такое различие неодинаково при разных температурах. В зоне 0—10° С наблюдается примерно двукратная разница в количестве выделяемой углекислоты. При 20—40° С различие в ее выделении возрастает до 5—15 раз.

Температура влияет не только на интенсивность обмена веществ, но, что чрезвычайно важно, определяет долю участия в нем основных метаболитов. Об этом свидетельствует изменяющаяся величина дыхательного коэффициента. В области температур, стимулирующих холодное оцепенение пчел, дыхательный коэффициент

всегда выше единицы. При этом, чем ниже температура, тем его значение увеличивается: при 10°C дыхательный коэффициент составляет $1,3 \pm 0,1$ (C_v — 8%), а при 0°C — $1,6 \pm 0,1$ (C_v — 6%). Значение дыхательного коэффициента близко к единице при температуре 15— 35°C . Дальнейшее повышение температуры до 40— 50°C отражается на снижении его величины соответственно до $0,85 \pm 0,03$ (C_v — 7%) и $0,81 \pm 0,03$ (C_v — 9%). Высокий дыхательный коэффициент при температурах, стимулирующих холодовое оцепенение, видимо, связан с тем, что в таком состоянии некоторое количество углекислоты выделяется тканями организма без потребления кислорода. Часть его может высвобождаться в организме при синтезе жиров из углеводов.

Судя по величине дыхательного коэффициента, углеводный обмен у рабочих пчел доминирует в относительно небольшом интервале температур — от 15 до 35°C . Значительное участие жиров наблюдается, когда температура поднимается до 40°C и выше.

Матки быстро погибают при температуре, вызывающей у пчел холодовое оцепенение, поэтому интенсивность их дыхания изучали в узком диапазоне относительно высоких температур. В опытах на неоплодотворенных матках установлено, что интенсивность их дыхания возрастает примерно вдвое при повышении температуры от 20 до 40°C . При 20°C они потребляют $13,7 \pm 1,7$ мм³/мин кислорода, 30° — $14,8 \pm 1,0$ и 40°C — $25,4 \pm 1,5$. Дыхательный коэффициент у них равен 0,85—0,95. У оплодотворенных маток, занимающихся откладкой яиц, он равен примерно 0,7. Интенсивность обмена веществ у них значительно выше, чем у молодых неоплодотворенных: при 30°C наблюдается двукратное различие в потреблении кислорода.

У трутней в отличие от рабочих пчел и маток обнаружен спад интенсивности обмена веществ при повышении температуры с 25 до 40°C . При 25°C потребление кислорода составляет 66 ± 8 мм³/мин, 30° — 43 ± 5 и 40°C — 25 ± 1 мм³/мин. Величина дыхательного коэффициента у них находится на уровне единицы.

Семья. По данным анализа количества потребляемого кислорода и выделяемой углекислоты летом пчелиная семья тратит меньше энергии при 23— 28°C . Более высокая температура им требуется, когда большая часть пчел находится в пассивном состоянии, например, из-за неблагоприятной погоды, препятствующей вне-

ульевым работам. При прочих равных условиях более высокая температура (в пределах указанной) необходима относительно небольшим семьям.

Отклонение температуры внешней среды от оптимальной стимулирует увеличение затрат энергии пчел на регулирование микроклимата. Например, семья, состоящая из 15 тыс. пчел и содержащая около 12 тыс. ячеек разновозрастного расплода, в период, когда она не занимается пополнением пищевых запасов, потребляет наименьшее количество кислорода при 26—27° С. С понижением температуры до 24° С его потребление увеличивается в $1,4 \pm 0,1$ раза, при 20° — в $1,7 \pm 0,1$, при 14° С — в $1,9 \pm 0,1$. Повышение температуры по отношению к оптимальной также стимулирует рост энергетических затрат.

Сильное влияние оказывает температура среды на величину энергетических затрат зимующих пчел. В этот период верхний предел оптимального диапазона температуры ограничивается той, которая стимулирует переход членов семьи из пассивного состояния к активной деятельности. По результатам анализа количества кислорода, потребляемого семьей, температура, стимулирующая активизацию семей грузинской и среднерусской рас, несколько различается. В частности, зимующие семьи грузинской расы потребляют наименьшее количество кислорода при температуре от 4 до 6° С, а среднерусские — от 5 до 9° С (рис. 6). Указанные различия связаны с тем, что пчелы грузинской и среднерусской рас приспособились в процессе эволюции к жизни в различных экологических условиях.

Жаростойкость. В практике пчелы в силу сложившихся обстоятельств подвергаются воздействию высокой температуры: в жаркую погоду; при термической обработке; в период борьбы с клещем варроа — паразитом пчел; в случаях их сильного возбуждения, вызывающего значительное повышение температуры в жилище (см. гл. II и VI) и т. п. Какую же предельно высокую температуру и как долго могут выдержать пчелы?

Содержание пчел в термостатах при сравнительно низкой относительной влажности (20—50%) позволило выявить следующее. Продолжительность их жизни тем меньше, чем больше температура превосходит оптимальную. При 45° С пчелы, взятые из улья летом, живут 198 ± 19 ч (C_v — 42%), 50° С — 76 ± 7 ч (C_v — 57%) и

55°С — всего 17 ± 1 ч (C_v — 37%). В этих же условиях пчелы, изъятые из улья зимой, погибают в 1,3—2 раза быстрее.

Важные сведения получены на группах (около 500 особей в группе) пчел при кратковременном воздейст-

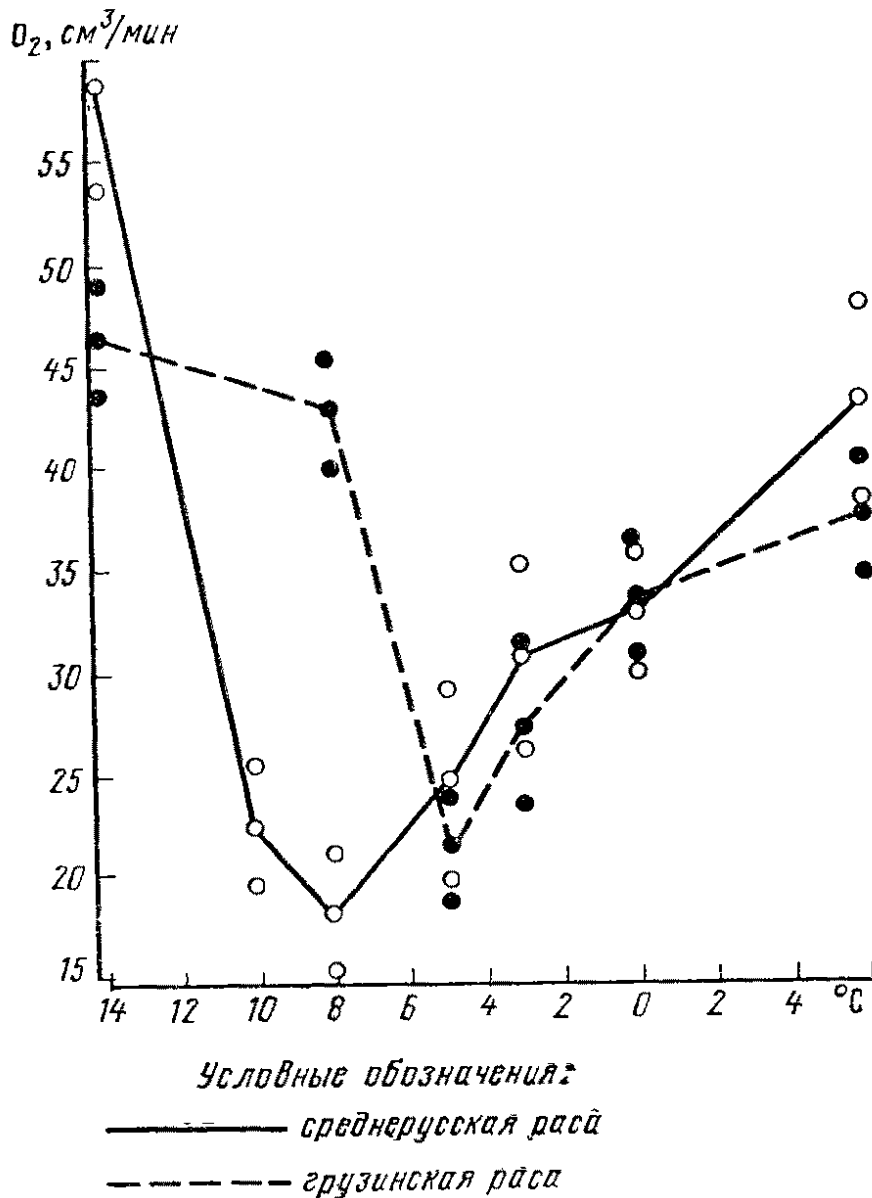


Рис. 6. Потребление кислорода в период зимовки семьями среднерусской и грузинской рас в зависимости от внешней температуры

вии высокой температуры. Установлено, что суточная гибель пчел, находившихся при 46°С в течение 15—30 мин, составляла 0,6—1%. Это соответствовало их гибели в аналогичных группах, не подвергаемых термообработке. Заметное влияние обнаружено при 45-минутном воздействии — в течение первых трех часов после

термообработки погибло 20—30% пчел, а через три-четыре дня — остальные. Особенно сильное влияние на гибель пчел оказало 75-минутное воздействие высокой температурой — в первые три часа количество погибших особей достигло 60%.

Таким образом, пчелы могут переносить лишь кратковременное воздействие высокой температуры. Длительное воздействие (более 30 мин) высокой температуры вызывает необратимые патологические изменения в организме пчел. Важно отметить также наличие латентного (скрытого) периода отрицательного последствия термофактора. Этот период тем короче (пчелы погибают быстрее), чем длительней период воздействия высокой температуры.

Холодовое оцепенение. Кто устраивал так называемые сверххранные очистительные облеты пчел, когда еще не сошел снег, и следил за их поведением, мог наблюдать следующую картину. Часть пчел,севших на снег, быстро перестает двигаться (цепенеет). Внешне они напоминают погибших, но при отогревании активизируются. Описанное состояние пчел, выражающееся внешне в торможении двигательной активности под действием охлаждения, называют холодным оцепенением.

Первые попытки разобраться в сущности описанного явления были предприняты еще в прошлом веке. Интерес к этому был вызван стремлением найти способ зимнего сохранения пчел в состоянии, подобном анабиозу. Но уже в конце прошлого — начале настоящего столетия были получены убедительные сведения о том, что пчелы в отличие от одиночно живущих насекомых не могут долго жить, находясь в состоянии холодного оцепенения (П. Бахметьев, 1900; Л. Амбрустер, 1923; Н. И. Калабухов, 1933, 1934). Несмотря на это, вопрос о холодном оцепенении заслуживает внимания, так как он имеет отношение к важному признаку — холодоустойчивости.

Температурный порог холодного оцепенения (та минимальная температура, при которой пчелы перестают двигаться) зависит от их исходной активности и времени пребывания при относительно низкой температуре. Холодовое оцепенение стимулирует длительное пребывание отдельных особей при $+10^{\circ}\text{C}$, но оцепенение бывает неглубоким. Так, пчелы грузинской расы, находившиеся при такой температуре в течение 12—17 ч, активизируются при 24°C через $5,6 \pm 0,6$ мин (C_v —

53%); пчелы среднерусской расы при тех же условиях — через $7,2 \pm 1,1$ мин ($C_v - 82\%$). Это в 6—9 раз быстрее, чем за тот же период при 0°C .

Время, необходимое для того, чтобы охлаждаемые до одной и той же температуры пчелы оцепенели, зависит от их возраста. Рабочие особи среднего и старшего возраста впадают в холодное оцепенение при 0°C через $6,8 \pm 0,3$ мин ($C_v - 18\%$). Молодые пчелы в возрасте до трех дней оцепенеют при этих условиях через $3,6 \pm 0,2$ мин ($C_v - 25\%$). Это время у одновозрастных пчел грузинской и среднерусской рас не имеет отличий.

Оцепневшие пчелы не могут активизироваться, находясь при температуре, стимулировавшей оцепенение. Для активизации им необходима более высокая температура. Время, необходимое для восстановления активности оцепневших пчел, при прочих равных условиях, прямо связано с продолжительностью воздействия холодом (табл. 13). При этом активность раньше проявляется у голодных пчел — через $27,4 \pm 2,9$ мин ($C_v - 32\%$), у находившихся при 0°C в течение 12—17 ч, а у накормленных медом в аналогичных условиях через $48,0 \pm 4,1$ мин ($C_v - 66\%$), но они не могут использовать эти запасы, когда находятся в состоянии глубокого оцепенения. Поэтому у большинства предварительно накормленных пчел, погибших в состоянии оцепенения при 0°C , в зобиках имелись значительные запасы меда. Гибель пчел в этом состоянии происходит в результате резкого нарушения обмена веществ, о чем свидетельствует сильное изменение величины дыхательного коэффициента.

Таблица 13

Влияние продолжительности пребывания в состоянии холодного оцепенения при 0°C на время восстановления активности (при $22-24^\circ\text{C}$) пчел

Продолжительность оцепенения	Время восстановления активности пчел, мин;			
	среднерусской расы		грузинской расы	
	$M \pm m$	$C_v, \%$	$M \pm m$	$C_v, \%$
2—3 мин	$2,1 \pm 0,1$	32	$2,0 \pm 0,1$	31
1—3 ч	$13,7 \pm 1,6$	49	$14,7 \pm 2,2$	66
9—14 ч	$36,8 \pm 4,0$	85	$40,0 \pm 4,3$	68

Температура максимального переохлаждения. В естественных условиях пчелы в период зимовки подвергаются действию низких температур. Особенно сильно охлаждаются пчелы в нижней и боковых частях гнезда. Кратковременное воздействие низких температур (ниже 0°C) пчелы переносят благодаря тому, что гемолимфа, плазма клеток и другие жидкие фракции их тела могут находиться, не замерзая в переохлажденном состоянии. Точка максимального переохлаждения (ее называют также критической точкой и температурным скачком), ниже которой начинается кристаллизация жидкостей, определяется в основном их физико-химическим составом. Регистрация точки кристаллизации термодатчиком, контактирующим с телом насекомого или введенным в него, основана на фиксации тепла, выделяемого во время образования кристаллов, за что этот момент и называют температурным скачком. Кристаллизация приводит к гибели насекомого¹ в связи с повреждением тканей тела.

Температура максимального переохлаждения у пчел подвержена возрастной и сезонной изменчивости. У молодых пчел летних генераций температура кристаллизации имеет максимальное значение и находится на уровне -1°C — -3°C . По мере старения она опускается до -6°C — -8°C и ниже. Минимального значения достигает температура кристаллизации у зимующих пчел.

Как и у других насекомых (Н. И. Калабухов, 1946; Р. С. Ушатинская, 1957, 1973), критическая точка в значительной мере связана с количеством воды в теле пчел.

Сильное влияние на температуру максимального переохлаждения пчел оказывает содержание сахара в их гемолимфе. С его уменьшением температура кристаллизации повышается. Так, под влиянием семичасового голодания у пчел, изъятых из семьи зимой, точка кристаллизации повысилась с $-9,3 \pm 0,2^{\circ}\text{C}$ (C_v — 10%) до $-7,1 \pm 0,3^{\circ}\text{C}$ (C_v — 19%), а голодание приводит к обеднению гемолимфы сахаром. Отсюда у голодных пчел устойчивость к холоду понижается.

В связи с изложенным важно подчеркнуть, что на

¹ Имеются сведения, что некоторые насекомые, например гусеницы кукурузного мотылька, садовой совки и яблоневой плодовой гусеницы, могут оставаться живыми после длительного пребывания при температуре ниже точки кристаллизации (Л. К. Лозина-Лозинский, 1937, 1972). Однако большинство из изученных насекомых, в том числе пчелы, после этого погибают.

точку кристаллизации влияет только сахар, содержащийся в плазме гемолимфы. Величина же заполнения медового зобика не влияет на точку максимального переохлаждения, что установлено на пчелах, у которых после измерения температурного скачка препарировали и взвешивали медовый зобик. Его вес колебался у подопытных пчел от 1 до 40 мг, а точка кристаллизации — от -7 до -11°C . Коэффициент корреляции между названными показателями составлял $0,01 \pm 0,14$, т. е. тенденции к какой-либо связи нет. Ее не обнаружено также между значением температурного скачка и величиной заполнения задней кишки непереваримыми остатками.

Из показателей, характеризующих микроклимат пчелиного жилища, на величину максимального переохлаждения сильное влияние оказывает концентрация углекислоты и влажности воздуха. Рост содержания в улье углекислого газа ведет к понижению, а влажность — к увеличению температуры максимального переохлаждения (табл. 14). Температура среды, по-видимому, не оказывает непосредственного влияния на температуру кристаллизации.

Таблица 14

Температура максимального переохлаждения пчел, содержащихся в различных условиях

Условия содержания			Время пребывания, суток	Температура кристаллизации, $^{\circ}\text{C}$	
температура, $^{\circ}\text{C}$	влажность, %	концентрация углекислоты, %		$M \pm m$	$C_v, \%$
0	50—60	0,03—0,5	0,6	$-9,7 \pm 0,2$	14
20	50—60	0,03—0,05	0,6	$-9,2 \pm 0,2$	9
20—22	45—55	0,03—0,05	9	$-9,4 \pm 0,2$	18
20—22	45—55	5,0—6,0	9	$-10,7 \pm 0,2$	11
20—22	95—99	5,0—6,0	9	$-7,7 \pm 0,3$	18

Специальными исследованиями показано, что между температурой максимального переохлаждения и продолжительностью жизни пчел существует обратная зависимость — чем ниже температура кристаллизации, тем меньше проживет пчела. Следовательно, механизм холодовой защиты, основанный на понижении точки кри-

сталлизации, способствует повышению возможности пчел пережить кратковременное, но довольно сильное охлаждение. Однако это уже при нормальной температуре скажется на уменьшении продолжительности жизни. Отсюда очевидна необходимость предохранения пчелиных семей от действия низких температур, побуждающих пчел сгруппировываться в плотный клуб. Изложенное указывает также на важность аэрации пчелиного жилища.

Гигрофактор в жизни взрослых особей

Выше отмечалось, что удаление значительной части воды из организма пчел происходит в процессе дыхания. Ее испарение уменьшается по мере насыщения воздуха водяными парами, что при высокой влажности приводит к нарушению нормального функционирования дыхательного процесса. Испарение воды через дыхательную систему играет важную роль при высокой температуре как средство эффективного охлаждения. В связи с этим при перегреве пчелы живут дольше в тех случаях, когда в воздухе находится относительно небольшое количество водяных паров. Например, ежедневная гибель пчел, подвергнутых в течение 30 мин термообработке (46°C) при 97% влажности, примерно в 15 раз выше, чем при 40%-ной влажности.

Отрицательное влияние высокой влажности, близкой к абсолютному насыщению, уменьшается с понижением температуры. Гибель пчел в группах, состоящих из 100—500 особей, при 46°C составляет за 75 мин примерно 90%. Такая же гибель при 27°C наблюдается в среднем за семь суток, а при 15—16°C — за девять.

Для разработки и совершенствования имеющихся способов сохранения маток вне пчелиной семьи большой интерес представляют сведения Т. И. Забо (1975), изучавшего продолжительность их жизни при разной температуре и влажности. Он проследил влияние сочетаний четырех температур (21, 24, 27 и 30°C) с тремя разными для каждой из них уровнями насыщения воздуха водяными парами. По его данным, матки дольше всего жили при сочетании температуры в 30°C с 40%-ной влажностью. Повышение влажности и снижение температуры до 24°C влияло на уменьшение продолжительности жизни маток. При 21°C матки погибали быстрее,

чем при высокой температуре, но рост влажности способствовал в этом случае некоторому увеличению продолжительности их жизни.

Углекислота в жизни взрослых особей

Кратковременное воздействие углекислоты. В практической деятельности для наркотизации пчел иногда используют углекислый газ (например, в Финляндии и других странах при заселении нуклеусных ульев). Однако действие наркоза не проходит бесследно для пчел и маток. По имеющимся сведениям, даже кратковременная (5—20 мин) глубокая наркотизация пчел углекислым газом отражается на продолжительности их жизни и физиологическом состоянии.

Продолжительность жизни. К. Р. Риббандсом (1950), Г. Х. Аустинном (1955) и другими исследователями обнаружено сокращение продолжительности жизни пчел, подвергнутых в первые часы жизни наркозу углекислым газом. В более поздней работе В. Скворонка и Е. Джаукокса (1974) показано наличие прямой связи между продолжительностью наркоза и укорочением жизни пчел. Пчелы в возрасте до 24 ч, подвергнутые наркозу 100%-ной углекислоты в течение 5 мин, жили в среднем 34,6 дня. Десятиминутная обработка сократила продолжительность их жизни до 30 дней, а после двадцатиминутной — они жили всего 24 дня. Ненаркотизированные пчелы прожили при тех же условиях 42,4 дня.

Летная активность. У рабочих пчел в отличие от многих видов муравьев и термитов нет строгой кастовой специализации в соответствии с выполняемой работой. Но в пчелиной семье летом в связи с их возрастом существует определенная специализация. Обычно молодые пчелы занимаются внутриульевыми работами: уходом за расплодом, строительством сот и т. п. Особи среднего и старшего возрастов выполняют внеульевую работу: поиск и доставка в улей нектара, пыльцы, воды и т. д. Об активности этих пчел принято судить по количеству вылетов из улья, совершаемых в течение дня или определенный период наблюдений.

Наркотизация пчел углекислотой ускоряет их переключение от внутриульевых на внеульевые работы, но они быстрее изнашиваются и погибают. Так, у пчел, наркотизированных в возрасте 10 дней, летная актив-

ность вначале возрастает, а спустя пять дней резко уменьшается. В течение 15 дней после наркотизации их примерно в пять раз меньше по сравнению с ненаркотизированными занимается доставкой в улей пыльцы. При наркотизации 25-дневных пчел совсем не обнаружено подъема их летной активности. Замечен лишь ее спад, который отчетливо наблюдается через два-три дня после наркотизации. Интересно, что эти пчелы прекращают принос пыльцы в то время, как примерно 34% из числа того же возраста, но ненаркотизированных особей прилетало в улей с пыльцевыми обножками.

Физиологические показатели. Исследованиями В. Сковронка и Е. Джаукокса (1974) установлено сильное влияние наркотизации на развитие у пчел жирового тела, глоточных (гипофаренгиальных) и восковых желез. У пчел, подвергнутых в начале имагинального периода жизни 20-минутному наркозу, жировое тело в каждом случае (при измерении пять раз через семидневный интервал) было в 1,1—1,4 раза меньше, чем у ненаркотизированных особей того же возраста. Еще сильнее различался измеренный в те же сроки размер глоточных желез: у ненаркотизированных пчел они были в 1,1—1,9 раза больше, чем у наркотизированных. Поскольку развитие гипофаренгиальных желез связано с продуцированием фермента инвертазы, необходимого для переработки нектара в мед, можно заключить, что наркотизация отражается на уменьшении доли участия пчел в этой важной внутриульевой работе.

К числу отрицательных последствий наркотизации относится также подавление восковыделительной функции пчел, о чем говорит слабое развитие у них восковых желез. Их высота, являющаяся показателем активности функционирования, составляла в период максимального развития у 60% наркотизированных пчел 30—40 мкм, максимум — 62 мкм. В тот же период у большинства ненаркотизированных особей высота желез достигала 50—60 мкм, максимум — 80 мкм.

Наркотизация маток. О. Макензен (1947) заметил, что кратковременная наркотизация молодых маток углекислым газом ускоряет процесс их созревания, в результате чего они раньше приступают к яйцекладке. В. Сковронек, Е. Джаукокс и Г. Нун (1973) обнаружили еще одно интересное последствие наркотизации на молодых маток, выражающееся в некотором изменении привлекательности к ним со стороны рабочих пчел.

На основании опытных данных авторы пришли к выводу, что наркотизация маток повышает их привлекательность для пчел и неодинакова в разные периоды ее последствия. Видимо, наркотизацию можно использовать в практической работе пчеловода как средство, улучшающее отношение пчел безматочных семей к предлагаемым им маткам. Однако, учитывая вышеизложенное о влиянии наркотизации на рабочих пчел, необходимо провести разносторонние исследования с целью определения отрицательного последствия углекислоты.

Длительное воздействие углекислоты. Относительно небольшое содержание углекислоты в воздухе в пределах ее концентрации в пчелином гнезде оказывает влияние на продолжительность жизни и физиологическое состояние пчел. Уже отмечалось, что повышение концентрации углекислоты до 5—6% влечет за собой изменение одного из важных физиологических показателей зимующих пчел — температуры максимального переохлаждения их тела. Подобные изменения физиологического состояния при длительном воздействии углекислотой наблюдаются и на летних пчелах. Например, у группы пчел, содержавшихся в течение 10 дней при 10%-ной концентрации углекислоты, температура максимального переохлаждения понизилась с $-2,4 \pm 0,3^{\circ}\text{C}$ до $-7,4 \pm 0,8^{\circ}\text{C}$. У пчел контрольной группы, находившихся в тот же период при низкой концентрации углекислоты (около 0,03—0,05%), температура кристаллизации составляла $-3,7 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$.

В отличие от кратковременного воздействия высокой концентрации углекислоты, подавляющей развитие у пчел глоточных желез, длительное пребывание в атмосфере с повышенным содержанием углекислоты стимулирует их развитие. Так, у групп пчел, находившихся в течение 7—15 первых дней жизни вне семьи при 10%-ной концентрации углекислоты (температура 27°C), гипофаренгиальные железы были развиты в 1,9 раза больше, чем у имевших неограниченный доступ свежего воздуха. С этих позиций становится понятным, что развитие этих желез у зимних пчел связано с длительным пребыванием их при высокой концентрации углекислого газа, т. е. определяется микроклиматом улья.

Повышенная концентрация углекислоты может в зависимости от температуры среды угнетать или активизировать пчел. Высокая температура побуждает пчел к

активной деятельности, в связи с чем они стремятся удалить избыток углекислоты, на что и тратится дополнительная энергия. Повышение концентрации углекислоты при относительно низкой температуре влечет за собой понижение потребления ими корма, так как торможение активности под действием температуры усиливается углекислотой. Важная роль в этом случае принадлежит также особенностям функционирования рецепторов температуры и углекислого газа пчел и, в частности, понижению чувствительности к углекислоте при охлаждении.

VI. ЭФФЕКТИВНОСТЬ ИСКУССТВЕННОГО РЕГУЛИРОВАНИЯ МИКРОКЛИМАТА УЛЬЯ

Весеннее развитие

В разные периоды годового цикла развития пчелиной семьи соотношение между количеством пчел и выращиваемым ими расплодом неодинаковое. Уменьшение этого соотношения означает рост нагрузки по уходу за расплодом в расчете на каждую взрослую рабочую особь. Много энергии тратят пчелы на поддержание необходимого для расплода микроклимата. Эти затраты тем выше, чем сильнее температура внешней среды отличается от оптимальной. Когда пчелы не справляются с этой задачей, расплод погибает. Это наносит семье большой ущерб, так как выращивание расплода сильно изнашивает пчел и связано с расходом значительного количества кормовых запасов. Погибший расплод пчелы удаляют из гнезда, что часто можно наблюдать весной после похолоданий.

Чтобы защитить пчелиные семьи от охлаждения, пчеловоды утепляют ульи. Для этого широко используют подушки, которые помещают над рамками и у боковых стенок улья. Сокращают также летковые отверстия и применяют другие меры, направленные на ограничение воздухообмена между внутриульевым пространством и внешней средой, что является эффективным средством, препятствующим охлаждению гнезда, так как с воздухообменом связан наибольший процент тепловых потерь. Однако ограничение воздухообмена лимитируется потребностями развивающихся и взрослых членов пчелиной семьи в кислороде.

По данным многочисленных исследований известно, что эффективным средством стимуляции весеннего развития служит искусственный обогрев пчелиных семей (особенно небольших, ослабленных в течение зимовки).

Для стабилизации терморежима пчелиного жилища удобнее всего применять электрические нагреватели.

Наиболее экономичным, с точки зрения затрат электроэнергии, и эффективным в плане стабилизации микроклимата в гнезде является расположение нагревателей в донной части улья. Питание нагревателей должно включаться, когда температура в гнезде опустится ниже 34—35°C. Датчик терморегулятора надежнее всего помещать над нагревателем в нижней части центральной рамки.

Летний период развития

Нормально развивающаяся семья. Летом необходимо заботиться о защите ульев от перегрева, побуждающего пчел заниматься охлаждением своих гнезд. Это не только отвлекает рабочих особей от пополнения кормовых запасов, но и приводит к дополнительным затратам энергии на доставку воды и вентилирование жилища. Перегрев — одна из причин, стимулирующих нежелательное для пчеловода явление — роение. Все это снижает медовую продуктивность пчелиных семей.

Чтобы избежать перегрева ульев, их ставят в затененных местах и окрашивают в светлые тона. По результатам многочисленных измерений температуры внутри ульев, выставленных в жаркую погоду под открытым небом, меньше всего воздух нагревается в тех, которые покрыты белой краской или известью.

В жаркую погоду и при доставке пчелами большого количества нектара между внутриульевым пространством и внешней средой за час может происходить более чем стократный обмен воздуха. Это связано с работой пчел-вентиляторщиц и указывает на большую нагрузку. Отсюда целесообразно устраивать в этот период в улье высокоэффективную вентиляционную систему. Ее наличие (например, зарешеченные отверстия в крышке улья и большие летковые отверстия) не только снижает затраты энергии пчел на вентилирование гнезда, но и ускоряет процесс созревания меда за счет улучшения условий для испарения излишней воды.

Семьи, выращивающие маток. Наибольшую потребность в матках пчеловодные хозяйства испытывают весной и в начале лета. Они требуются для замены погибших в течение зимовки и организации новых семей. Весной семьи бывают ослаблены зимовкой и содержат наименьшее количество пчел, которые к тому же еще и сильно изношены. По этим причинам им трудно выращивать большое количество маток и поддерживать для них оптимальный микроклимат особенно в холодную погоду.

Увеличению количества и улучшению качества ранних маток способствует содержание семей, занимающихся их выращиванием, в термостатируемых ульях. Последние помещают в кожух, внутри которого находится нагреватель, включающийся, когда температура вокруг улья опустится до 25°C . Пчелы, содержащиеся в этих кожухах, должны иметь возможность свободного вылета. Нагреватели можно устанавливать в донной части улья, тогда потребность в кожухе отпадает. Необходимо отметить, что применение кожуха желательнее, так как это способствует созданию для семьи более благоприятного микроклимата.

Насколько важен обогрев семей, занимающихся выращиванием маток, показывают данные исследований А. И. Торопцева (1976, 1977). В ульях с автоматическим подогревом при суточных колебаниях внешней температуры от 6 до 16°C температура у маточников в гнездах семей, включающих 15 тыс. пчел, была вблизи леткового отверстия $34,2^{\circ}\text{C}$ ($C_v - 0,9\%$), в центральной зоне — $34,3$ ($C_v - 0,9\%$) и в верхней части — $33,2^{\circ}\text{C}$ ($C_v - 2,1\%$). В таких семьях, но живущих в обычных ульях, температура в указанных зонах составляла соответственно $33,7^{\circ}\text{C}$ ($C_v - 1,2\%$), $33,0$ ($C_v - 4,1\%$) и $33,1^{\circ}\text{C}$ ($C_v - 5,9\%$).

Итак, температура у маточников в обычных ульях не только ниже, но сильно колеблется, на что указывают значения коэффициентов вариации.

Различия в температурном режиме на протяжении всего периода постэмбрионального развития маток отразились на таком важном качественном их признаке, как размер. В частности, длина третьего тергита у маток, выращенных в ульях с подогревом, составляла $5,63 \pm 0,01$ мм ($C_v - 1,20\%$), в обычных ульях — $5,54 \pm 0,4$ мм ($C_v - 4,3\%$).

Важный результат получен в процессе определения

продолжительности жизни рабочих пчел. В частности, установлено, что в обычных ульях пчелы изнашивались и погибали быстрее, чем в подогреваемых. Это объясняется большими затратами энергии пчел, живущих в обычных ульях, на поддержание необходимого микроклимата.

Важно отметить, что пчелиные семьи, живущие в подогреваемых ульях в период с относительно низкой температурой или при значительных ее колебаниях, в течение суток воспитывают при прочих равных условиях большее количество маток. Это и высокое их качество при выращивании в подогреваемых ульях, а также меньшая изнашиваемость пчел говорит о целесообразности использования предлагаемого приема при выведении ранних маток.

Нуклеусные ульи. Один из путей улучшения микроклимата нуклеусных ульев связан с совершенствованием их конструкции.

Другой путь оптимизации микроклимата нуклеусных ульев — применение искусственного обогрева. Испытание этого способа на двухместных нуклеусных ульях, каждое матко-место которых вмещает по четыре рамки на $\frac{1}{4}$ часть стандартной, дало положительный результат. В качестве нагревателей были использованы керамические десятиваттные резисторы, смонтированные в донной части улья. Термодатчик, управляющий подключением к ним электропитания, находился в центральной части нуклеусного улья. Реле включения обогревателей срабатывало, когда температура в этой зоне улья опускалась ниже $33-34^{\circ}\text{C}$. Наличие дополнительных отверстий в крыше способствовало усилению воздухообмена внутриульевого пространства с внешней средой (Е. К. Еськов, А. В. Седых, 1972).

Примерно за два летних месяца, в течение которых внешняя температура колебалась от 13 до 28°C в пяти подогреваемых нуклеусных ульях (10 матко-мест), на 42 подсаженных в них матки было получено 24 оплодотворенных. В пяти обычных двухместных нуклеусных ульях с равным количеством пчел за такой же период времени была дана 51 неоплодотворенная матка, из которых оплодотворилось всего 16. К тому же в подогреваемых нуклеусных ульях пчелы вырастили в среднем в 3,5 раза больше расплода, израсходовав в 2,5 раза меньше меда по сравнению с жившими в обычных не-

обогреваемых нуклеусных ульях. Все это подчеркивает высокую эффективность автоматического регулирования микроклимата в нуклеусных ульях.

Подготовка пчел к зиме

Многочисленными исследованиями доказано, что пчелиные семьи перезимовывают тем лучше и быстрее развиваются весной, чем больше пчел выращено в конце лета — начале осени. Однако часто развитие семей прекращается рано в связи с окончанием цветения медоносных растений, и для их стимуляции необходимы специальные меры.

Сильным средством стимуляции осеннего развития пчелиных семей служит кормление их небольшими дозами сахарного сиропа. Это активизирует пчел, они повышают температуру и матки начинают откладывать яйца. При больших дозах сиропа, что широко практикуется в последнее время, им требуется много ячеек сот для его переработки, что ограничивает яйцекладку матки.

Не прибегая к подкормкам, развитие пчелиных семей можно активизировать с помощью низкочастотного электрического поля, действие которого связано в данном случае с повышением внутригнездовой температуры. Значительное наращивание пчел происходит в конце лета — начале осени в результате ежедневных 10-минутных обработок семей электрическим полем частотой 100—800 Гц (в течение 2—3 недель при напряженности 100 В/см). Так, использование этого приема в первой половине сентября на 10 пчелиных семьях привело к получению в конце месяца по 3,2 тыс. ячеек запечатанного расплода. Это более чем в 10 раз превышало его количество в таких же семьях, не подвергавшихся действию электрического поля.

Осеннее наращивание пчел побуждает содержать пчелиные семьи в терморегулируемых ульях, что стимулирует двукратное увеличение количества расплода. Пчелы, выращенные в терморегулируемых ульях, крупнее, чем в семьях, живущих в обычных ульях. Положительной стороной осеннего обогрева улья является также и то, что пчелы в них быстрее перерабатывают сахарную подкормку.

Несмотря на преимущество ульев с искусственным подогревом, они не получили практического применения.

Это связано с необходимостью дополнительных затрат на электрическое оборудование (нагреватели, регуляторы, соединительные провода, трансформаторы и т. д.) и электроэнергию, а также повышение опасности и неудобств при уходе за пчелиными семьями. Электрообогрев может найти применение лишь при павильонной системе содержания пчелиных семей.

Зимовка

Роль тепла. Пчелы в состоянии сами регулировать микроклимат гнезда, затрачивая на это, в зависимости от условий внешней среды, большее или меньшее количество энергии. Во всех случаях эти затраты тем выше, чем значительней температура среды отличается от оптимальной. Это убеждает в необходимости мер, обеспечивающих, по возможности, наиболее благоприятные для пчел условия.

Особенность регулирования микроклимата в пчелином жилище зимой состоит в том, что его температура должна поддерживаться на уровне, при котором пчелы тратят наименьшее количество энергии и находятся в относительно пассивном состоянии. Для семей пчел среднерусской расы, состоящих из 15—20 тыс. рабочих особей, эта температура составляет 5—9°C. Семьям грузинской расы необходима более низкая температура — 4—6°C. Понижение температуры за пределы указанных влечет за собой увеличение энергетических затрат пчел, что является одной из ответных реакций на охлаждение. Более высокая температура способствует повышению их активности, в связи с чем также растет расход энергии.

Главным же источником энергии пчел служит мед, поэтому его потребление при отклонении температуры от оптимальной за пределы указанных диапазонов температур возрастает. Правильность этого вывода, основанного на данных физиологического эксперимента, подтверждена результатами опыта зимовки пчел в специальной терморегулируемой камере. Опыт повторялся в течение четырех лет. Каждый год в камере зимовало по четыре—шесть средних по величине пчелиных семей среднерусской расы. Температуру в камере в начале зимовки поддерживали на уровне 7—9°C, к концу — постепенно понижали до 5°C. Точность ее регуляции составляла $\pm 0,3^\circ\text{C}$. Для обеспечения равномерного распределения температуры во всей камере и интенсифика-

ции удаления из ульев продуктов дылания пчел (водяных паров и углекислоты) в ней работал вентилятор. На ульях не было крыш и утеплительных подушек. Рамки были накрыты чистыми (непрополисованными) холстами из мешковинной ткани, летки — полностью открыты. Все это способствовало усилению аэрации ульев.

Об энергетических затратах зимовавших пчелиных семей судили по количеству потребляемого ими корма. Для этого все ульи были поставлены на весы. Взвешивания ульев проводили в течение зимы через каждые семь дней. В результате этого и общего учета израсходованного за зиму меда установлено, что семьи, содержащиеся в камере, потребляли его ежесуточно 40 ± 3 г (C_v — 63%). Аналогичные семьи, находившиеся в это время в зимовнике, температура в котором колебалась в течение зимы от -6 до $+6^\circ\text{C}$, потребляли ежесуточно 59 ± 6 г (C_v — 54%) корма. Следовательно, пчелы, жившие в камере, значительно экономнее тратили свои энергетические ресурсы.

Очень важным показателем хорошей зимовки пчелиных семей в камерах служит их весеннее развитие. Они, по данным трех учетов запечатанного расплода, проведенных в апреле—мае через каждые 12 дней, вырастили $18,1 \pm 2,3$ тыс. рабочих пчел, а семьи, зимовавшие в зимовнике, — $13,9 \pm 1,6$ тыс. пчел. Различие в пользу зимовавших в камере составляет около 30%. Это большое преимущество для дальнейшего развития и медосбора.

Стабильность терморежима. Отрицательное влияние на исход зимовки пчел оказывают колебания температуры — как понижение, так и повышение. Показательны в этой связи данные К. Альберта (1975) о расходе корма относительно большими семьями (около 25—30 тыс. рабочих особей), которые зимовали под открытым небом в одностенных ульях. В частности, при понижении температуры с $-2,2$ до $-9,4^\circ\text{C}$ количество потребляемого ими корма возросло на 84,4%. Содержание пчелиных семей в течение зимы вне помещений пчеловоды называют зимовкой «на воле».

Повышение температуры ведет к активизации пчел, вызывая изменение температурного режима в гнезде и расширение зоны с высокой температурой. Это часто провоцирует матку откладывать яйца. Появление же расплода, особенно в начале—середине зимовки, крайне нежелательно, так как увеличивается потребление пчелами корма и повышается их возбудимость в связи с

переполнением кишечника непереваримыми остатками. К тому же воспитание расплода вообще, а в таких условиях особенно, сильно изнашивает пчел и возрастает опасность гибели семей.

Утепление улья подушками и утолщение его стен недостаточно для того, чтобы предохранить семью от охлаждения и колебаний внешней температуры. От сильных морозов и оттепелей не защищают даже кожухи, которые в обычном понимании представляют собой сборные щитовые или цельные ящики. Они обеспечивают лишь некоторое сглаживание колебаний внешней температуры.

Если пчеловод не имеет возможности содержать пчелиные семьи в помещении, терморезим которого регулируется в необходимых пределах, то при содержании их на воле необходимо использовать материалы с высокими теплоизоляционными свойствами. Например, пчеловод А. Р. Лейли (1955) проводит успешную зимовку на воле при морозах, достигающих 40°C . Для утепления семей он использует солому, которой обкладывает ульи с наступлением заморозков, а в дальнейшем укрывает их выпавшим снегом. Его толщина достигает над крышей улья 0,5 м. Многие пчеловоды, организующие зимовку пчел на воле в зонах с устойчивым и большим снежным покровом, пользуются для защиты семей только одним снегом. Ульи в большинстве случаев оставляют на местах, где они были осенью. Выпадающий снег постепенно засыпает ульи или его подгребают к ним.

Одна из главных причин успешной зимовки пчел под снегом связана с его низкой теплопроводностью. Действительно, под пятисантиметровым слоем снега колебания внешней температуры в диапазоне 30°C уменьшаются примерно вдвое, более чем в 10 раз — на глубине 25 см и практически нивелируется под 35-сантиметровым слоем; 50-сантиметровый слой снега над крышей улья можно считать оптимальным. Большая толщина снежного покрова нежелательна, так как при этом нарушается газообмен между внутриульевым пространством и внешней средой. Наибольшими теплоизоляционными свойствами обладает только что выпавший, рыхлый снег, поэтому не следует утрамбовывать снег вокруг улья и над ним.

Аэрация пчелиного жилища. Нужна ли зимующим пчелам повышенная концентрация углекислоты? Чтобы разобраться в этом, нами были проведены специальные

исследования, в которых выявляли действие углекислоты на физиологическое состояние зимующих пчел, количество потребляемого ими корма и весеннее развитие пчелиных семей. Результаты исследований подтвердили точку зрения о том, что концентрация углекислоты в улье, являющаяся продуктом их дыхания, влияет на активность физиологических процессов в зимующей пчелиной семье. Это выражается в количестве потребляемого пчелами корма. Между его расходом и содержанием углекислого газа установлена достоверная обратная зависимость (коэффициент корреляции = $-0,56 \pm 0,13$), а с кислородом — положительная корреляционная связь (коэффициент корреляции = $+0,46 \pm 0,15$).

Однако повышенная концентрация углекислоты сдерживает процесс весеннего развития пчелиных семей. Между ее содержанием в улье во второй половине зимовки и количеством расплода, выращенного семьями в течение весеннего периода, обнаружена обратная связь. Коэффициент корреляции между ними равнялся $0,46 \pm 0,16$. Это говорит об отрицательной роли повышенной концентрации углекислоты.

Интересные сведения получены на семьях, содержащихся в терморегулируемой камере. Здесь, как и в зимовнике, обнаружена взаимосвязь между концентрацией углекислоты и весенним развитием пчелиных семей. Коэффициент корреляции составляет $-0,62 \pm 0,19$, т. е., чем выше содержание углекислоты зимой, тем слабее развитие весной.

Влияние углекислоты в период зимовки на весеннее развитие пчелиных семей связано со следующим. Пчелы изнашиваются физиологически тем быстрее, чем выше концентрация углекислого газа. На это указывает наличие обратной зависимости между содержанием азота и жира в теле пчел к окончанию зимовки и концентрацией углекислоты в улье в течение зимы. В частности, коэффициент корреляции между концентрацией углекислоты и азотом равен $-0,58$, а с жиром он составляет $-0,48$. Следовательно, с повышением содержания углекислоты пчелы сильнее расходуют резервные вещества.

Таким образом, экономия зимних кормовых запасов посредством повышения концентрации углекислоты отрицательно влияет на состояние пчел. Они сильнее изнашиваются, что ослабляет весеннее развитие пчелиных семей. В связи с этим повышенная концентрация углекислоты не только не полезна, но даже вредна. Наличие

эффективной системы аэрации улья решает и другую важную задачу регулирования микроклимата — удаление избытка водяных паров.

Заботясь об эффективной системе аэрации, необходимо иметь в виду, что пчелиная семья отрицательно реагирует на сквозняки. Это особенно необходимо учитывать при зимовке на воле. Удаление продуктов дыхания при минимальном охлаждении гнезда обеспечивает проникаемое для воздуха потолочное утепление. Хороший результат дает, например, применение подушек, наполненных сухим мхом, которые кладут на холсты из непрополисованной мешковинной ткани. Под холстом необходимо наличие пространства для пчел, образующих связующую часть клуба. С этой целью достаточно положить под холст поперек рамок несколько деревянных реек высотой 10—15 см. Некоторые пчеловоды используют для этого жгуты из мха.

Для того, чтобы холодный воздух не попадал через щели в улей, его обертывают пленкой, толем и другими воздухо непроницаемыми материалами. При этом необходимо следить, чтобы не оказались закрытыми вентиляционные отверстия в крышке улья. Донную часть улья защищают сухими листьями, соломой, а зимой обсыпают улей снегом.

Летковые отверстия оставляют открытыми. Они необходимы для притока свежего воздуха. Однако попадающий в гнездо холодный воздух возбуждает пчел. В связи с этим необходимы меры по защите леткового отверстия от прямого попадания в них ветра. Они нужны уже с осени после сокращения летковых отверстий. Для ветровой защиты летков можно использовать в этот период широкую доску, приставленную наклонно к передней стенке улья. Зимой эффективным средством защиты служит снег.

Инкубация маточников

Интенсификации матководного производства способствует искусственная инкубация маточников с момента их запечатывания вне семьи. Благодаря этому практически на пять-шесть дней раньше высвобождается семья, занимавшаяся выращиванием маток. Обеспечение оптимального микроклимата в инкубаторе гарантирует высокое качество маток. Важным преимуществом инкубации маточников является также значительное снижение

затрат труда и времени на отбор маток, так как взять их из инкубатора значительно проще, чем из пчелиной семьи. При искусственной инкубации маточников в термостатах исключается возможное их уничтожение при появлении в семье матки, вышедшей из партии выращиваемых или незамеченного пчеловодом, свищевого маточника.

Требования к микроклимату инкубаторов изложены и обоснованы в предыдущей главе. Суть их заключается в следующем. Температура должна поддерживаться на уровне 33—34°C. Маток можно инкубировать при влажности, близкой к насыщению воздуха водяным паром, но в этом случае возникает опасность поражения их плесенью, поэтому верхний предел должен находиться около 80%, нижний — 50%. Поддерживать указанную влажность можно за счет воды, испаряемой из сосудов, помещенных в термостат. Интенсивность испарения регулируется изменением площади открытой части сосуда. Для увлажнения воздуха можно использовать также пропитанные водой пористые материалы, например поролон.

Концентрацию углекислоты желательно поддерживать на уровне, близкой к ее нормальному содержанию в воздухе. Ее верхняя граница не должна превосходить средний уровень содержания углекислого газа в пчелином гнезде семьи, выращивающей маток, что составляет 0,4—0,7%. Поскольку углекислота — тяжелый компонент воздуха, ее эффективнее всего удалять через отверстия в донной части инкубатора, тогда потери тепла через воздухообмен будут минимальны.

Сохранение маток

Традиционный способ сохранения маток заключается в использовании для этой цели нуклеусов. Летом для этого пригодны небольшие нуклеусы, например, применяемые для содержания маток в брачный период. Зимнее их содержание в районах с умеренным и холодным климатом возможно в довольно больших нуклеусах: от одной трети до половины семьи средней величины. Понятно, что такие матки обходятся очень дорого.

Изыскание путей удешевления зимовки маток велось в последние годы в двух направлениях: разрабатывались способы содержания большого их числа в одной пчелиной семье и с небольшими группами пчел вне

семьи. Разработкой методов и техники содержания маток с небольшими группами пчел, отделенных от семьи, занимался с 1956 г. румынский исследователь Н. Фоти. В нашей стране над этим работали А. Л. Хидешели, Г. К. Василиади и Г. Н. Котова.

Сущность способа содержания маток вне пчелиной семьи заключается в следующем (Фоти, 1972). Матку с 40—50 пчелами помещают в специальные клетки размером 70×50×45 мм, которые держат при комнатной температуре. Пчел кормят медом с добавлением фумидила-Б (1 г/кг) для профилактики нозематоза. В течение зимы пчел многократно заменяют: первый раз — через 40—60 дней, затем — каждые три-четыре недели. Необходимость замены пчел (от чего уничтожаются зимующие семьи) является одним из главных недостатков описываемого способа. При этом не все матки в состоянии дожить до весны. По наблюдениям Г. К. Василиади и Г. Н. Котовой (1970), менее двух месяцев живут относительно мелкие матки (около 163 мг). К тому же часть маток погибает при посадке в клетки с пчелами и их замене. Все это сдерживает распространение способа.

Нуждающийся еще в значительной доработке, но более совершенный метод сохранения маток вне пчелиной семьи предложен Х. К. Пулем (1973). Он заключается в том, что пчелы, предназначенные для кормления большого числа маток, содержатся в одной общей клетке размером 50×30×15 см. В ней имеется около 9 тыс. пчел, подкармливаемых 50%-ным раствором сахара. Вместе с этим пчелы получают воду, пыльцу и лечебные препараты (1,1 г на один литр фумидила-В и 1,3 г на литр тетрациклина). Пчелы кормят 50 маток, каждая из которых находится в пластмассовом колпачке, установленном открытой частью на сетчатом потолке клетки. Температура поддерживается на уровне 32°C.

При таком способе значительно упрощается уход за матками, заключающийся в чистке колпачков через три-четыре недели. Большого труда не представляет замена пчел, которых помещают каждый раз в чистые клетки.

СОДЕРЖАНИЕ

I. Методы контроля микроклимата	4
Контроль температуры	4
Измерение влажности	7
Анализ углекислого газа и кислорода	8
II. Температурный режим	10
Температура тела пчел	10
Терморцепция	12
Терморезим, поддерживаемый отделенными от семьи пчелами	13
Терморезим нормально развивающейся семьи	15
Семьи, выращивающие маток	21
Терморезим нуклеусного улья	24
Регуляция пчелами терморезима	26
Термостабильность в пчелином гнезде как показатель холодостойкости семьи	30
Гигрорезим	31
Выделение воды пчелами	31
Гигрорцепторы	31
Гигрорезим нормально развивающейся семьи	32
Семьи, выращивающие маток	34
Нуклеусные ульи	34
Регулирование влажности	35
IV. Содержание кислорода и углекислого газа	37
Дыхание	37
Рецепторы углекислоты	39
Нормально развивающаяся семья	39
Семьи, выращивающие маток	43
Нуклеусные ульи	44
Аэрация пчелами улья	45
V. Влияние микроклимата на развитие и физиологическое состояние членов пчелиной семьи	46
Эмбриональный период	46
Роль среды в постэмбриональный период развития	47
Термофактор в жизни взрослых особей	54
Гидрофактор в жизни взрослых особей	63
Углекислота в жизни взрослых особей	64
VI. Эффективность искусственного регулирования микроклимата улья	67
Весеннее развитие	67
Летний период развития	68
Подготовка пчел к зиме	71
Зимовка	72
Инкубация маточников	76
Сохранение маток	77

Еськов Е. К.

Е87 Микроклимат пчелиного улья и его регулирование. М., Россельхозиздат, 1978.

79 с. с ил.

В книге рассматриваются условия формирования оптимального микроклимата пчелиного улья. Даны рекомендации по искусственному регулированию микроклимата улья.

Рассчитана на специалистов-пчеловодов.

638

Евгений Константинович Еськов

**МИКРОКЛИМАТ
ПЧЕЛИНОГО УЛЬЯ
И ЕГО РЕГУЛИРОВАНИЕ**

Зав. редакцией Н. А. Тараненко
Редактор Э. В. Юркова
Художественный редактор Л. Г. Левина
Обложка художника Д. В. Орлова
Технические редакторы Н. В. Черенкова, Н. Н. Гришуткина
Корректоры А. В. Крымова, В. И. Серегина

Л199687 Дано в производство 6/IX 1977 г. Подписано к печати 9/1 1978 г.
Объем 2,5 физ. печ. л. 4,2 усл. печ. л. 4,28 уч.-изд. л. Бум. № 2
Формат 84×108¹/₃₂ Тираж 140 000 (первый завод 1—60000). Изд. № 2064.
Заказ 168. Цена 15 коп.
Россельхозиздат, г. Москва, Б-139, Орликов пер., За

Калужское производственное объединение «Полиграфист»,
площадь Ленина, 5.



Е. К. ЕСЬКОВ

**МИКРОКЛИМАТ
ПЧЕЛИНОГО
УЛЯ
И ЕГО
РЕГУЛИРОВАНИЕ**

РОССЕЛЬХОЗВЗДАТ

