

РИТМИЧНОСТЬ ТЕРМОРЕГУЛЯТОРНОЙ АКТИВНОСТИ У ПЧЕЛ APIS MELLIFERA

Проводится анализ ритмичности терморегуляторной активности у пчел в разные периоды годового цикла их жизни. Показано, что доминирующую роль в синхронизации циркадных ритмов и консолидации пчел в единую биосистему играет тепловой шум (флуктуации температуры внутри скоплений пчел). Он формируется в процессе взаимодействия между отдельными особями.

Ключевые слова: терморегуляторная активность пчел, биосистема, флуктуации температуры.

Важность исследования периодических компонент в терморегуляторной активности у пчел имеет как теоретическое (моделирование механизмов терморегуляции в связи с адаптацией к умеренному и холодному климату), так и практическое (оптимизация внутригнездового микроклимата, прогнозирование хода зимовки) обоснование. Достоверное выделение периодических регулярных колебаний внутригнездовой температуры может свидетельствовать о наличии устойчивых механизмов ее регуляции в консолидированных скоплениях насекомых (семьи или изолированные группы), которые не имеют какого-либо координирующего центра, выполняющего роль ведущего осциллятора [2, 3]. Такие колебания могут быть обусловлены также внешними факторами, оказывающими на пчел сильное влияние, и связанными с ними причинно-следственными связями.

Эндогенные циркадные ритмы индивидуальных особей, изолированных от семьи, могут существенно отличаться друг от друга. В то же время очевидно, что для функционирования пчелиной семьи в качестве единой биологической системы требуется некий экзогенный фактор, синхронизирующий индивидуальные ритмы. Ими могут быть циклы типа «день - ночь», наличие корма (нектаровыделение) в природе, флуктуации магнитного поля Земли, наличие матки в семье, контакт между пчелами и др. В работе [8] поставлено под сомнение влияние магнитного поля Земли на ритмы активности пчелиных семей. Матка также не может выступать в роли пейсмекера, так как безматочные семьи также хорошо синхронизируют свои ритмы [7]. Видимо, матка оказывает влияние на циркадные ритмы в активный период жизнедеятельности пчел, когда выращивается большое количество расплода и добывается корм.

В настоящей работе предпринята попытка определить значение флуктуаций теплового шума в формировании взаимосвязей между отдельными особями, образующими скопление. Для этого в различные периоды жизнедеятельности пчелиной семьи изучали влияние внешней температуры на внутригнездовую. Эту зависимость проанализировали на основе статистики дробных моментов [6], считая тепловой шум семьи нестационарным. Тепловые процессы в скоплениях пчел контролировали тепловизионным методом [4, 5]. В результате не обнаружено четко выраженной стабильности в распределении тепловых полей, как это принято изображать в виде изотерм. Выявлено, что периоды относительного покоя и активной теплогенерации пчел существенно дестабилизирует температурный режим в различных зонах их локализации.

Недельная динамика изменения температуры в зоне расплода показана на рис. 1. В летний период (рис. 1а) четко прослеживается активизация пчел днем, что выражается в увеличении температуры в гнезде, а ночью она уменьшается. В этом выражается ритмичность периодов активности и пассивности пчел. Максимумы периодов соответствуют наибольшей активности пчел, связанной с доставкой в улей нектара, пыльцы или воды. В ходе зимовки суточная ритмичность может нарушиться в результате резких перепадов внешней температуры, изменений физиологического состояния пчел и др. На рис. 1б представлены данные недельной динамики изменения температуры в семье после постановки пчел в закрытое помещение (омшаник), в котором на постоянном уровне поддерживаются освещенность и температура. По ним трудно выявить наличие циркадных или иных периодических компонент.

Анализ суточной динамики внутригнездовой температуры методом дробных моментов указывает на наличие ее крупномасштабных флуктуаций. По характеру изменения этих флуктуаций можно прогнозировать восстановление прежних и появление новых периодических составляющих (рис. 1в). Семья, помещенная в омшаник, восстановила циркадные ритмы полностью на 10-й день, но произошел фазовый сдвиг пиков активности из-за новых условий содержания. Величина сдвига составила 0,5...1,5 ч и зависела прежде всего от численности пчел в семье.

Временная структура крупномасштабных флуктуаций терморегуляторной активности изменяется в течение суток и в годовом цикле жизни пчелиной семьи. Эти различия четко прослеживаются в весенне-летний и осенне-зимний сезоны, что, вероятно, связано с сезонной изменчивостью локомоторной активности пчел. Она в зонах умеренного и холодного климата достигает максимума в конце весны и сохраняется на высоком уровне до начала осени, а в течение зимовки – приближается к минимуму. Но от весенне-летнего к осенне-зимнему сезонам продолжительность периодов крупномасштабных флуктуаций температуры возрастает в среднем с $2,15 \pm 0,10$ до $2,4 \pm 0,3$ ч. В сходных пределах изменяется их суточная продолжительность. В световое время суток весенне-летнего сезона она составляет $2,3 \pm 0,1$ ч, в темновое – $2,1 \pm 0,1$, а в течение осенне-зимнего – соответственно $2,5 \pm 0,5$ и $2,2 \pm 0,3$ ч (рис. 2).

Периодичность крупномасштабных колебаний температурной активности пчел не имеет выраженной связи с изменениями внешней температуры. Ее стабилизация также не влияет на установившийся ритм внутригнездовых флуктуаций температуры, что установлено на пчелиных семьях, зимовавших под открытым небом. Их вместе с ульями переносили в помещение, температура в котором поддерживалась на уровне $4...4,4$ °С. По результатам шестикратной повторности опыта установлено, что адаптации пчел к новым условиям жизни сопутствовал фазовый сдвиг пика терморегуляторной активности. В начале величина сдвига варьировала в пределах 0,5...1,5 ч, находясь в прямой зависимости от численности пчел в семье. Через сутки, независимо от численности пчел в

семьях, различие между фазами терморегуляции по отношению к исходным уровням уменьшалось до $0,3 \pm 0,2$ ч. Полная нормализация ритмичности температурной активности и ее синхронизация во всех семьях, находившихся в одном помещении на расстоянии 40–50 см друг от друга, происходила через 2–3 суток.

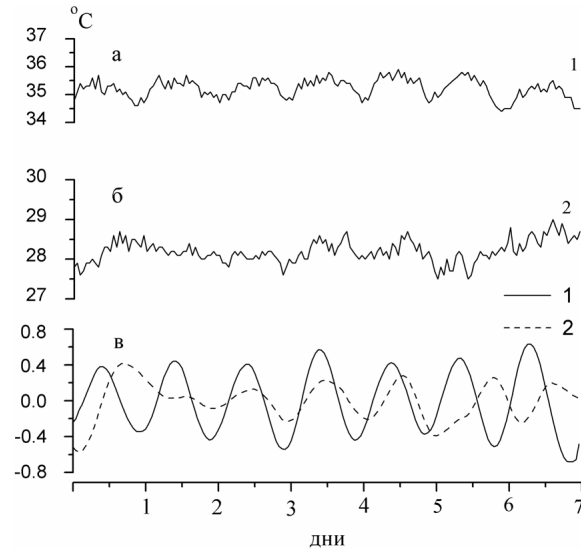


Рисунок 1. Недельная динамика изменения температуры в тепловом центре и периоды активности в разное время жизнедеятельности пчелиной семьи: а – лето; б – зима; в – крупномасштабные флуктуации температуры.

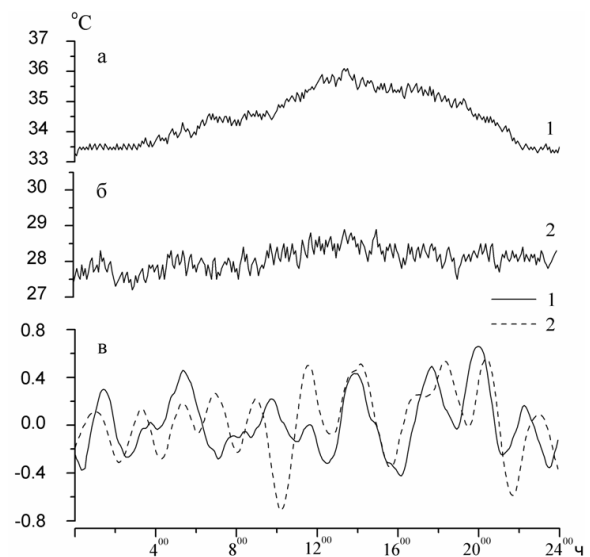


Рисунок 2. Суточная динамика изменения температуры в центре гнезда и периодичность терморегуляторной активности в разные периоды жизнедеятельности пчел: а – лето (июнь – внешняя температура изменялась в пределах 15...24°С); б – зима (декабрь – пределы изменения внешней температуры -13...-4°С); в – крупномасштабные флуктуации температуры.

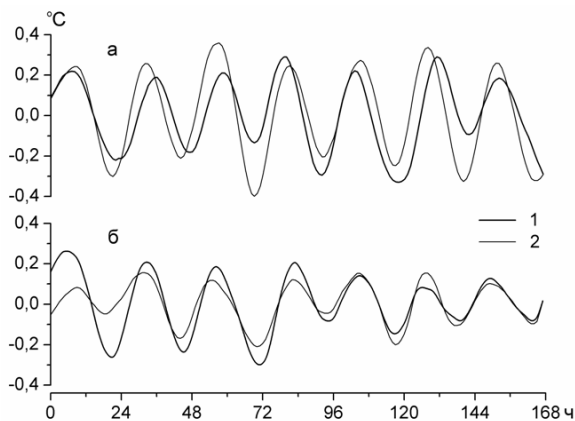


Рисунок 3. Несинхронизированные периоды изменения температуры для двух семей, зимующих в одном улье, разделенном деревянной перегородкой: 1 – в семье около 18 тыс. пчел; 2 – около 10 тыс. пчел. Сдвиг несинхронизированных ритмов составляет 2...3 часа (а). Нижний рисунок (б) демонстрирует синхронизацию температурных флуктуаций после замены сплошной перегородки между двумя семьями на перфорированную с отверстиями диаметром 2,5 мм.

В условиях тепловой изоляции двух семей, отличавшихся по численности пчел, ритмичность крупномасштабных флуктуаций в центрах их скоплений могла не совпадать. В частности, у одной из двух семей продолжительность периодов крупномасштабных флуктуаций температуры равнялась $2,2 \pm 0,4$ ч, у другой – $2,1 \pm 0,1$ ч (рис. 3а). В первой из них находилось 18 тыс. пчел, во второй – 10 тыс. Семьи зимовали в одном улье, разделенном сплошной деревянной перегородкой толщиной 2,0 см. После ее замены на перфорированную перегородку с отверстиями 2,5 мм, исключаящую прямой контакт и обмен кормом между пчела-

ми, температурные флуктуации в семьях синхронизировались через 60-72 ч. При этом ус- танавливался ритм семьи, содержавшей боль- шее количество пчел (рис. 3б).

Время, необходимое для синхронизации ритмов терморегуляторной активности, зави- сит от физиологического состояния пчел. При объединении безматочной семьи, находящейся под открытым небом, с примерно такой же по численности пчел семьей с маткой из омша- ника синхронизация ритмов активности про- исходила через 18-20 ч. За это время в объеди- ненной семье сформировался новый тепловой режим со «средним» ритмом и процесс сдвига фаз закончился на уровне отдельных пчел. До объединения фазовый сдвиг терморегулятор- ной активности между этими семьями состав- лял 2,5 часа.

Таким образом, внешняя температура яв- ляется доминирующим фактором, определя- ющим активность пчел. С увеличением темпера- туры происходит активизация метаболизма у отдельных пчел [1]. Это имеет отношение к ин- тенсивности тепловыделения. Она определяется температурой их тела, зависящей от физио- логического состояния и численности пчел в скоплении. Несмотря на отсутствие в нем еди- ного координирующего центра, биологически целесообразное функционирование каждой пче- лы обуславливается синхронизацией единого для всех ритма активности и связанных с ним тепловых процессов. Их структурированию способствуют флуктуации теплового шума, выступающего в роли пейсмекера ритмов ак- тивности.

Список использованной литературы:

1. Еськов Е.К. Экология медоносной пчелы. – Рязань, Русское слово, 1995. 392 с.
2. Еськов Е.К. Индивидуальные и социальные адаптации медоносной пчелы к зимовке // Успехи совр. биологии. 2003. Т. 123. № 4. С. 383 – 390.
3. Еськов Е.К. Этология медоносной пчелы. М.: Колос, 1992. 336 с.
4. Еськов Е.К., Тобоев В.А. Реагирование зимующей пчелиной семьи на холодное воздействие // Материалы 1-й Междун., 3-й Всероссийск. научно-прак. конф. «Пчеловодство холодного и умеренного климата». Москва. 2006. С.19-24.
5. Тобоев В.А. Современные методы изучения теплового гомеостаза // Пчеловодство. 2006. №10. С. 43-45.
6. Тобоев В.А., Нигматуллин Р.Р. Новый метод статистической обработки временных рядов: исследование коллективного поведения общественных насекомых по их терморегуляторной активности // Нелинейный мир. 2007. Т. 5. №4. С. 183-193.
7. Moritz R.F.A., Sakofski F. The role of the queen in circadian rhythms of honeybees (*Apis mellifera* L.) // Behav. Ecol. Sociobiol. 1991. V. 29. P. 361-365.
8. Neumann M.F. Is there any influence of magnetic or astrophysical fields on circadian rhythm of honeybees? // Behav. Ecol. Sociobiol. 1988. V. 23. P. 389-393.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (№ 07-04-00305)