

Юрген Тауц
Феномен медоносной пчелы. Биология суперорганизма



Текст предоставлен правообладателем
«Феномен медоносной пчелы. Биология суперорганизма»: Азбука-Аттикус, КоЛибри;
Москва; 2018
ISBN 978-5-389-15221-2

Аннотация

Почему ученые называют пчелиную колонию млекопитающим во множестве тел? В чем секрет исключительных успехов и превосходных качеств медоносных пчел – «самых домашних» из всех насекомых? Что обусловило их уникальность и важность для поддержания биологического разнообразия в природе? В переведенной на десять языков книге ведущего немецкого этолога и социобиолога Юргена Тауца раскрываются эти и многие другие тайны жизни как отдельных пчел, так и целого суперорганизма пчелиной колонии, основанного на сложном взаимодействии физических, химических и биологических процессов. Шаг за шагом автор исследует глубины пчелиной природы, а потрясающие фотографии придают изданию особое эстетическое очарование.

«Для современного человека пчелы – не только важнейшие помощники в сельском хозяйстве, но и индикаторы состояния окружающей среды и свидетельство ненарушенной связи между человечеством и природой... Чем глубже мы способны проникнуть в скрытую жизнь медоносных пчел, тем сильнее оказываются наше удивление и наше стремление исследовать этот необычайный мир. Если после прочтения этой книги читатель понаблюдает за пчелой чуть дольше обычного и, возможно, припомнит тот или иной замечательный аспект ее жизни, это означает, что мы достигли многого». (Юрген Тауц, Хельга Р. Хайльманн)

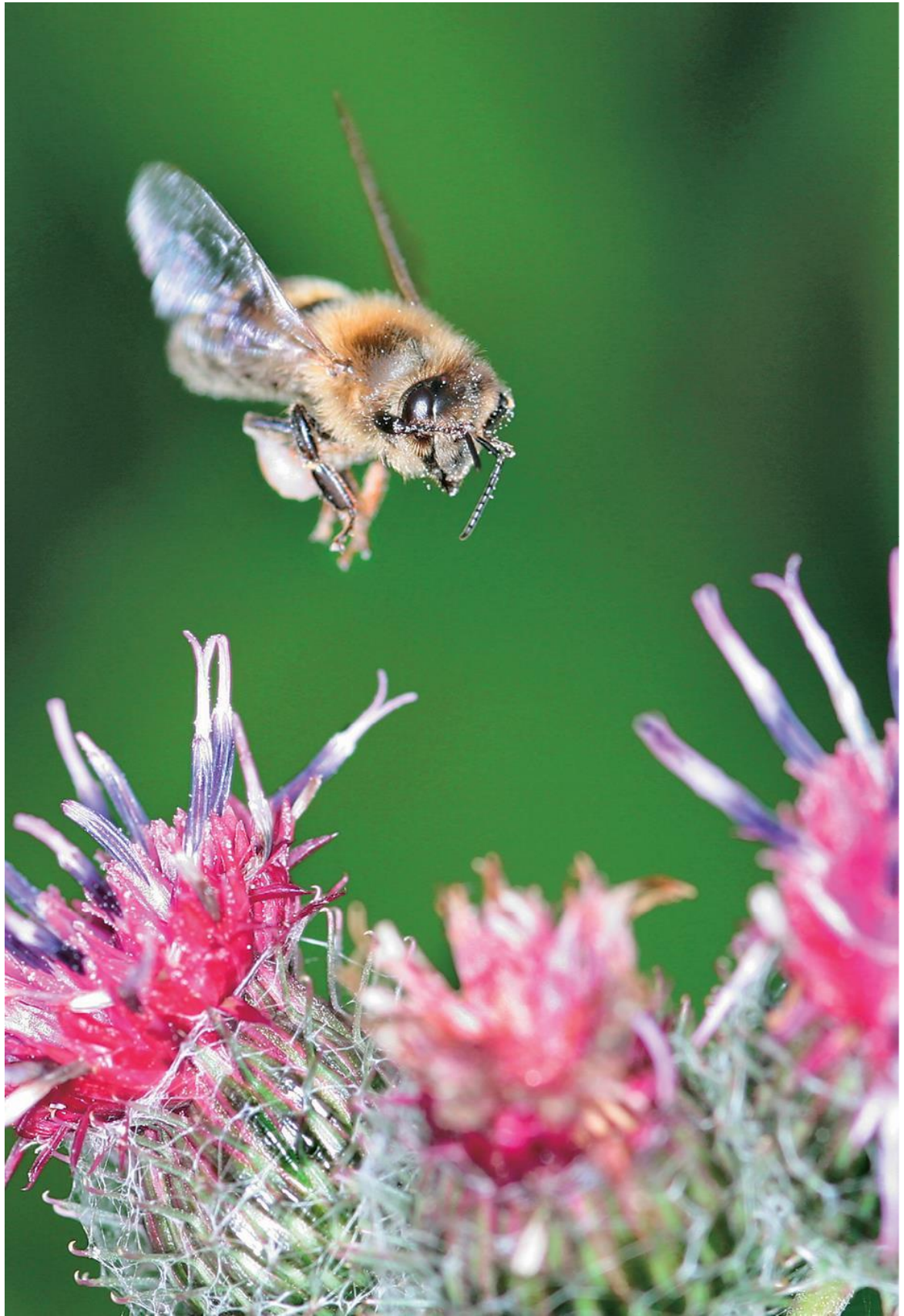
Юрген Тауц Феномен медоносной пчелы. Биология суперорганизма

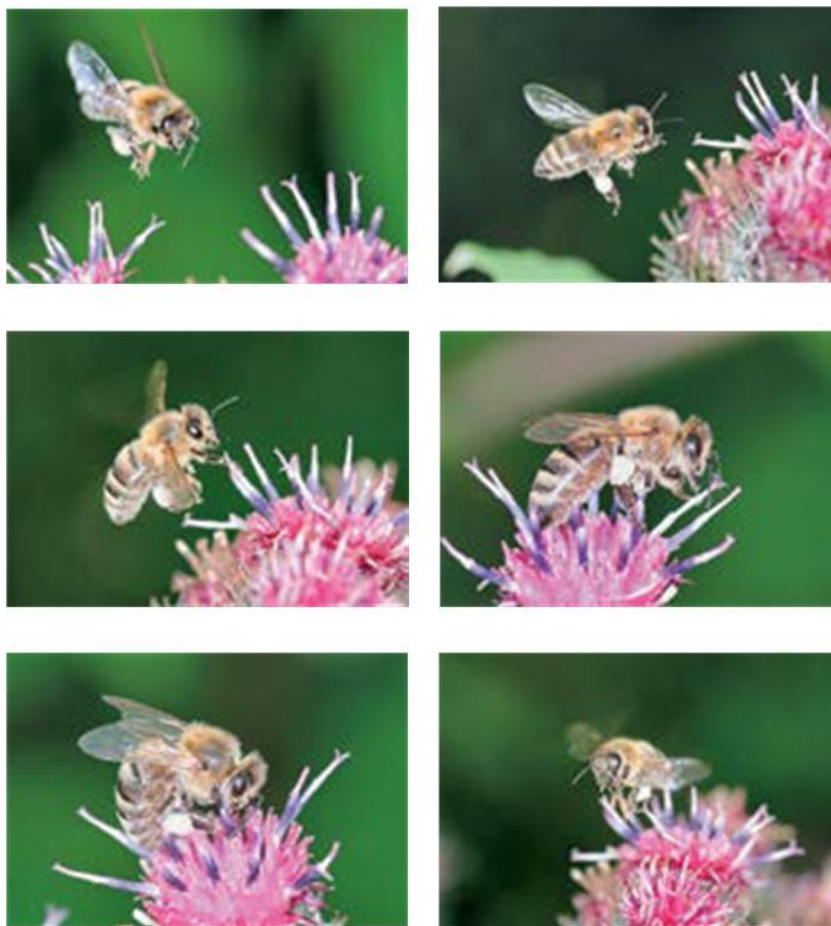
© Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2007

© Волков П.И., перевод на русский язык, 2017

© Издание на русском языке, оформление. ООО «Издательская Группа «Азбука-Аттикус», 2018 КоЛибри®

* * *

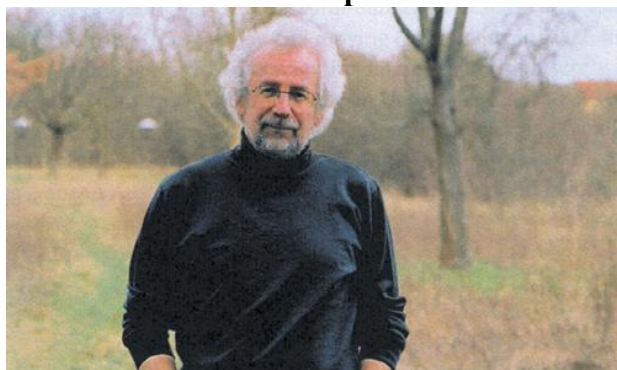




Пчелиная колония – несомненно, самый удивительный способ упорядочения природой вещества и энергии в пространстве и времени.

Посвящается Мартину Линдауэру, наставнику вюрцбургской BEEgroup, великоллепному ученому и прекрасному человеку

Автор



Юрген Тауц – профессор Института поведенческой физиологии и социобиологии Вюрцбургского университета, где он возглавляет группу BEEgroup. У него и его команды есть две основные цели: фундаментальные исследования биологии медоносных пчел и распространение знаний о пчелах среди широкой аудитории. В течение последних 15 лет Юрген Тауц внес свой вклад в значительное число открытий, которые существенно изменили наш взгляд на биологию медоносной пчелы. Работы, опубликованные в передовых научных журналах (Proceedings of the National Academy of the USA (PNAS)), темы номера в

журналах Science и Nature), снискали ему славу пятого по частоте цитирования специалиста в области биологии поведения.

Однако самые высокие почести достались ему благодаря дидактическим способностям. Его университетские лекции, делающие понятными даже самые сложные принципы, студенты помнят еще долго после их прочтения, а публичные лекции, которых он провел очень много, всегда собирали полные залы восторженной аудитории. Его заметки и популярные лекции по биологии организмов дважды высоко оценивала Европейская организация молекулярной биологии (EMBO) – в 2005 и 2007 годах. Его признали одним из лучших популяризаторов науки в Европе.

Талантливый популяризатор и передовой ученый, Юрген Тауц имеет много общего с Карлом Саганом, Ричардом П. Фейнманом, Конрадом Лоренцем, Винсом Детье и другими людьми, которые стали знаменитыми благодаря своей работе по популяризации науки и делали ее доступной для всех.

VEEgroup
Биоцентр Вюрцбургского университета
Am Hubland
97074 Wurzburg
Germany
e-mail: tautz@biozentrum.uni-wuerzburg.de

Фотограф

Хельга Р. Хайльманн – фотограф, работает в основной исследовательской команде VEEgroup в биоцентре Вюрцбургского университета. Она поддерживает связи VEEgroup с общественностью.

VEEgroup
Биоцентр Вюрцбургского университета
Am Hubland
97074 Wurzburg
Germany

Переводчик для английского издания

Дэвид К. Сандеман сделал долгую и успешную карьеру специалиста в области сравнительной нейробиологии, интересовался анатомией и физиологией нервных контролирующих систем, лежащих в основе рефлексорного и компенсаторного поведения у насекомых и ракообразных. Он получил свои первые ученые степени в Натальском университете, Южная Африка, и поступил в докторантуру в Сент-Эндрюсском университете, Шотландия; за этим последовал период постдокторантуры в Калифорнийском университете, Лос-Анджелес. Вернувшись в Шотландию, Дэвид К. Сандеман читал лекции по зоологии в Сент-Эндрюсском университете.

Через четыре года он уехал в Австралию, чтобы вступить в Товарищество исследовательской школы биологических наук в Австралийском национальном университете в Канберре и в 1982 году был назначен на кафедру зоологии в Университете Нового Южного Уэльса в Сиднее.

Результатом его сотрудничества с Юргеном Тауцем в этот период стали некоторые первоначальные данные о вибрации пчелиных сотов, описанные в этой книге. Уволившись из Сиднея и переехав в Германию в 2002 году, Дэвид К. Сандеман продолжил свои научные исследования и в настоящее время является научным сотрудником в колледже Уэллсли, США, где входит в команду, изучающую образование новых нейронов в мозге взрослых

ракообразных. Он проживает в Германии, у него две дочери, одна в Австралии и одна в США, и шестеро внуков.

Neuroscience Program
Колледж Уэллсли
106 Central Street
Wellesley MA 02481
USA
e-mail: dsandema@wellesley.edu



Предисловие к английскому изданию

Эта книга, уже переведенная на десять языков, на первый взгляд может показаться посвященной исключительно медоносным пчелам и их биологии. Однако в ней содержится множество более глубоких посылов, связанных с некоторыми основополагающими и важными принципами современной биологии. Пчелы – это всего лишь актеры, которые уведут нас в царство физиологии, генетики, воспроизводства, биофизики и обучения, и это откроет нам принципы естественного отбора, лежащего в основе эволюции от простых форм жизни к сложным. Книга разрушает умильное представление о пчелах как об антропоморфизованном образе трудолюбивых, самоотверженных индивидуумов и представляет нам реальную действительность колонии как единого и независимого

существа – суперорганизма – со своим собственным, слегка жутковатым эмерджентным¹ групповым интеллектом. Мы с удивлением выяснили, что ни одна отдельно взятая пчела – ни матка, ни трутень, ни бесплодная рабочая особь – не осуществляет надзора или контроля над колонией. Вместо этого, при помощи сети интегрированных контролирующих систем и обратных связей, а также путем взаимодействия между особями, колония приходит к компромиссным решениям снизу вверх посредством своего рода «коллективного разума». И действительно, существуют замечательные параллели между функциональной организацией роящейся колонии медоносных пчел и мозгом позвоночных.

Книга «Феномен медоносной пчелы» адресована многим. Натуралисты получают удовольствие от прекрасных фотографий. Студентам, планирующим изучать биологию, следует читать эту книгу как начальный курс, позволяющий разобраться в принципах, на которых основаны биологические науки, и получить некоторое представление о привлекательности и сложности биологических систем. Пчеловоды найдут здесь научные основы многих особенностей поведения пчел, уже известных им, и некоторые исходные данные, которые могут стать поводом для пересмотра части традиционных приемов пчеловодства. Преподаватели найдут практические наглядные иллюстрации основных биологических принципов и пример интеграции научных дисциплин для понимания биологических систем. Профессиональные биологи получают удовольствие от новых формулировок эволюционных законов, представления пчелиной колонии в виде суперорганизма и последствий отбора родичей и естественного отбора для таких систем. Те, кого пока еще убеждают аргументы креационистов и теория разумного замысла, могут остановиться, чтобы подумать об эмерджентных свойствах самоорганизующихся и адаптивных комплексных систем.

Все мы все сильнее и сильнее ощущаем климатические изменения, которые происходят в нашем мире. Климатические изменения заставляют нас быть в курсе того, какие организмы находятся на грани жизни. Они обладают высокой специализацией к своим нишам, к которым приспособивались, и даже очень небольшие изменения окружающей среды за сравнительно короткий промежуток времени означают конец для этих форм жизни. Оказавшись не в состоянии произвести достаточно поколений, чтобы воспользоваться преимуществами небольших генетических изменений, которые позволяют им вырваться из своей ниши, они вымирают и пополняют длинный список существ, навсегда записанных в «капсуле времени» мира окаменелостей, или в записях, наводящих на горькие раздумья, которые ведет человечество в последнее время. Можно подумать, что организмы, подобные человечеству и медоносным пчелам, способные в определенной степени управлять своим непосредственным окружением, получили бы от этого преимущество. Обладая большими способностями к передвижению, мы можем перемещаться туда, где условия для жизни комфортны, а там, где они не такие, мы строим помещения, где поселяемся и где условия для жизни лучше. Эта мысль обнадеживает, но она, к сожалению, слишком упрощенна и потому может ввести в заблуждение, ведь хитросплетения живой ткани, которая включает нас и от которой мы зависим, представляют собой нечто гораздо большее. Мы все являемся ее частью, и самая большая угроза – это наше собственное поразительное невежество и бесцеремонное обращение с миром природы, к которому мы принадлежим.

Эксплуатация людьми природных систем без детального понимания их самих и их уязвимости нарушила тонкое равновесие, которое складывалось на протяжении тысячелетий. Если оставить природу в покое, со временем устанавливается новое естественное равновесие, но чаще всего оно оказывается уже не в нашу пользу. Медоносные пчелы важны для нас. Без пчел не будет опыления многих культурных растений. Отсутствие опыления означает, что не будет ни плодов, ни семян, – это просто. Если с медоносными пчелами

¹ Эмерджентность (системный эффект) – наличие у системы особых свойств, не присущих отдельным ее компонентам, а также простой сумме этих компонентов без учета связей между ними. – *Здесь и далее, если не указано иное, примеч. перев.*

случится беда, то это будет и наша беда. И уже есть немало поводов утверждать, что медоносные пчелы оказались в беде. Для нас было бы неплохо понимать пчел, а через них получить более широкое представление о величайшей сложности мира природы. Данная книга – хорошая отправная точка для этого.

*Вюрцбург и Лаубах,
январь 2008 г.
Юрген Тауц, Дэвид К. Сандеман*

Предисловие к немецкому изданию

Медоносные пчелы восхищали человечество с начала истории и, вероятно, значительно раньше. Пчел издавна ценили за их мед, а воск был признан природным продуктом особой важности. Упорядоченная общественная жизнь тысяч пчел в колониях и впечатляюще правильная геометрия их сотов возбуждали интерес многих поколений наблюдателей. Для современного человека пчелы – не только важнейшие помощники в сельском хозяйстве, но и индикаторы состояния окружающей среды и свидетельство ненарушенной связи между человечеством и природой.

В течение всего времени и для всех культур, которые их знали, медоносные пчелы – это символы положительных и желательных качеств, таких как гармония, упорный труд и самоотверженность. Современные исследования выявили некоторые особенности природы медоносных пчел, которые могут лишить их этого несколько мифического статуса, но в то же время дают нам глубокое понимание одной из самых удивительных среди известных нам форм жизни.

Цели этой книги – передать обаяние медоносных пчел и в то же время соединить новое понимание с уже существующими знаниями. Нас ждет долгий путь к всеобъемлющему знанию о медоносных пчелах, и немало волнующих открытий еще предстоит сделать. Колонии медоносных пчел обладают множеством общих особенностей с высокоразвитой группой живых организмов (млекопитающими), а с одноклеточными организмами их объединяет понятие бессмертия популяции – вот основная тема книги. Пчелиные колонии объединили стратегии выживания как многоклеточных, так и одноклеточных организмов, и тем самым занимают особое место среди всего живого.

Иллюстрации часто рассказывают больше, чем пространные словесные описания, особенно в науках о жизни. По этой причине мы решили создать книгу с особым акцентом на чередовании текста и рисунков. Мы преднамеренно, за немногими исключениями, избегали ссылок на научную литературу, авторов и исследователей. Вместо этого мы подготовили для интересующихся читателей сопутствующий веб-сайт <http://www.bee-group.de>, содержащий важные дополнения и общие сведения к каждой главе, будь то ссылки на литературу, адреса в интернете, фотографии, видеоклипы, звуковые файлы и тому подобный материал. Мы регулярно обновляем этот веб-сайт, чтобы поддерживать то передовое состояние знаний, которое отражает эта книга.

Для нас медоносная пчела представляет собой феномен в самом буквальном смысле. Исходное греческое слово φαυτόμενο (fenomeno) означает нечто, показывающее себя или появляющееся само, и мы полагаем, что такой термин будет превосходной характеристикой этого так называемого суперорганизма, его природы, демонстрирующей черты феномена. Шаги, которые мы предпринимаем для раскрытия сути этого суперорганизма, так осторожно открывающего свои тайны, очень малы. Но то, что можно узнать при изучении медоносных пчел, настолько полезно, что стоит каждого из предпринятых усилий.

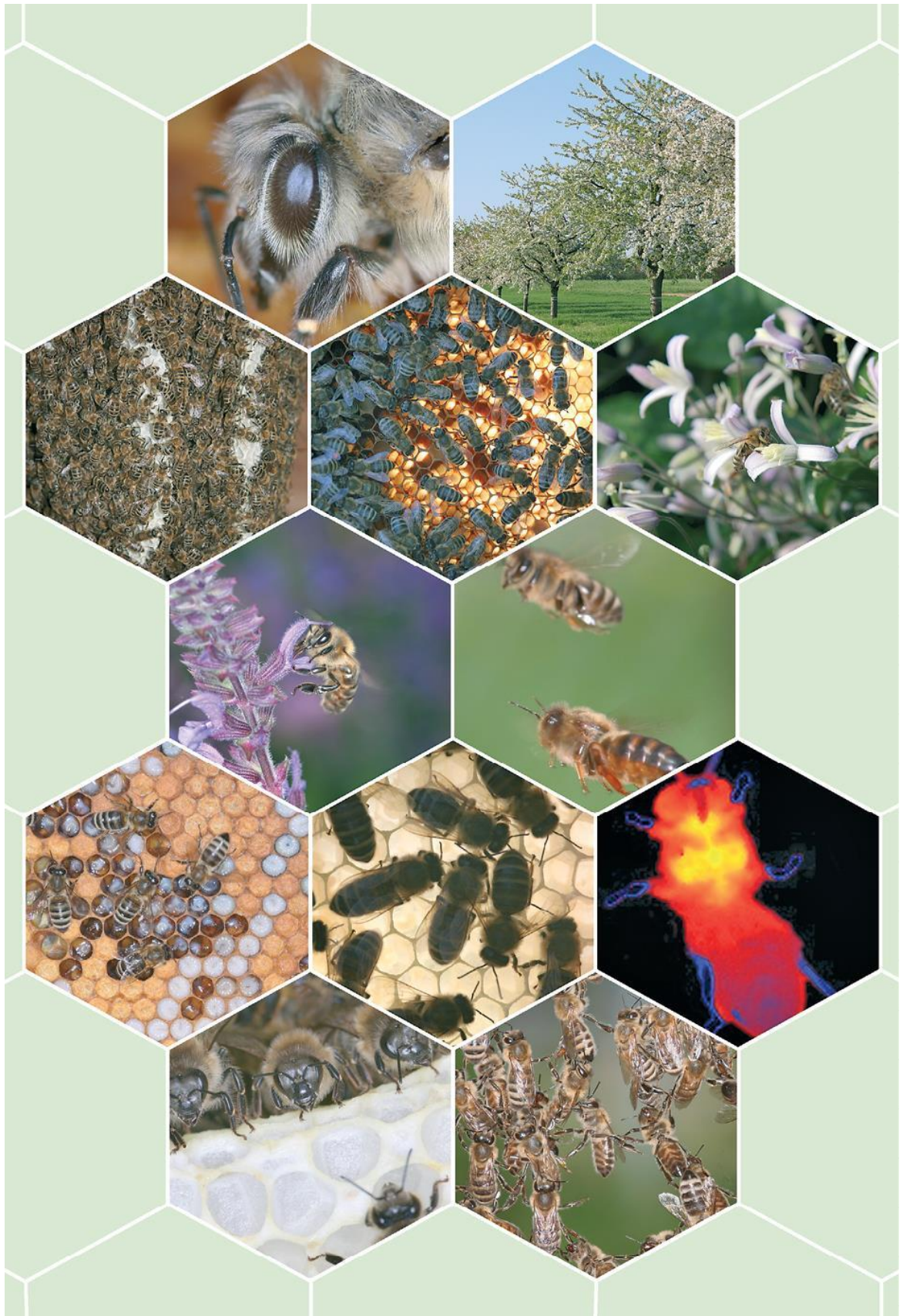
Чем глубже мы способны проникнуть в скрытую жизнь медоносных пчел, тем сильнее оказываются наше удивление и наше стремление исследовать этот необычайный мир. Карл фон Фриш, великий специалист прошлого в области исследования медоносных пчел, оставил подходящий для этого случая комментарий: «Колония медоносных пчел – словно

волшебный колодец: чем больше из него черпаешь, тем полнее он оказывается».

Если после прочтения этой книги читатель понаблюдает за пчелой чуть дольше обычного и, возможно, припомнит тот или иной замечательный аспект ее жизни, это означает, что мы достигли многого.

Мы благодарим членов ВЕЕgroup в Вюрцбурге и команду из издательства Elsevier / Spektrum Akademischer Verlag за их поддержку в подготовке и публикации этой книги.

*Вюрцбург,
ноябрь 2006 г.
Юрген Тауц, Хельга Р. Хайльманн*





Пролог

Пчелиная колония – млекопитающее во множестве тел

Особенности, которые стали причиной господства млекопитающих, можно обнаружить в сходной комбинации в суперорганизме пчелиной колонии.

В соответствии со всеми обычными критериями медоносные пчелы представляют собой насекомых – в этом нет сомнений. И это было так со времени их появления в своем нынешнем виде примерно 30 млн лет назад. Однако в XIX веке, после замечательного сравнения, сделанного пчеловодом и мебельщиком Йоханнесом Мерингом (1815–1878), им был присвоен «статус» позвоночных. Согласно Мерингу, пчелиная колония – это единое «существо», эквивалентное позвоночному животному. Рабочие пчелы представляют собой органы тела, необходимые для поддержания жизни и пищеварения, тогда как матка и трутни – женские и мужские половые органы.

Концепция приравнивания целой колонии пчел к отдельному животному привела к появлению термина *biën*, означающего «интерпретация индивидуума как органа». Пчелиная колония рассматривалась как неделимое целое, как единый интегрированный живой организм. Основываясь на своей работе с муравьями, американский биолог Уильям Мортон Уилер (1865–1937) в 1911 году ввел в обращение для этого особого типа живых форм термин «суперорганизм» (происхождение: *лат.* *super* – над; *греч.* *organon* – инструмент).

Здесь я хотел бы выжать все возможное из пронизательного и фундаментального замечания о концепции пчелиной колонии, сделанного старым пчеловодом, и высказать мысль о том, что колония медоносных пчел эквивалентна не просто позвоночному, но фактически млекопитающему, потому что обладает многими из признаков млекопитающих. Это может показаться довольно надуманным, но лишь в том случае, если уделять основное внимание филогении медоносных пчел, а не контексту тех функциональных эволюционных особенностей, которые сделали господствующей форму, появившуюся позже других в процессе эволюции позвоночных – млекопитающих².



Рис. 1 Каждый год пчелиные колонии выращивают всего лишь нескольких маток. Новые матки развиваются в этих специально построенных ячейках-маточниках в форме наперстка

Используя четкий набор критериев и оригинальных особенностей, можно отделить

² Это не совсем так. На уровне класса млекопитающие появились уже в позднем триасе, тогда как птицы – лишь в юре, то есть они моложе млекопитающих.

млекопитающих от прочих позвоночных и напрямую сравнить с пчелами.

- У млекопитающих очень низкий темп воспроизводства, так же как у медоносных пчел (рис. 1; подробнее см. главы 2, 5).

- Самки млекопитающих производят питание (молоко) для своего потомства в специальных железах; самки медоносных пчел также производят питание (маточное молочко) для потомства в специальных железах (рис. 2; подробнее см. главу 6).

- Матка у млекопитающих предоставляет развивающемуся потомству точно контролируемую и защищающую его среду, независимую от изменчивых факторов внешнего мира; медоносные пчелы обеспечивают развивающийся расплод такой же защитой – «общественной маткой» расплодных сотов в гнезде (рис. 3; подробнее см. главы 7, 8).



Рис. 2 Пчелиные личинки живут в раю. Они плавают на поверхности питательного молочка, выделяемого пчелами-няньками

- Млекопитающие обладают температурой тела около 36 °С; медоносные пчелы поддерживают температуру расплодных сотов, в которых находятся куколки, примерно 35 °С (рис. 4; подробнее см. главу 8).

- Млекопитающие с их крупным мозгом обладают самыми высокими способностями к обучению и познанию среди всех позвоночных; медоносные пчелы обладают высокоразвитой способностью к обучению и познавательными способностями, затмевающими таковые у некоторых позвоночных (рис. 5; подробнее см. главы 4, 8).

Значительный интерес для биологов представляет то обстоятельство, что этот список новых и фундаментальных приобретений, характеризующих млекопитающих, включая нас самих, обнаружен также у колонии медоносных пчел.

Представление о колониях медоносных пчел как о «почетных млекопитающих» – или, лучше сказать, что они выработали те же оригинальные стратегии, что и млекопитающие, – предполагает, что в основе этого явления лежит нечто большее, чем простое поверхностное сходство. И это действительно так.



Рис. 3 Микроклимат расплодного гнезда с точностью контролируется взрослыми пчелами

Чтобы получить больше информации об этом явлении, то есть выйти за рамки простого связывания удивительных аналогий, необходимо задаться вопросом, почему эти признаки являются для них общими. В этом отношении, я полагаю, полезно поискать важные «проблемы», для которых животные «нашли» одинаковые решения.

Изначально мы можем спросить себя: «Мы можем видеть решение, а что же было проблемой? Мы знаем ответ, но каков был вопрос?»

Группа организмов, которая предпринимает эволюционный шаг вперед, может получить преимущество перед конкурентами в зависимости от того, насколько сильное влияние на ее собственное существование оказывает случайная природа окружающей среды. Факторы окружающей среды изменяются непредсказуемым образом. Если они оказывают влияние на широкий спектр признаков в популяции, то эти признаки приобретают «значение», потому что они будут определять репродуктивный успех популяции. Лучше приспособленные организмы процветают, не так хорошо приспособленные – исчезают. Это суть теории Чарльза Дарвина (1809–1882), касающаяся механизма эволюции.

Поэтому, в силу непредсказуемости направления или интенсивности изменений окружающей среды, для организма было бы благоразумным шагом производить как можно больше как можно более разнообразного потомства, чтобы подготовиться к огромному количеству вероятных, но неизвестных сценариев будущего.

Когда с течением эволюционного процесса организмы приспосабливаются к параметрам окружающей среды и даже могут управлять существенным числом их и, таким образом, более или менее освобождают себя от диктата окружающей среды, они могут позволить себе воспользоваться этим и производить *меньше* потомства. В эту особую категорию живых существ входят обе группы – и млекопитающие, и медоносные пчелы.

Независимость от нестабильных источников энергии и меняющегося качества питания за счет самостоятельного производства пищи, безопасность посредством постройки защищенного жилого пространства и независимость от влияния погоды способом контроля климата в месте обитания – явные преимущества по сравнению с организмами, которым такие возможности не доступны.

Все эти качества «как у млекопитающих» гарантируют млекопитающим, а также медоносным пчелам значительную независимость от преобладающих условий окружающей среды. Это достигается благодаря существованию сложной социальной и поведенческой организации, обеспечивающей эффективное применение доступных материалов и энергии (см. главу 10). Как следствие этих условий жизни, контролируемых оптимальным образом, можно выбрать сниженный темп воспроизводства. Организмы с низкими темпами воспроизводства, проявляющие высокую степень конкурентоспособности, достигают

стабильного размера популяции благодаря тому, что оставляют немногочисленное потомство в пределах возможностей, предлагаемых местообитанием. Однако если бы условия окружающей среды изменились, у них было бы очень мало возможностей приспособиться к этой ситуации из-за ограниченного количества потомства, если только они уже не держат под контролем критически важный параметр окружающей среды путем обустройства части своей экологической ниши под себя, чтобы гарантировать собственное выживание в трудные времена.

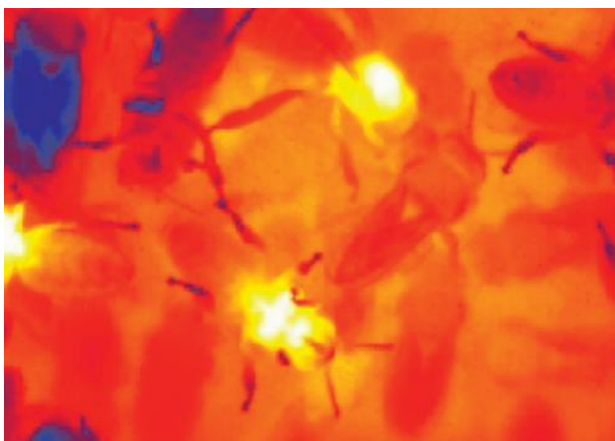


Рис. 4 Пчелы-обогреватели поддерживают у куколок температуру тела, которая в идеальных ситуациях не отличается от таковой у млекопитающих больше чем на 1 °С



Рис. 5 Пчелы быстро узнают, где и в каких цветках есть нектар и как добыть его наиболее эффективно

Словно этого не достаточно, медоносные пчелы идут дальше простого контроля своей окружающей среды: их колонии в оптимальных условиях потенциально бессмертны. Суперорганизм пчелиной колонии нашел способ непрерывно менять свой генофонд, словно «геномный хамелеон» (см. главу 2), чтобы не оказаться в эволюционном тупике.

В целом контроль посредством обратных связей весьма характерен для живых организмов. Каждый организм точно управляет собственной «внутренней окружающей средой». Благодаря этому процессу поток энергии и движение вещества и информации внутри организма отрегулированы до соответствующего уровня. Температура тела – это результат сложения и вычитания энергии, тогда как масса тела – это результат баланса между поступлением и оттоком вещества. В 1939 году в своей книге «Мудрость тела» (The Wisdom of the Body) У.-Б. Кеннон ввел для описания такой регуляции состояния тела термин «гомеостаз». Физиология – это область биологии, занятая исследованием такого рода регулируемых процессов в живых организмах. Применительно к анализу контролируемых условий внутри колонии медоносных пчел как суперорганизма, или «млекопитающего из многих частей», социофизиология интересуется тем, какие регулятивные величины в колонии медоносных пчел настраиваются гомеостатически, каким образом пчелы это делают и какие цели все это преследует (главы 6, 8, 10).

Физиология млекопитающих и социофизиология медоносных пчел получают весьма сходные интерпретации. Сопоставимые жизненные стратегии, независимо появившиеся в процессе эволюции в различных группах живых организмов, описываются как аналогичные или конвергентные. Крылья птицы и насекомого – это пример такой аналогии. «Движение в воздухе» – общая проблема, решением которой становится изобретение крыльев.

Определив общие особенности, которые разделяют друг с другом млекопитающие и медоносные пчелы, мы в итоге задаемся вопросом: «Какова же та общая проблема, которую нужно было решить при помощи этого набора стратегий, возникших конвергентным путем?» Очевидно, что все эти особенности дают млекопитающим и медоносным пчелам определенную степень независимости от окружающей среды, которой вряд ли добились какие-либо другие группы живых организмов. Эта независимость не обязательно распространяется на все время жизни каждой особи; она скорее ограничена особенно уязвимыми стадиями жизненного цикла организма (см. главу 2).

Колонии медоносных пчел используют стратегии, замечательно сходные с таковыми у млекопитающих, и выращивают относительно немногочисленных, но чрезвычайно хорошо подготовленных к жизни и заботливо защищаемых репродуктивных особей, которых выпускают в окружающий мир. С этой целью у медоносных пчел развились определенные способности и формы поведения, которые принадлежат к числу самых удивительных в мире живой природы. Мы лишь начинаем разбираться в этой очень сложной ткани жизни.



**Самое маленькое домашнее животное человека:
иллюстрированный путеводитель**

*Медоносные пчелы – не только интереснейшая модель эволюционного успеха;
деятельность по опылению растений сделала их объектом значительной*

экономической важности для человека.
Медоносные пчелы...



...носят научное название *Apis mellifera*, которое как раз и означает «пчела медоносная»



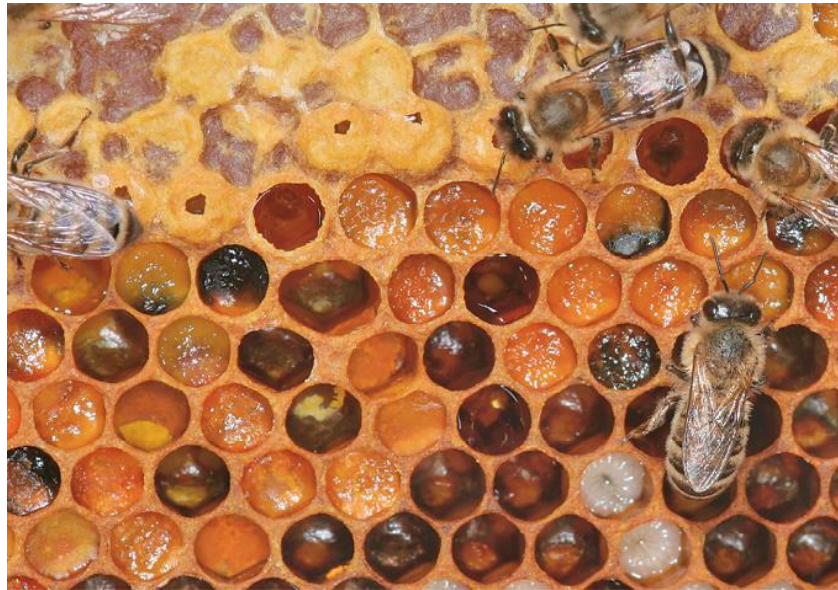
...живут колониями, насчитывающими примерно 50 000 особей летом и около 20 000 зимой



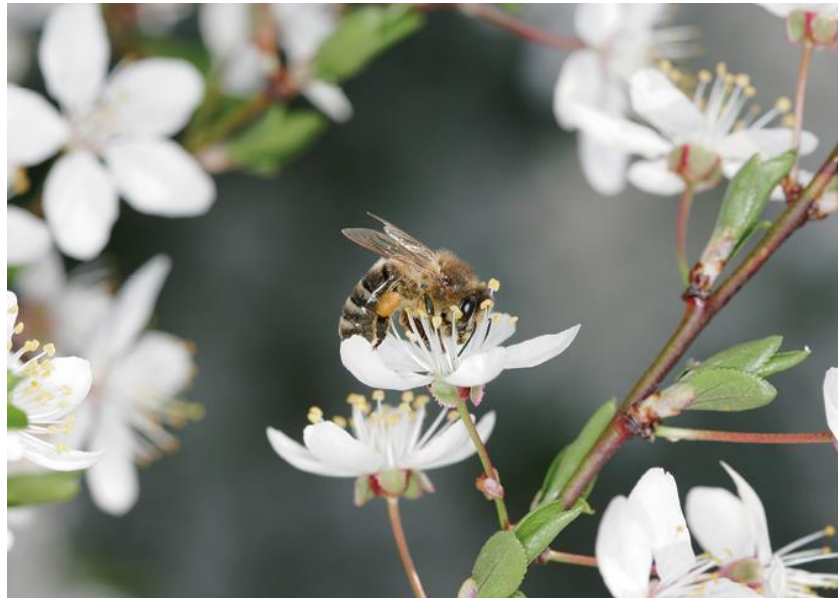
...посещают цветки для сбора нектара и пыльцы. Они делают мед из нектара; пыльца – богатый белком источник питания



...переносят нектар в зобике, особом участке кишечника, а пыльцу – в маленьких «корзинках» на своих задних ногах



...строят соты из воска, который выделяют из особых желез. Они запасают мед и пыльцу в шестигранных ячейках сотов, а также используют эти ячейки как колыбели для потомства



...служат людям главным образом в качестве опылителей культурных растений



...содержатся людьми в искусственных ульях, из которых собирают мед, пыльцу, прополис и маточное молочко



В колонии все рабочие пчелы – это бесплодные самки



Самцы пчел, или трутни, служат только для воспроизводства, то есть для спаривания с самками



В каждой колонии есть только одна матка, легко узнаваемая по более длинному брюшку



Пчелы собирают смолы с почек, плодов, цветков и листьев растений, чтобы делать из них смолу-замазку (прополис), которую они используют в улье. Люди применяют прополис в медицинских целях



Пчелиная матка откладывает в каждую ячейку сотов лишь одно яйцо, но каждое лето их откладывается до 200 000 штук



Пчелиные личинки выводятся из яиц, растут и по достижении достаточно крупного размера окукливаются в ячейках сотов



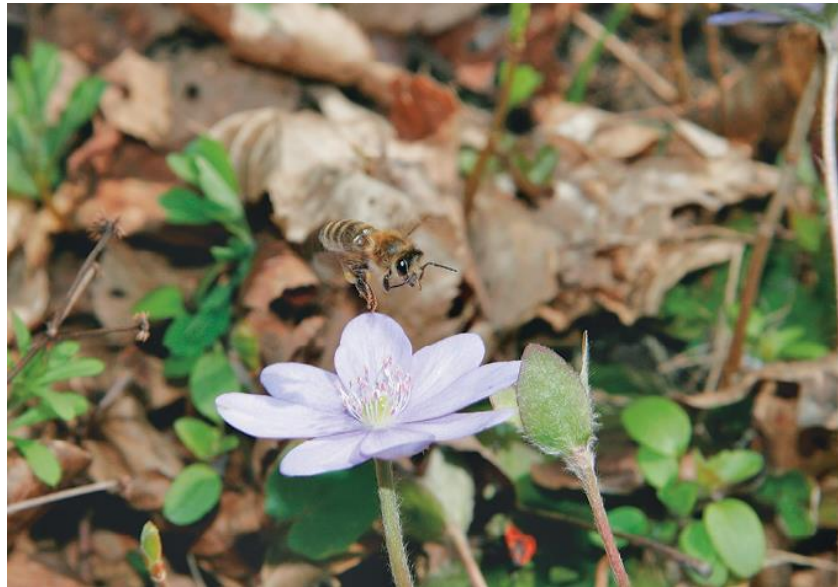
Пчелы-самки развиваются из оплодотворенных яиц, а более крупные трутни – из неоплодотворенных



Рабочие пчелы на протяжении своей жизни сменяют одну за другой многие рабочие специальности, такие как, например, пчелы-чистильщики, пчелы-строители, пчелы-няньки и пчелы-сторожа. В старшем возрасте они покидают гнездо, взяв на себя роль сборщиц корма



Забота о расплоде – задача ульевых пчел



Сбор корма – задача летных пчел



Медоносные пчелы общаются друг с другом посредством различных химических и осязательных сигналов. Язык танца – важная часть их системы общения



Летом пчелы выращивают нескольких молодых маток в специально построенных ячейках и кормят их особым рационом. Молодые матки спариваются лишь один раз в своей жизни во время брачного вылета, но со многими трутнями



Медоносные пчелы кормят свою матку исключительно маточным молочком на протяжении всей ее жизни, и пчелы из ее свиты должны оказывать ей особое внимание и заботу



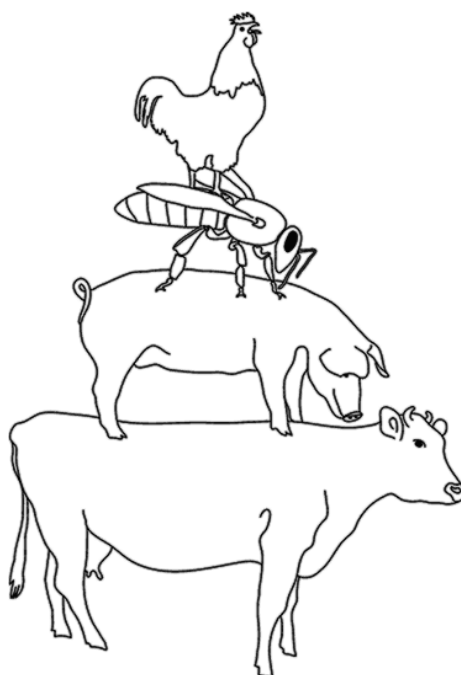
Медоносные пчелы роятся для размножения колоний. Старая матка вылетает из исходного улья вместе со значительной частью рабочих особей



Медоносные пчелы переживают зиму целой колонией. Пчелы собираются вместе плотным зимним клубом и поддерживают теплоту своих тел, вибрируя мускулатурой крыльев. Они используют запасы меда как источник энергии для этой работы



Медоносные пчелы защищаются при помощи жал



Благодаря опылению культурных растений медоносные пчелы – это третий по ценности вид домашних животных в Европе



Медоносная пчела – самый важный агент по поддержанию разнообразия цветковых растений



1. Неизбежная пчела

Медоносные пчелы должны были эволюционировать в соответствующих условиях.
Развитие и распространение жизни на нашей планете протекало в соответствии с неизменными принципами с самого начала ее существования, около 4,5 млрд лет назад.

Подчиняясь целому ряду простых, по сути, правил и легко понятных способов, появился мир живых организмов потрясающего разнообразия и невероятной сложности.

Движущей силой динамики этого взрыва жизни стало «стремление выжить», где «выживание» означает более быстрое, чем у конкурентов, воспроизводство. Воспроизводство с абстрактной точки зрения означает создание копий самого себя. При использовании термина «копия» в действительности подразумевается «клон», поскольку лишь в этом смысле в живом мире наследственный материал может производить истинные копии самого себя. В качестве единственного наследственного материала преобладали нуклеиновые кислоты – макромолекулы, собранные из большого количества звеньев, образующих цепочку. Каждое звено в этой цепочке состоит из четырех различных органических оснований, сахара и фосфорной кислоты. Если какое-то из этих оснований доступно в окружающей среде и находится рядом с уже существующей цепочкой, оно образует связь определенного вида лишь с одним из других типов оснований, известным как его комплемент. Когда все основания в цепочке связаны – каждое со своим определенным комплементом, – в результате образуется точная «негативная» копия оригинала. Этот «негатив», отделенный от исходного шаблона, произведет точную копию исходной цепочки, когда с ним свяжутся комплементарные основания.

Развитие этих типов молекул на Земле и установление их господства над возможными (но неизвестными нам) альтернативами породило интереснейший непрерывный процесс: более 1000 млн лет копии копий создавали непрерывную линию наследственного материала, тянущуюся к организмам, живущим в наши дни.

Несложно представить себе, что молекулы, которые создавали копии самих себя, уже соревновались друг с другом за основные ресурсы для собственной репликации. Сырья не хватало даже в то время, и нехватка стала еще острее, когда потребность в нем возросла. Молекулы, которые привлекли на помощь ферменты, чтобы сделать возможным более быстрое и успешное создание копий, полностью изменили суть соревнования. Однако для того, чтобы создавались новые молекулы, копирование должно быть точным, но не лишенным ошибок. Допустимое количество ошибок в копиях гарантирует вероятность изменчивости. Без этого не может быть ничего нового.

На протяжении тысячелетий ничего не менялось. Мутации, берущие свое начало в ошибках при копировании, – это важный источник для появления новых форм живых существ. Путем непрерывного образования новых «версий», которые либо не приносят пользы и поэтому быстро исчезают, либо выживают, поскольку являются полезными, в нуклеиновых кислотах сформировался богатый спектр изменений. Эти отличные друг от друга цепочки содержат инструкции, которые составляют генетическую информацию, или геном, отличающихся друг от друга организмов и тем самым приводят к появлению огромного разнообразия форм живых существ.

Нельзя не принимать во внимание того, что по прошествии почти невообразимых более чем 4 млрд лет мир кишит молекулами нуклеиновых кислот, цепочки которых состоят из звеньев, складывающихся в весьма различные комбинации. Однако эти цепочки не находятся в свободном состоянии в окружающей среде, а «приобрели» очень изменчивые по форме «упаковки». В чем же состоит смысл этого замкнутого существования нуклеотидов, скрытых глубоко внутри организмов? Это ни в коем случае не скромное отшельничество. Напротив, эти нуклеиновые кислоты непрерывно и решительно занимаются улучшением собственных характеристик по сравнению с характеристиками подобных им нуклеиновых кислот, являющихся прямыми конкурентами. Как же в этом помогает «упаковка»?

Жизнь становится сложной

Если мы ищем особенности, которые возникли в ходе эволюции на пути от исходного простого самовоспроизводящегося наследственного материала (нуклеиновых кислот) к существующим в наше время формам, то очевидно следующее:

- с течением времени появляются все более сложные структуры;
- структуры достигают большего, будучи единым целым по сравнению с отдельными элементами, из которых они построены;
- структуры могут определять поведение элементов, из которых они сложены.

Сам по себе наследственный материал никоим образом не становится более сложным. Три утверждения, приведенные выше, суммируют очевидную тенденцию в эволюции – развитие «упаковки», или так называемого фенотипа организма, который используется наследственным материалом («геномом») для того, чтобы бросать его в битву с другими организмами и «выживать и воспроизводиться успешнее, чем конкурент».

Первые клетки, представляющие собой раннюю сложную форму организации, сформировались примерно 3500 млн лет назад и включали множество важных функциональных элементов, хотя геном не был заключен в ядре. Это были свободноживущие независимые клетки, бравшие вещество и энергию, необходимые для воспроизводства их генома, из окружающей среды вокруг себя. Свободноживущие одиночные клетки существуют и в наше время, играя важную роль в организации природы. Это бактерии, и, будучи одноклеточными организмами, они остались на данной первичной стадии эволюции и явно способны конкурировать с многоклеточными организмами. В противном случае их бы просто больше не было. Эволюция многоклеточных организмов впервые началась около 600 млн лет назад, примерно на 3000 млн лет позже одноклеточных форм жизни. Во время этого нового большого скачка изначально независимые одноклеточные организмы объединились в многоклеточных существ. Переходя на новый уровень сложности, клетки вначале не отказывались от своей обособленности, а просто жили рядом друг с другом в колониях. Во время этого «случайного события» были «открыты» преимущества двух критически важных свойств: разделения труда и сотрудничества. Таким образом возник «носитель» с особенностями, которые молекулы генома могли успешнее использовать для воспроизводства своего собственного разнообразия. Благодаря скоплению доступных строительных блоков развились сложные структуры. Это бесспорно. Но почему сложные формы тела должны обладать преимуществами? И если это так, то каковы они?

Одно явное преимущество состоит в возможности передавать различные задачи различным отдельным элементам. В таком случае этот вид специализации позволяет разрешать проблемы одновременно, а не последовательно, что наблюдается в случае одноклеточных существ. Возникли узкие специалисты, такие как различные типы клеток у многоклеточных организмов, а также возможность объединения их деятельности, открывающая кардинально новые направления для взаимодействия с окружающей средой. Это явно было очень успешным шагом, потому что в настоящее время облик живой природы определяют многоклеточные организмы.

Вместе с возникновением многоклеточных форм жизни возникла запланированная смерть. Носители, чьи геномы создали в виде многоклеточных организмов, были смертными. Можно подумать, что это было не очень хорошим началом для долгосрочной конкурентной борьбы за выживание. Выход из этой дилеммы состоял в том, чтобы защитить от смерти малую часть клеток тела и использовать их для создания «вечной» линии копий, тем самым выторговав выгоду в эффективности, которую обеспечивает многоклеточная организация, в обмен на ограниченную продолжительность жизни. Поэтому многоклеточные животные делегируют передачу генома специализированным клеткам – мужским и женским половым клеткам. Из них складываются родословные линии, которые связывают поколения во времени, и передача генома стала независимой от смерти его носителей.

Поэтому формирование сложных подсистем из устойчивых элементов привело к появлению многоклеточных организмов и к решению проблемы смертности генома.

Родословная линия половых клеток

Описанные выше эволюционные квантовые скачки объединяются общим фактором – формированием из доступных первичных строительных материалов более новых и сложных структур. Добавились новые уровни сложности, и каждый из них добавил в мир живых существ возможности, которые ранее были недоступны. Следуя логике организации элементов в упорядоченные подструктуры, следующим квантовым скачком стало бы создание еще более сложных систем путем агрегации особей в суперорганизмы (рис. 1.1). Поняв первые шаги этой эволюционной прогрессии на Земле, наблюдатель смог бы предсказать появление суперорганизма. Этот шаг кто-то рано или поздно должен был сделать. Единственным условием была доступность соответствующего сырья. Разовьем эту мысль далее: некоторое время спустя сами суперорганизмы объединятся, чтобы образовать следующий уровень бытия, который господствовал бы над суперорганизмом. Эволюция не зашла настолько далеко – пока не зашла. Сможет ли она сделать такой шаг? Есть признаки, в частности виды муравьев, указывающие на то, что указанные события уже могут быть на подходе.

Суперорганизм

Медоносные пчелы в том виде, в каком они существуют сейчас, имея за плечами около 30 млн лет истории, стали почти неизбежным явлением. Они должны были «случиться» на одной из стадий развития жизни. Особенности их тела могли оказаться иными. Они не были обязаны напоминать наших современных медоносных пчел, но никакой конкурентоспособной альтернативы для базовой организации так называемого суперорганизма колонии медоносных пчел просто нет.

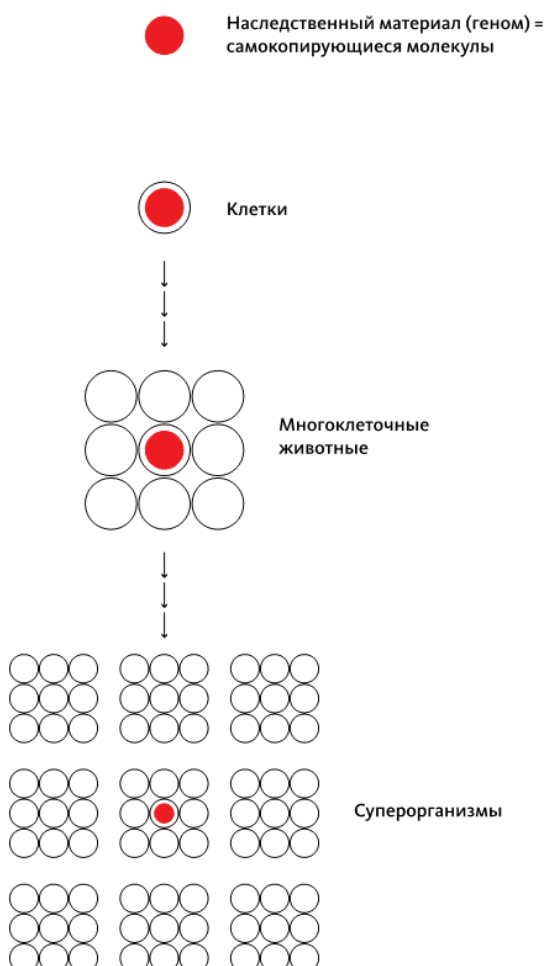


Рис. 1.1 На схеме изображены важнейшие квантовые скачки в эволюции сложности у живых организмов. Непрерывная линия элементов, которые возникают из копий и

продолжают жить как копии (показаны здесь красными кругами), могла существовать без разрывов с начала жизни до настоящего времени. Изначально вечную линию переносили в своих ядрах отдельные клетки, передавая геном от поколения к поколению. Когда эти отдельные клетки собрались вместе в виде организмов, они стали окружать себя все более и более сложными смертными структурами, но линия продолжилась их половыми клетками. Суперорганизмы вроде колоний медоносных пчел возникли из отдельных организмов, у которых лишь способные к размножению матки и трутни были ответственными за продолжение линии половых клеток. У отдельных организмов соматические клетки образуют систему обслуживания; в суперорганизме пчелиной колонии эту роль берут на себя рабочие пчелы. Пустые круги на схеме представляют элементы, которые не способны создавать собственные копии, но развились, чтобы оказывать поддержку тем элементам, которые могут это делать

Медоносные пчелы, однако, могли «случиться» только потому, что они принесли с собой необходимые условия. Предположить появление суперорганизма теоретически – это одно, но найти его фактически – это уже совсем другое. Суперорганизмы, значимость которых достойна внимания, в дикой природе встречаются лишь среди перепончатокрылых (*Hymenoptera*) (если не считать таксономически обособленных от них термитов) – это муравьи, медоносные пчелы, шмели и осы. Ответ на вопрос о том, какие условия необходимы для появления суперорганизма, дан в главе 9.

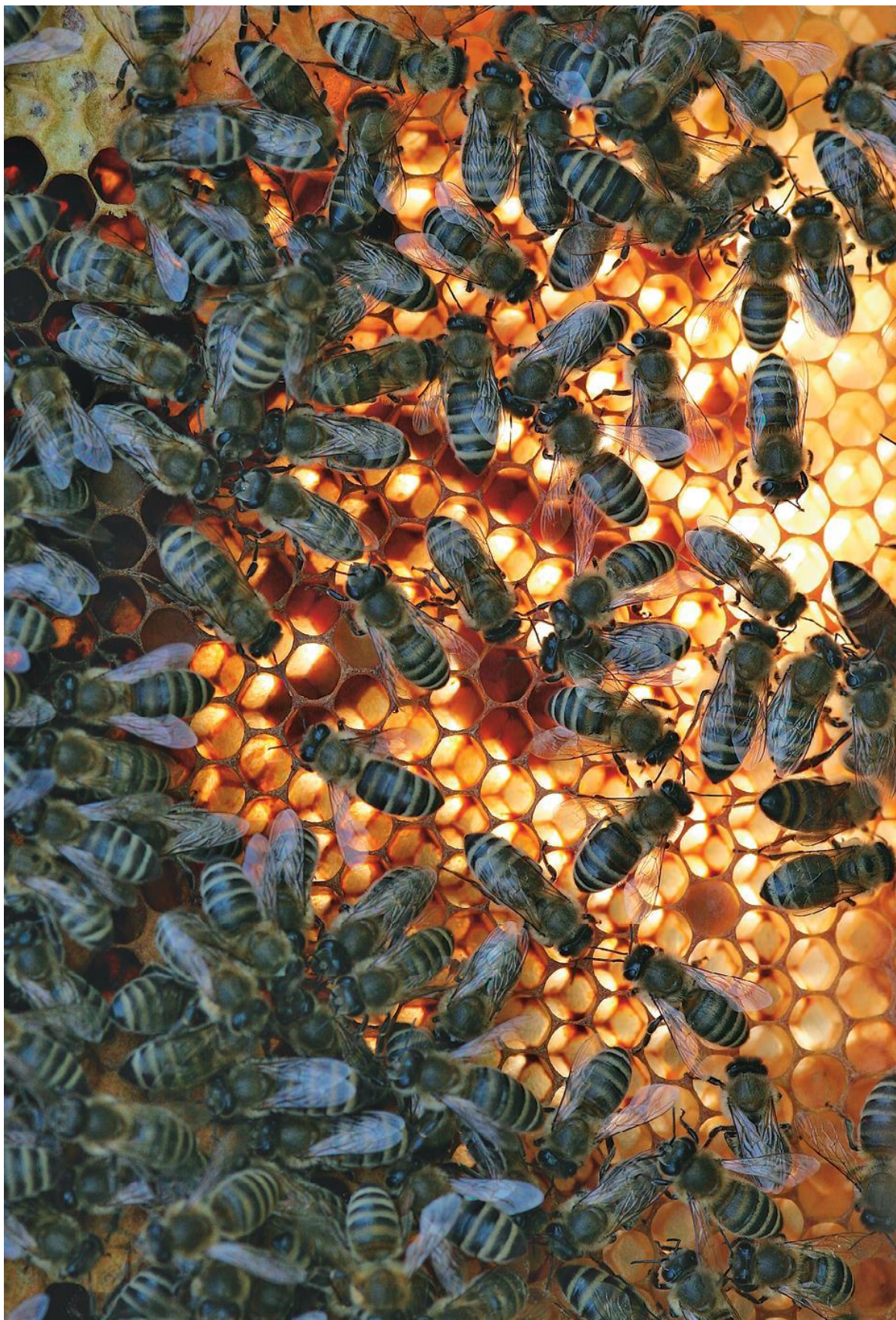
В суперорганизме колонии медоносных пчел мы наблюдаем очень сложную систему, но, подобно более простым системам, она является всего лишь носителем для генома. Даже в этой усовершенствованной упаковке геном «преследует» ту же самую цель, что и молекулы в первичном бульоне, а именно: чтобы его распространение было успешнее, чем у конкурента. Конечно же, в действительности молекулы не «преследуют» цель. Но, если наблюдать течение эволюционного процесса, элементы, которые выживают, ведут себя так, как если бы они активно следовали цели многократного копирования самих себя. Это выражение – описание процесса, но мы упрощаем концепцию, используя антропоморфические термины вроде «молекулы борются за...», или «они хотят...», или «их цель...».

Специализированные индивидуумы в суперорганизмах берут на себя функцию передачи генома, точно так же как половые клетки у многоклеточных организмов. Колонии создаются немногими сексуально активными особями, занятыми прямой передачей генов, и множеством индивидуумов, которые не размножаются, но решают важные задачи по содержанию колонии вроде выращивания и контроля качества сексуально активных особей.

Могут ли более сложные структуры действительно достигать чего-то большего, чем отдельные элементы, из которых они построены, как утверждалось выше? И справедливо ли это также и для медоносных пчел? Сложные структуры, благодаря тому что они составлены из элементарных единиц, включают большее количество компонентов, чем более простые, и, следовательно, имеют больше возможностей для взаимодействия компонентов внутри них. По этой причине сложные структуры в некоторых условиях демонстрируют свойства, которые нельзя объяснить свойствами их отдельных элементов: о том, что целое иногда может быть больше, чем простая сумма его частей, знал и писал еще Аристотель. И действительно, на основе потока информации, связывающего всех индивидуумов, колония медоносных пчел как единое целое способна «принимать решения», которые не смогли бы принять отдельно взятые медоносные пчелы. Выгода, которую колония медоносных пчел приобрела путем сбора воедино и слияния различных способностей индивидуумов, подробно изложена в главе 10.

Действительно ли сложная система способна влиять на собственные компоненты и определять их свойства? Это тоже справедливо для колоний медоносных пчел. Характеристики отдельных медоносных пчел определяются условиями жизни, которыми, в свою очередь, управляют сами медоносные пчелы. Главы 6 и 8 подробно раскрывают эти

возможности, которые являются важной частью биологии медоносных пчел.



2. Бессмертие по наследству

Биология медоносной пчелы строится вокруг использования энергии и вещества из окружающей среды и их организации таким образом, чтобы гарантировать распространение дочерних колоний высочайшего качества. Эта идея – ключ к пониманию удивительных успехов и качеств медоносных пчел.

Воспроизводство и половое размножение – это два различных и, по сути, независимых процесса. Воспроизводство может происходить без полового размножения, а половое размножение – без воспроизводства. Воспроизводство – это точное копирование. Деление клетки – самый простой способ осуществить копирование. Половое размножение, напротив, основано на слиянии половых клеток двух особей разного пола и приводит к увеличению разнообразия в популяции посредством этих комбинаций. Это разнообразие важно, потому что оно предлагает процессу отбора широкий спектр возможностей для выбора и поддержания процесса эволюции. Мутации в геноме обладают тем же эффектом, но они не могут быть индуцированы и возникают и локализуются случайным образом. Половое размножение не зависит от такого случая, и его результатом гарантированно являются новые варианты при каждом событии оплодотворения.

Как правило, более высокоорганизованные животные сочетают воспроизводство с половым размножением, поэтому независимость процессов полового размножения и воспроизводства может показаться неосуществимым явлением. Однако половое размножение без воспроизводства осуществляется одноклеточными формами жизни: два одноклеточных организма сливаются друг с другом, обмениваются генетическим материалом, а затем разделяются. Результат этого слияния – опять же два одноклеточных организма, так что никакого воспроизводства не произошло, но из-за обмена генетическим материалом возникают генетически новые варианты, и, следовательно, разнообразие в популяции возрастает.

Воспроизводство и половое размножение

Из-за своего необычного воспроизводства и полового размножения колонии медоносных пчел и родственных им безжалых пчел из тропиков занимают особое место в животном мире. Обычно при половом размножении животные спариваются друг с другом, а потомство от этого спаривания, получив соответствующую возможность, также размножается и тем самым дает начало следующему поколению.

Однако у медоносных пчел дела обстоят иначе.

Давайте проведем небольшой мысленный эксперимент: если все бесплодные особи в колонии медоносных пчел внезапно станут невидимыми для наблюдателя, то всем, что было бы видно в целом улье, окажется единственная одинокая самка – матка. Один раз в год эта самка выращивала бы от одной до трех дочерей, каждая из которых спустя год стала бы размножаться таким же образом – либо в старом улье, либо в каком-то новом месте. Каждое лето тысячи самцов пчел, или трутней, появлялись бы на свет и покидали улей, чтобы спариться с молодыми матками из соседних ульев (рис. 2.1).

С этой точки зрения половое поведение и размножение медоносных пчел показались бы ничем не примечательным явлением, если бы не (1) удивительно малое число способных к размножению самок, (2) факт, что эти самки живут много лет, при том что самцы присутствуют лишь на коротком отрезке времени, и (3) существование резко выраженного дисбаланса по количеству самок и самцов. Также примечательно, что последовательные поколения репродуктивных самок разделены чередующимися друг с другом короткими и гораздо более продолжительными периодами.

Две или три дочери в течение периода размножения – это на удивление мало по сравнению с другими насекомыми, у которых отдельно взятая самка может произвести на свет до десяти тысяч способных к размножению потомков, делящихся приблизительно поровну на самцов и самок. В процессе размножения самки животных явно ценнее, чем самцы, потому что самцы – это источник дешевых, массово вырабатываемых

сперматозоидов, тогда как самки производят относительно небольшое количество дорогих яйцеклеток. С чисто технической точки зрения весьма небольшого количества самцов в любой популяции было бы достаточно для оплодотворения всех самок.

Это делает ситуацию со столь немногочисленными самками и таким множеством самцов, которую мы наблюдаем у медоносных пчел, еще более удивительной. Обратное состояние было бы легче понять, потому что немногие самцы могут произвести достаточно спермы для оплодотворения всех яйцеклеток. Регулярное чередование коротких и длительных периодов времени между появлениями плодовитых самок, маток, также будет поводом для удивления. Большинство других животных дает столько поколений, сколько позволяют их физиология и окружающая среда за то или иное время. Почему же медоносные пчелы выбрали этот уникальный путь?

Выращивание столь небольшого количества потомков-самок чрезвычайно опасно во многих отношениях. Согласно Чарльзу Дарвину, производство в избыточном количестве многочисленных, отличающихся друг от друга потомков – важное требование для эволюции. В этом отношении медоносные пчелы отличаются умеренностью, из чего следует, что у медоносной пчелы существует лишь ограниченный спектр изменчивости, предоставляющий процессу отбора очень мало возможностей выбора. Кроме того, немногочисленное потомство может быть полностью уничтожено, и его гены исчезнут из генофонда.



Рис. 2.1 Если все бесплодные пчелы в гнезде внезапно станут невидимыми, можно будет увидеть лишь матку и время от времени пару трутней, как на этой фотографии

Однако животные, которые проявляют значительную заботу о своем потомстве и потому обеспечивают ему безопасный старт в жизни, часто приносят малочисленное потомство. В оптимальных случаях родительская забота продолжается до наступления половой зрелости молодняка. Защищенное и охраняемое потомство с большей вероятностью передаст гены популяции следующему поколению, в отличие от тех, кто был оставлен на милость окружающей среды. В этом контексте можно вспомнить о крупных млекопитающих, у которых беременность обычно приводит к рождению всего лишь одного или двух потомков, получающих постоянную заботу на протяжении долгого времени – чем меньше количество молодняка, тем дольше и больше о них заботятся.

Сравнима ли эта ситуация с тем, что мы наблюдаем у медоносных пчел? Все действительно так и есть, и медоносные пчелы демонстрируют впечатляющую систему оптимальной и долговременной заботы о своих молодых самках, способных к размножению.

Но вернемся к нашему эксперименту: если бы мы теперь позволили стать видимыми всем неспособным к размножению медоносным пчелам в колонии, улей внезапно оказался бы населенным многими тысячами бесплодных самок (рис. 2.2).

Дочерние колонии

Многочисленные бесплодные самки медоносных пчел предоставляют матке безопасное окружение и обеспечивают каждую новую молодую матку приданым в виде целой колонии, когда старая матка покидает гнездо вместе с примерно 70 % рабочих пчел. Остающаяся в улье молодая матка – способная к размножению дочь старой, улетевшей матки – получает в подарок не только треть всех рабочих пчел, но еще и соты, полные меда, пыльцы и развивающихся личинок. Лучшего начала жизни пчелиной матки и представить себе нельзя.

Единичная колония медоносных пчел может дать больше одного роя. После отлета первичного роя в гнезде довольно часто остаются пчелы, которых снова делят между собой две молодые матки. Если это происходит, то в данном случае вторичные рои, которые собираются вокруг каждой из маток, не бывают такими же крупными, как первичный. Их способности к выживанию зависят от размера; вероятность выживания очень маленьких вторичных роев весьма невелика.

Выращивание очень малого количества способных к размножению самок у медоносных пчел выражается в разделении улья на немногочисленные дочерние колонии, каждая из которых собирается вокруг своей новой матки.

Размножение путем образования целых дочерних колоний – это весьма экстравагантная стратегия, и среди насекомых ее появление известно лишь для медоносных пчел, безжалых пчел (которые берут на себя роль медоносных пчел в тропиках) и некоторых муравьев, у которых размножение принимает форму разделения гнезда.

Роение происходит с апреля по сентябрь в зависимости от географической широты местности. Новые матки появляются, когда скорость рождения новых особей в улье достигла максимума и достаточное количество расплода сможет возместить утрату взрослых особей в исходной колонии после вылета первичного роя. Приготовления к роению можно распознать за 2–4 недели до этого драматического события по строительству маточных ячеек, которые свисают с нижнего края сотов, словно маленькие открытые наперстки (рис. 2.3).

Эти маленькие чашевидные ячейки могут подолгу присутствовать в колонии, но яйца откладываются в них только в ходе подготовки к роению. В одной колонии было обнаружено целых 25 таких ячеек с потенциальными матками, но большинство из них не выживет. Время роения наступает, когда первая из этих личинок становится достаточно крупной, чтобы рабочие особи запечатали ее ячейку, а она сама перешла в стадию окукливания. Старая матка покидает гнездо за несколько дней до того, как в темноте улья появляется новая матка.

Непосредственно перед вылетом рабочие особи, которые будут сопровождать старую матку, заполняют свои зобики медом из запасов в гнезде (рис. 2.4).

Этой провизии хватит, самое большее, на десять дней – это время, в течение которого крайне важно найти новое место для гнезда и восстановить упорядоченную жизнь колонии.



Рис. 2.2 Плодовитая матка, многочисленные бесплодные рабочие самки и большое количество трутней во время спаривания – это «строительные блоки» суперорганизма пчелиной колонии

Незадолго до вылета из улья роящиеся пчелы взволнованно бегают туда-сюда, издают высокочастотные вибрационные сигналы и тормозят участвующую в роении матку, покусывая и дергая ее ноги и крылья. Целый поток медоносных пчел начинает вытекать из улья (рис. 2.5), наполняя воздух вокруг гнезда своим гулом, и неподалеку собирается большая гроздь (рис. 2.6), которая послужит базой, с которой начнется поиск нового дома. Роевая гроздь содержит хорошую выборку особей, входивших в число жителей исходного улья, хотя самые молодые и самые старые пчелы в нее не попадают.

Если исходный улей с обосновавшейся в нем новой маткой окажется недостаточно сильным, чтобы выдержать дальнейшее разделение после вылета первичного роя, рабочие пчелы улья уничтожают все остающиеся маточные ячейки вместе с личинками внутри них. Как только улей восстановит исходную численность, они вновь начнут выращивать новых личинок в маточных ячейках.

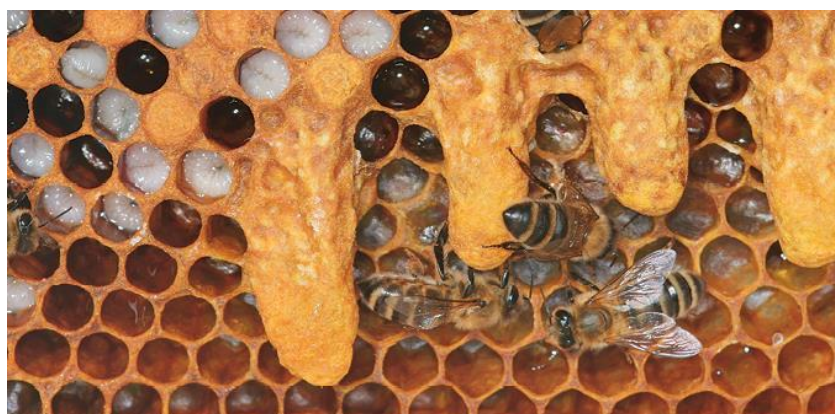


Рис. 2.3 Колония строит новую маточную ячейку в качестве первого шага в

подготовке к роению. Вдоль нижних краев сотов устраивается несколько маточных ячеек

Размножение путем образования немногочисленных, но полных и полностью функциональных дочерних колоний имеет драматические последствия для всей жизни медоносных пчел: этот процесс дарит им потенциальное бессмертие и позволяет отпускать в большой мир целые колонии в качестве своих «бессмертных копий».

Однако получающиеся в итоге дочерние колонии не будут оставаться генетическими копиями друг друга. Каждый новый суперорганизм обладает своей собственной генетической структурой. Все отдельные особи в колонии – это дети одной и той же матери. Только те гены, которые несет мать – в ее яйцах или в сперме самцов в ее железе для хранения спермы, – могут присутствовать в детях, образуя генетический профиль колонии. Даже если новые матки были идентичными близнецами, они не смогли бы дать начало колониям с одной и той же генетической структурой, потому что самоубийственное брачное поведение самцов, при котором самец спаривается лишь один раз и далее умирает (см. главу 5), гарантирует, что потомство двух маток никогда не будет одинаковым.

Конечно же, та часть колонии, что осталась после отлета роя, идентична той, которая улетела, потому что все они происходят от одной и той же матери, ныне улетевшей. Ситуация меняется в тот момент, когда начинает откладывать собственные яйца новая молодая матка. Как только все исходные особи умрут, завершится переход к новой генетической структуре. Поэтому колония медоносных пчел, которая занимала одно и то же гнездо в течение продолжительного периода времени, с каждой новой маткой изменит себя, словно генетический хамелеон. Суперорганизм останется тем же самым, но все же уже другим.

В то же самое время первичный рой старой матки сохраняет свою генетическую структуру до тех пор, пока не наступит время заменить матку.



Рис. 2.4 Перед роением рабочие пчелы наполняют свои зобики медом. Новый дом нужно найти и занять до того, как иссякнут эти запасы

Жизненный цикл суперорганизма

Каждое поколение многоклеточных организмов проходит жизненный цикл, состоящий из четырех стадий: цикл начинается с одноклеточной стадии, обычно с оплодотворенной яйцеклетки. За ней следует вторая стадия – рост и развитие. Третья стадия начинается с момента достижения половой зрелости. Последняя стадия, часто совпадающая с третьей, представляет собой период воспроизводства. Эти четыре стадии составляют отдельное поколение. Время, необходимое для появления последующих поколений внутри вида животных, может меняться, потому что индивидуальные стадии развития зависят от окружающей среды. Времена года и связанные с ними климатические условия, оказывающие прямое и косвенное влияние, являются значительным фактором, определяющим время

поколения.

Индивидуальное время поколения маток медоносной пчелы, начинающееся с эмбрионального развития яйца и продолжающееся до спаривания, составляет, самое большее, один месяц. Но это не означает, что новое поколение пчел-маток появляется через каждые четыре недели, потому что их время поколения усложнено, оно разделяется на чередующиеся стадии разной продолжительности: начальная стадия длиной в один месяц и вторая стадия, длительность которой составляет почти год. Один месяц – это фактическое время поколения от кладки яйца, предназначенного стать новой маткой, до успешного спаривания новой матки. Вторая стадия времени поколения, длящаяся почти год, продолжается до тех пор, пока эта матка не откладывает яйцо, которое станет новой маткой, дающей начало следующему поколению. Таким способом складывается ритм, при котором последовательные поколения маток разделены отрезками различной продолжительности.

Эта чередующаяся последовательность времен поколения – стратегия, возможная только у суперорганизмов: матка непрерывно производит яйца, которые развиваются в самок. Они остаются бесплодными. Способные к размножению самки выращиваются лишь при необходимости в них – для этого рабочие пчелы выкармливают особой пищей личинок, живущих в маточных ячейках. Рабочие пчелы могут вырастить способных к размножению новых особей почти в любое время (за исключением нескольких недель зимой), потому что в улье всегда присутствуют личинки. Обычно новых маток выращивают раз в год, и после быстрого развития от яйца до спаривания они будут откладывать яйца на протяжении всего долгого лета.



Рис. 2.5 Роящиеся пчелы буквально «вытекают» из своего гнезда

Таким образом, рабочие пчелы колонии определяют динамику последовательных поколений, активно управляя их временным ритмом и растягивая физиологически короткое время поколения маток в годичный ритм. Эта манипуляция позволяет медоносным пчелам объединить время поколения способных к размножению животных с ритмом разделения и обособления колоний в ходе роения. Разделение колонии медоносной пчелы на дочерние колонии происходит на уровне целой колонии, и это ведет к образованию иного и более простого жизненного цикла, чем наблюдается у отдельных организмов. Колония минует стадию единственной клетки и не показывает истинной стадии роста. Лишь размер колонии подвергается изменениям, связанным с увеличением или уменьшением численности индивидов по временам года: рост численности весной, снижение (самое сильное) в процессе роения ранним летом и массовая гибель особей зимой. В принципе колония способна делиться почти все время. Однако прежде чем этот шаг может быть предпринят, должны быть сделаны кое-какие приготовления.

Почему многие другие многоклеточные животные не пошли по такому пути? Почему они просто не делятся, подобно тому как это делают одноклеточные организмы?



Рис. 2.6 Рой прививается рядом со старым гнездом и выпускает разведчиков на поиски нового дома

Развитие и дифференциация элементов в многоклеточном организме, начинающиеся со стадии единственной клетки, являются дорогостоящим и сложным процессом. Достижение бессмертия посредством простого разделения поровну их высокоспециализированных индивидуальных клеточных компонентов не тождественно разделению между, по сути, подобными и физически обособленными пчелами в улье. Природа не породила делящихся и бессмертных кошек, чтобы избежать сложного полового размножения, потому что это было бы слишком трудно осуществить чисто технически.

Генетика дает нам объяснение общего предпочтения жизненного цикла из четырех стадий. Как мы уже объяснили, воспроизводство, связанное с половым процессом, увеличивает разнообразие в популяции – это важное условие для эволюции, выявленное Дарвином. Тем не менее половое размножение и специализация к размножению немногих клеток тела у многоклеточных организмов несут тем самым смерть всем другим клеткам тела. Разделение труда между половыми клетками и клетками тела, которое мы видим у многоклеточных организмов, привнесло в стадии жизни закон смерти не из-за случайности или неудачи, а как запрограммированный общий закон (см. рис. 1.1).

На этом сложном эволюционном ландшафте медоносные пчелы нашли идеальный путь для себя. Они получили одно преимущество, не теряя при этом другого, воспроизводя целую колонию путем простого деления (роения) и одновременно выращивая способных к размножению особей, у которых время жизни поколения синхронизировано с циклом этого деления. Благодаря сохранению репродуктивных индивидуумов они гарантировали возможность генетической изменчивости. Поэтому медоносные пчелы, как и все прочие животные и растения, размножающиеся половым путем, пользуются всеми благами, которые дает непрерывная линия половых клеток (см. там же). В отличие от других многоклеточных животных, они заключают эти бессмертные линии половых клеток в такой же бессмертный суперорганизм – в колонию. Стратегия размножения колонии путем деления имеет, как следствие, упрощение жизненного цикла и делает ее принципиально бессмертной.

Таким образом, принцип обретения бессмертия путем разделения надвое обнаруживается у самых простых форм жизни – у одноклеточных организмов, а также у самых сложных – у суперорганизмов.

Смерть и бессмертие

Будучи людьми, мы гордимся древностью основания наших городов, отмеченной историей тысячелетий и 500-летних юбилеев. Конечно же, первоначальных зданий и улиц больше не существует, как и первых горожан, но есть, по крайней мере, поселения и географические местоположения, которые были непрерывно населены как единое целое. Колонии медоносной пчелы – это непрерывное единство в том же самом смысле.

Вечность пчелиной колонии становится возможной путем непрерывной замены ее

членов. Рабочие пчелы заменяются с периодичностью, в зависимости от времени года, от четырех недель до 12 месяцев, а матки – каждые 3–5 лет. Трутни выживают только 2–4 недели, и их жизнь так же коротка, как у многих рабочих особей. В колонии из 50 000 пчел при уровне ежедневной смертности в 500 особей это дает ежедневную замену 1 % всей колонии, кроме матки, на протяжении примерно четырех месяцев. Эта непрерывная замена не меняет генетической идентичности колонии.

Однако генетическая структура колонии полностью меняется, когда ответственной за потомство становится новая матка. Этот шаг – начало ползучей «генетической смерти», которая происходит в колонии в это время. Новые матки несут новую генетическую конституцию в своих яйцах и в сперме трутней, с которыми они спарились, и это же истинно для всего их потомства, которое со временем заселяет колонию и замещает изначально существовавших пчел. Этот переход регулярно происходит, когда выращивается новая молодая матка, а колония делится путем роения. Такие же генетическое обновление и реконструкция наблюдаются в колонии, когда в критической ситуации (вроде случайной гибели матки) колония вынуждена выращивать новых маток из имеющихся личинок (рис. 2.7).

Этот запасной вариант также позволяет колонии заменять ставшую бесполезной старую матку новой, которая во время своего брачного вылета соберет новую сперму и начнет выращивать рабочих пчел. Колония медоносных пчел живет на одном месте, и она ежегодно меняет маток благодаря естественному роению, меняет свой генетический «цвет» каждый год. Потенциальное бессмертие местных колоний стало бы проблемой для колоний, плохо знакомых с местностью. Однако в действительности так не бывает. Болезни, паразиты, разорители гнезд, голод, нехватка воды или реальные катастрофы вроде лесных пожаров оказывают регулирующее воздействие, довольно часто приводя к концу потенциально бесконечное существование и освобождая место для новых поселенцев. Вероятность выживания роев, покидающих колонию, также не слишком высока. Примерно каждый второй рой не может основать новую колонию, особенно в том случае, если он застигнут врасплох непогодой (рис. 2.8), или если речь идет о слабом вторичном рое. Однако те рои, которые переживают первый сезон, имеют хороший шанс на долгое существование.



Рис. 2.7 В ответ на чрезвычайные ситуации в расплодном гнезде поспешно устраиваются дополнительные маточные ячейки

Упорядочение потоков вещества и энергии

Медленный, но непрерывный вылет немногочисленных и функционально зрелых дочерних колоний имеет свою цену для материнской колонии.

Образование дочерних колоний не является каким-то побочным процессом, а вся биология медоносных пчел сосредоточена на использовании вещества и энергии из окружающей среды и манипуляции ими ради образования дочерних колоний самого высокого качества. Это ключ к пониманию природы способностей и особенностей медоносной пчелы.

Медоносные пчелы расстаются с самодостаточностью и защищенностью своих гнезд ради сбора вещества и энергии для поддержания собственной жизни и для подготовки и осуществления разделения колонии каждый год.

Как же медоносные пчелы управляют потоком вещества и энергии в колонии?



Рис. 2.8 Этот рой не нашел вовремя дом, чтобы спастись от бури



Рис. 2.9 Мед – это источник энергии Солнца во тьме улья. Солнечная энергия улавливается растениями и химически преобразуется в сахар нектара. Медоносные пчелы уносят нектар в гнездо и запасают химически связанную солнечную энергию в виде меда

Вся земная жизнь зависит от Солнца. Она наделяет растения способностью улавливать и связывать энергию Солнца и синтезировать органическое вещество. Затем растительное вещество и запасенная в нем энергия, образованные в результате этого процесса, используются животными. Именно этот процесс поддерживает существование пчелиной колонии и формирование дочерних колоний. В этом отношении медоносные пчелы полностью зависят от цветковых растений (рис. 2.9).

Цветковые растения не эксплуатируются пчелами в одностороннем порядке. Цветковые растения и пчелы поддерживают друг друга в выполнении задачи, важнейшей для всех форм жизни, – в размножении. Пчелы, посещающие цветки, переносят пыльцу с одного на другой, и так осуществляют обмен половыми продуктами, необходимый цветкам для того, чтобы

образовать плоды, содержащие семена. Дочерние колонии – это «плоды» пчелиной колонии, образование которых зависит от заготовленного нектара и пыльцы. Если и дальше проводить эту явно сильно упрощенную аналогию с растениями, то репродуктивные особи, находящиеся в дочерних колониях, – это «семена» медоносных пчел (рис. 2.10).

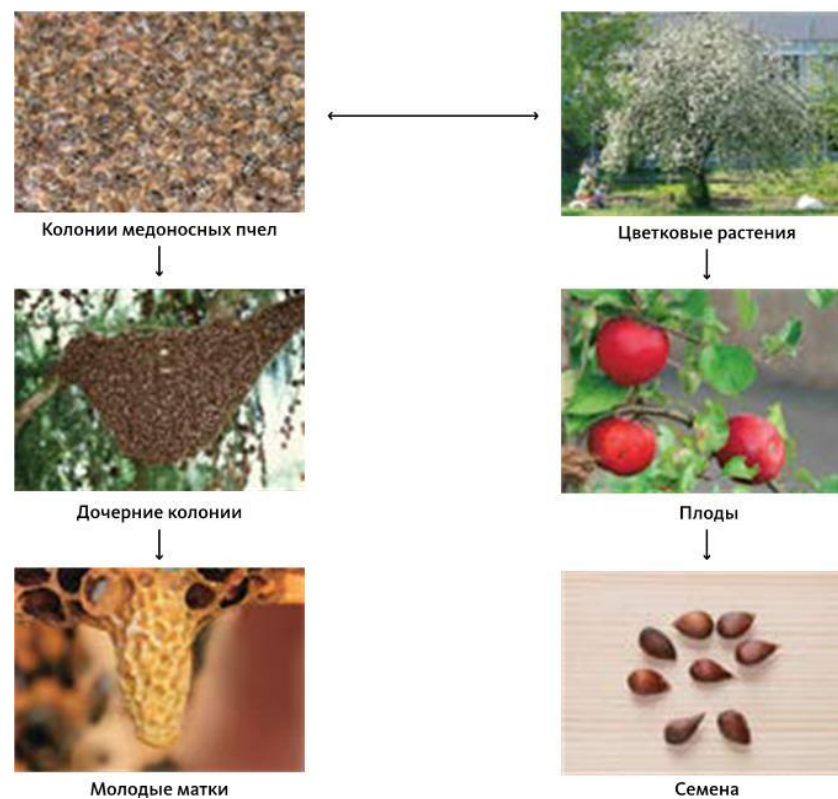


Рис. 2.10 Биология пчелиных колоний и многих цветковых растений очень сильно перекликается. Пчелиные колонии образуют дочерние колонии с молодыми матками, несущими женские половые клетки. Цветковые растения образуют плоды, содержащие семена. Непрерывный поток вещества и энергии от цветков к пчелиной колонии обеспечивает непрерывное замещение членов улья и тем самым существование «вечной колонии», которая порождает бесконечный поток дочерних колоний



3. Медоносные пчелы. Модель успеха

Хотя медоносные пчелы – это сравнительно бедная видами группа животных, они оказывают значительное влияние на свой биотоп.

Видовое разнообразие пчел удивительно невелико. Известно всего лишь девять видов рода *Apis* – это точно не рекорд для насекомых. Вместе со шмелями они объединяются в семейство настоящих пчел (*Apidae*). Восемь родов пчел живут в Азии, и всего лишь один вид, *Apis mellifera*, обитает на двух материках – в Европе и Африке. Там они образовали много рас, которые могут скрещиваться друг с другом. *Apis mellifera* была вторично расселена человеком по всему миру.

Наличие всего лишь одного вида на территории двух материков создает впечатление неудачливой и несущественной второстепенной группы. Однако было бы ошибкой считать медоносных пчел незначительной второстепенной группой из-за их крайне малого видового разнообразия. Нужно просто помнить о том, что столь же бедная видами группа, род *Homo*, сыграла значительную роль в формировании нынешнего облика земного шара. Природа и масштабы роли человека в природе сопоставимы с ролью медоносных пчелы в установлении господства цветковых растений среди растительности земного шара (рис. 3.1).

От разрушения к аккуратному опылению

Цветковые растения существуют уже примерно 130 млн лет. Изначально «postillon d'amour»³ был только ветер, и обмен половыми продуктами был несколько неэффективным – он требовал огромного количества пыльцы, которая отправлялась в сомнительное и в большинстве случаев неудачное путешествие. В безветренных местах такой способ вообще не работал.

Существенный прогресс сопровождал открытие насекомыми пыльцы как источника питания – тогда они просто пожирали пыльники, содержащие пыльцу (рис. 3.2). В результате их кормления с пыльников одного растения на тычинки соседних растений переносилось достаточное количество пыльцы. В наши дни такое несколько бесцеремонное обращение с цветками по-прежнему практикуется жуками-бронзовками.

³ Почталонлюбви (фр.).



Рис. 3.1 Почти немислимое разнообразие цветковых растений резко контрастирует с очень небольшим количеством видов пчел, которые их опыляют

С точки зрения растения более удовлетворительной ситуацией был бы бесперебойный перенос пыльцы с цветка на цветок, но без сопутствующих этому повреждений. В медоносных пчелах цветковые растения нашли партнеров, с которыми они вплотную приблизились к идеальным отношениям после длительного периода совместной эволюции.

Христиан Конрад Шпренгель был первым, кто описал это партнерство в замечательной книге в 1793 году. Он озаглавил свою книгу «Открытая тайна природы в строении и оплодотворении цветков» (*Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen*). Несмотря на то что сейчас мы восхищаемся его гениальной догадкой, самому Шпренгелю его усилия принесли мало пользы. На его мнение профессиональный мир почти не обратил внимания, и ученый даже подвергся нападкам из-за своих «нескромных» сообщений о наличии пола у невинных цветков. Вдохновленный работами Шпренгеля, сам Чарльз Дарвин экспериментировал в 1860 году с цветущими растениями, которые он оборачивал сетками, чтобы исключить доступ насекомых-опылителей. Увидев, что растения не завязали плоды, в отличие от незакрытых контрольных растений, он пришел к

очевидному заключению.

Система опыления, развившаяся у цветковых растений, привела к их зависимости от насекомых, которые выбирают между различными предложениями, словно на рынке, где цветковые растения конкурируют за своих клиентов.

Как поставщики растения различаются по количеству и качеству нектара, который они предлагают своим посетителям. Содержание пыльцы также меняется от цветка к цветку. Даже температура нектара может быть важным критерием качества, который растения используют в своих интересах. По крайней мере, шмели (рис. 3.3) предпочитают цветки с теплым нектаром и в дополнение к химической энергии в форме углеводов получают прямую физическую теплоту. Предполагается, что, получив возможность выбора среди нектара различной температуры, медоносные пчелы не будут вести себя как-то иначе по сравнению со шмелями и предпочтут цветки, которые предлагают теплый нектар.

Многие из «выкриков» этих продавцов на цветочном рынке обращены к визуальному и обонятельному миру медоносных пчел. Потребность предложить пчелам нечто особенно привлекательное возрастает вместе с количеством конкурентов, которые все цветут в одно и то же время там, где пчелы собирают пищу. Что именно является особенно привлекательным для медоносных пчел, определяется их возможностями распознавания отличий и уровнем «интеллектуальных» способностей. В главе 4 мы рассмотрим это подробнее.

С появлением гораздо менее разрушительных насекомых-опылителей растения переместили части своих цветков, несущие половые клетки, в закрытые внутренние пространства, чтобы защитить их и производимые ими вещества от ветра и непогоды, а также от разграбления опылителями, для которых пыльца является просто источником питания. При этом возникли цветы, обладающие необычными особенностями внешнего вида и запаха, которые служат для привлечения желательных клиентов.



Рис. 3.2 Бронзовки в наше время ведут себя по отношению к цветам так же бесцеремонно, как это делали насекомые в начале своего сотрудничества с растениями: они пожирают их. Головная капсула бронзовки образует сопочек, позволяющий собрать пыльники вместе, перед тем как срезать их как можно больше



Рис. 3.3 Термографическое изображение шмеля, собирающего нектар на цветке растения семейства астровых. Шмели, а также, вероятно, медоносные пчелы предпочитают цветки с теплым нектаром

Медоносные пчелы – это самые важные опылители в большинстве регионов мира, где существуют цветковые растения, но ни в коем случае не единственные насекомые, которые играют эту роль. Мухи, бабочки, жуки, а также другие перепончатокрылые, родственные пчелам, вроде одиночных пчел, ос, шмелей и даже муравьев, могут опылять растения. Очень немногие цветки зависят от единственного вида насекомых, хотя никакие другие опылители не эффективны в той же степени, что медоносные пчелы. В целом 80 % цветковых растений по всему миру опыляются насекомыми, и из них примерно 85 % – медоносными пчелами. Целых 90 % цветков плодовых деревьев зависят от медоносных пчел. Список цветковых растений, опыляемых медоносными пчелами, включает около 170 000 видов. Количество цветковых растений, зависящих от медоносных пчел, без которых их жизнь была бы ужасной, оценивается примерно в 40 000 видов. Это море цветов, раскинувшееся по всему миру, опыляется всего лишь девятью видами, а в Европе и Африке – только одним, незаменимым для большинства цветковых растений. Этот резко выраженный дисбаланс по количеству видов между растениями-клиентами и их опылителями весьма примечателен и предполагает, что медоносные пчелы настолько успешны в этой области, что оставляют конкурентам, занимающимся подобной деятельностью, мало места для сосуществования.

Так выглядят глобализация и монополизация в животном мире.

И конечно же, колонии медоносных пчел с их огромным усердием могут преподать хороший урок своим конкурентам. В течение одного рабочего дня единственная колония медоносных пчел может успешно посетить несколько миллионов цветов. Поскольку пчелы сообщают друг другу о вновь обнаруженных местах произрастания цветов, все цветки посещаются очень быстро. Вряд ли хоть один цветок бывает оставлен без внимания. Пчелы также являются неспециализированными насекомыми, умеющими обращаться с цветками почти любого рода, поэтому все цветы имеют примерно равные шансы на посещение пчелами.

Большое количество посещенных цветков, быстрая мобилизация соответствующего количества сборщиц корма и огромные способности к адаптации у отдельно взятых пчел и у всей их колонии к непрерывно меняющейся «ситуации» с цветением в поле делают медоносных пчел идеальными партнерами для цветковых растений. Цветковые растения прилагали все усилия, чтобы сделать себя интересными для медоносных пчел. Растрачивать пыльцу на насекомых-посетителей – в этом для цветков не было ничего нового, но пчелы ведут себя, по крайней мере, бережно: пыльца просто прилипает к густым пучкам

разветвленных волосков, покрывающих их тела (рис. 3.4).

Эти надежные и деликатные переносчики пыльцы позволяют таким цветкам производить значительно меньше пыльцы, чем тем, которые полагаются на опыление ветром, и явно меньше, чем зависящим от жуков, поедающих цветки.

Поскольку цветы сократили производство пыльцы до минимума, в процессе эволюции у пчел развились приспособления, позволяющие успешно собирать и переносить пыльцу, которой явно стало не хватать. Передние, средние и задние пары ног работают совместно, формируя плотные упаковки пыльцы таким способом, которому позавидовал бы любой автоматический комбайн. В завершение этого процесса массивные шарики пыльцы закрепляются на внешних сторонах обеих задних ног; там этот груз окружен щетинками, расположенными вдоль края голени, – так называемой пыльцевой корзиной (рис. 3.5).

Сладкий соблазн

В ходе совместной эволюции с цветками форма тела медоносной пчелы развивалась не только для переноса пыльцы. Цветковые растения могут предложить им нечто гораздо большее: папоротники, которые населяли Землю задолго до цветковых растений, выделяют через ситовидные трубки большие количества сладкого сока в качестве побочного продукта фотосинтеза. У цветковых растений этот процесс сохранился, и они создали из изначально ненужного продукта нектар, вполне пригодный для потребления пчелами (рис. 3.6).



Рис. 3.4 Значительная часть драгоценной пыльцы прилипает к волоскам на теле медоносных пчел



Рис. 3.5 Пыльца стряхивается и плотно упаковывается в пыльцевые корзинки на задних ногах, когда пчела готовится к полету домой. Пчелы могут приносить за один полет до 15 мг пыльцы. Таким образом, за один год пчелиная колония принесет в улей примерно от 20 до 30 кг чистой пыльцы

Чтобы освоить этот привлекательный источник пищи, медоносные пчелы приобрели ротовые органы соответствующей формы и часть кишечника в виде небольшой емкости, в которой у пчелы с весом тела 90 мг может поместиться до 40 мг нектара, то есть почти половина веса тела самой пчелы. Содержимое этой емкости, или зобика, является общей собственностью колонии. Для себя пчелам нужна лишь малая часть собранного ими урожая, которая при необходимости пропускается через маленький клапан, находящийся между зобиком и переваривающей пищу средней кишкой.

Цветы стараются привлечь пчел. Один цветок вишни может произвести больше 30 мг нектара в день, а все дерево вишни – почти два килограмма. Количество нектара, которое принесет домой после каждого вылета одна пчела, занятая сбором пищи, может достигать 40 мг – это примерно равно дневной производительности одного цветка вишни. В цветке яблони находится 2 мг нектара, поэтому нужно опустошить значительно больше цветков яблони, а зобик пчелы-сборщицы вмещает результат примерно 20 дней работы цветка. Однако чтобы заполнить зобик, пчела должна посетить больше чем два цветка вишни или двадцать – яблони. За каждое посещение цветка пчела может взять лишь ту малую часть ежедневно выделяемого нектара, которая стала доступной в данный момент и которая восполнится позже, когда пчела улетит. Расчетное достижение для пчелы – посещение трех тысяч цветов в течение одного дня (рис. 3.7).



Рис. 3.6 Редкая пчела-сборщица, одновременно собирающая пыльцу и нектар, с большой каплей нектара в ротовых органах. Эта капля будет проглочена и унесена в зобике. В улье пчела отрыгнет смешанный с ферментами нектар пчелам-приемщицам, чтобы его сохранили в ячейках сотов

Этот результат не подразумевает трех тысяч вылетов из улья и обратно, потому что за каждый вылет сборщица посещает много цветков. В этом отношении пчелы склонны лениться. Количество цветков, которые посещает пчела-сборщица во время своих относительно немногочисленных ежедневных путешествий, будет больше, если цветы предлагают лишь небольшие количества нектара каждый раз, когда их посещает пчела.

Одиночные цветки не предоставляют в распоряжение пчелы неистощимый источник нектара. Производство нектара – это стратегия привлечения пчел, и ее стоимость для растения выражается в форме сырья и энергии, которые должны быть вложены в этот товар. Оценка соотношения цены и эффективности для цветка показала бы, что эффективность будет выше благодаря постепенному выделению нектара, позволяющему добиться высокой частоты посещений короткими полетами к цветкам, выделяющим небольшие порции нектара: большое количество прилетов и отлетов пчел приводит к успешному опылению с наименьшей возможной ценой, выраженной в нектаре. Однако цветы не могут доводить эту бережливость до крайности, потому что в таком случае клиенты начнут избегать их и обратят внимание на более щедрого цветущего конкурента.

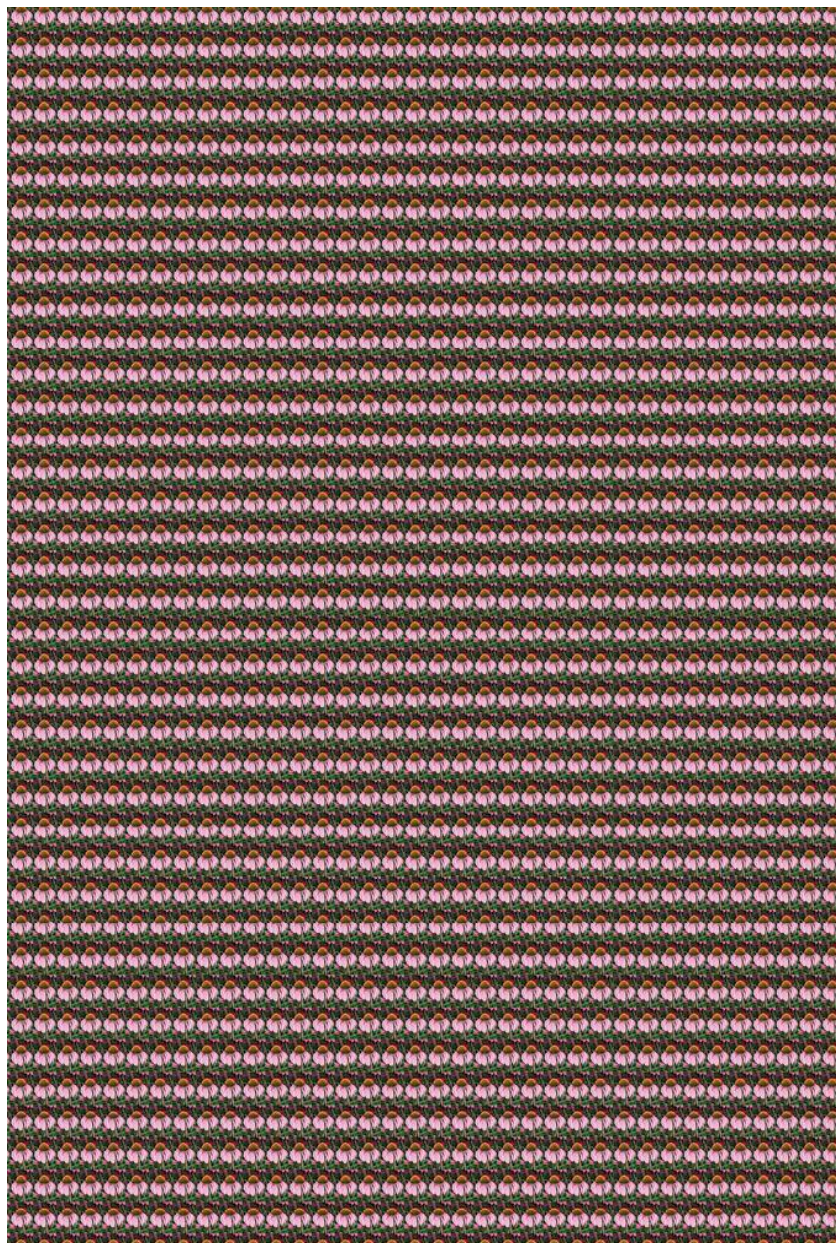


Рис. 3.7 Наглядное представление посещений цветков пчелой за полдня. Одна пчела способна посетить за один день до 3000 цветков, хотя эти многочисленные визиты могут ограничиваться короткими полетами к цветкам, выделяющим небольшие порции нектара

Трудолюбивые пчелы

Медоносные пчелы должны оставлять комфорт и безопасность гнезда в брачный период, но значительно чаще для сбора вещества и энергии. Сборщицы из колонии предпринимают разведывательные вылеты и создают густую сеть, охватывающую окрестности их гнезда. Этой невидимой сетью накрыт каждый доступный цветок.

Для большинства цветковых растений это означает, что им не нужно зависеть от других насекомых-опылителей. Теоретически колония медоносных пчел способна охватить площадь до 400 км² вокруг гнезда, если включить в этот расчет максимальное расстояние, на которое пчела может улететь от улья. Оно составляет примерно 10 км полета по прямой. Пчела, которая до отказа пополнит свой медовый запас энергии в улье, как раз способна пролететь это расстояние. Пчелы предпринимают такие вылеты только при острой потребности в нектаре. При таких дальних вылетах используемая энергия почти равна

приобретенной, и потерь энергии едва удастся избежать. В течение большей части вылетов пчелы-сборщицы удаляются от гнезда на расстояние 2–4 км. Это экономически приемлемое расстояние, пересчитанное на энергию в форме меда, используемого в качестве топлива, и энергию, полученную в форме нектара, принесенного домой.

Сбор корма – это, вероятно, самый трудоемкий период в жизни медоносной пчелы. Возможно, поэтому не вызывает удивления то, что у сборщиц наблюдалось явно выраженное состояние сна, недавно обнаруженное и описанное (рис. 3.8).

Молодые пчелы спят в течение более коротких отрезков времени и не в ритме смены дня и ночи. Сборщицы спят дольше и главным образом ночью. Пчелы спят в улье, но иногда спящих пчел можно также наблюдать вне улья (рис. 3.9). Спящих пчел можно распознать по позе, выражающей отсутствие тонуса мышц, когда антенны свисают вниз, а ноги подогнуты под тело. Ответить на вопрос, почему должны спать именно сборщицы, не сложнее, чем в случаях, когда речь идет о многих других организмах. Настолько явно выраженное состояние сна у сборщиц означает важность сна при тех физических требованиях, которые накладывает их работа за пределами улья.

Цветы не всегда доступны в любое время и в любых местах на территории колонии. В зависимости от географического региона цветки могут появляться сезонно – и в этом случае если они есть, то есть везде, – или же они есть в наличии весь год, но сконцентрированы на определенных территориях.

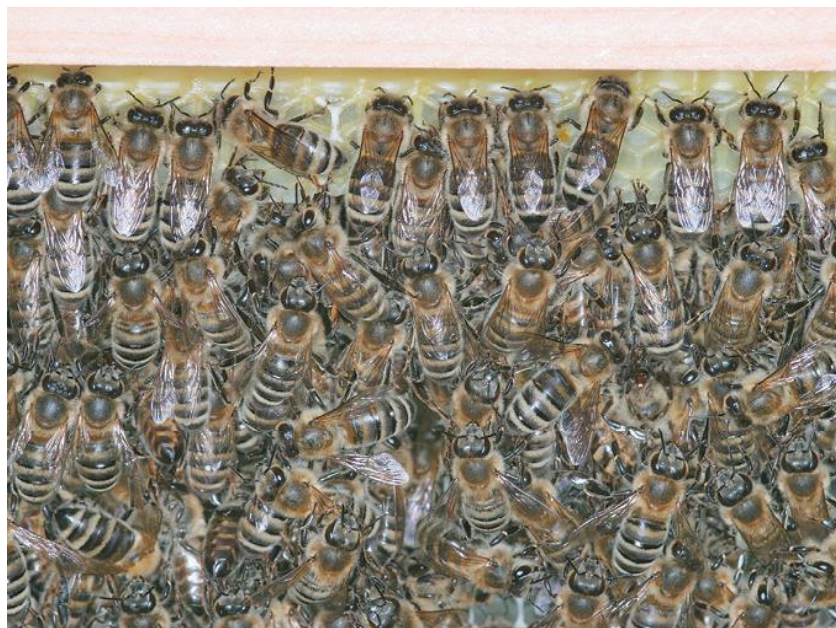


Рис. 3.8 Рабочие пчелы спят главным образом ночью, собравшись группами в тихих местах по краям сотов

Первая ситуация относится к пчелам в умеренных широтах, последняя – в тропиках. Независимо от характера окружающей пчел среды обнаружение и сбор ресурсов ставят перед ними ряд проблем. Ограниченное в пространстве появление цветков, время цветения которых непредсказуемо для пчел, могло бы значительно обострить конкуренцию среди пчелиных колоний в данном месте. Такую ситуацию создают цветущие тропические деревья, которые встречаются среди моря зеленых листьев, в иное время лишенного цветков; пчелы могут найти цветущее дерево на протяжении всего года, но то в одном, то в другом месте. Медоносные пчелы эволюционировали в таких условиях и в своей стратегии по сбору пищи сделали упор на оригинальную систему обмена информацией. Когда пчелы распространились из тропиков в умеренные широты, они пришли на новое место полностью подготовленными. Для успешной эксплуатации цветочных ресурсов пчелиная колония также выработала способность точно распределять по территории необходимое количество

сборщиц, соотносимое с продуктивностью цветков на ней. Привлекательные и обильные источники посещаются часто, а менее продуктивные не игнорируются, но посещаются меньшими рабочими силами. Истощенные источники корма не посещаются совсем.



Рис. 3.9 Иногда можно увидеть пчелу-сборщицу, спящую на цветке в поле

Сколько и где?

Если бы людям нужно было оптимизировать процесс сбора урожая с учетом доступности нектара и пыльцы и распределять доступную рабочую силу соответствующим образом, их стратегия зависела бы от большого объема информации относительно производства этих ресурсов на местности. Кроме того, ситуация непрерывно меняется, поэтому совершенно необходимо было бы ее непрерывное обновление. К этому следует добавить обязательное представление о состоянии домашних хранилищ — ведь когда они полны, нужно собирать значительно меньше пищи.

Количество пчел, задействованных в роли сборщиц, меняется в широких пределах; они делятся на сборщиц пыльцы и нектара в различных соотношениях. На самом деле есть очень мало сборщиц (самое большее 15 %), занимающихся одновременно сбором и нектара и пыльцы (см. рис. 3.6). Большинство занятых работой медоносных пчел собирает либо нектар, либо пыльцу.

Ни одна отдельно взятая пчела в колонии не имеет представления о спросе и предложении и не берет на себя обязанностей по распределению рабочей силы. Однако по наблюдениям и экспериментам известно, что колония медоносных пчел оптимально распределяет силы своих сборщиц в поле. Как же это получается, когда ни одна из особей в колонии не имеет ни малейшего представления о ситуации в целом?



Рис. 3.10 Деятельность пчел по сбору пищи на протяжении всей их жизни можно измерить, прикрепляя к ним микрочип, как только они выведутся из куколок. Таким способом можно обнаружить различия между отдельными особями пчел и изучить факторы, которые влияют на их деятельность, связанную с поиском пищи

Ответ заключается в децентрализованном самоорганизующемся механизме распределения. «Децентрализованный» означает, что отсутствует центральная власть, которая «отдает приказы». «Самоорганизующийся» означает, что характер ввода в действие рабочих сил в целом вытекает из множества мелких контактов между особями. Эти мелкие контакты служат для обмена отдельными элементами информации о миллионах цветков на окружающей местности. Колония медоносных пчел раскидывает свою сеть на многие сотни квадратных километров, плетет частые петли там, где посещение заслуживает внимания, и позволяет петлям быть более редкими там, где мало что можно собрать. Пчелы-разведчики, обычно составляющие 5–20 % от числа вылетающих из колонии пчел, непрерывно ищут новые источники пищи и делятся открытиями с соседями по гнезду.

При более высокой потребности в корме усилия колонии по его сбору не регулируются увеличением интенсивности работы уже задействованных сборщиц. Интенсивность сбора пищи у различных особей пчел также не одинакова. Есть ленивые сборщицы, которые довольствуются в среднем одним-тремя вылетами в день. Есть и настоящие пчелы-трудоголики, которые показывают результат в десять или больше вылетов за пищу в день. Различные персональные особенности внешне одинаковых членов колонии открылись только после долгосрочных наблюдений за их поведением. Прикрепляя крошечный микрочип RFID (радиочастотной идентификации) к верхней части груди каждой пчелы колонии при ее рождении, можно отслеживать поведение каждой особи на протяжении всей ее жизни (рис. 3.10). В таких «прозрачных» колониях можно наблюдать отдельные пчелиные личности во всех их проявлениях (трудолюбивые, ленивые, мирные, агрессивные, теплолюбивые, любящие прохладу и т. д.). Различия между особями, однако, достаточно невелики, поэтому с таких позиций

нельзя объяснить широкий динамический диапазон поведения, демонстрируемого колонией. Уплотнение сети маршрутов сборщиц в поле чаще всего является результатом усиления мобилизации дополнительных сборщиц, которые летят к выгодному источнику ресурсов. Присутствие бездействующих сборщиц и ввод их в работу в соответствии с потребностями — это и есть тот секрет, который позволяет колонии оптимальным образом эксплуатировать источник цветов на своей территории, несмотря на то что в ней нет «управляющего». Благодаря этому несколько сотен активных и успешных сборщиц способны вызвать мобилизацию третьей части всей колонии.



Рис. 3.11 Лишь немногие пчелы специализируются на сборе смолы с растений, а затем переносят этот прополис в улей на своих задних ногах

Совместная эволюция пчел и цветков привела к появлению отношений, отмеченных не взаимной щедростью, а скорее взаимной эксплуатацией. Это запустило спираль положительных обратных связей, давшую начало чудесному партнерству, в котором пчелы и цветы формировали друг друга, образуя столь тесную взаимосвязь, что пчелы оставляют другим насекомым мало возможностей для обслуживания цветов. Одна из очень немногих возможностей, доступных другим конкурентам, связана с температурой, при которой пчелы начинают искать корм. Медоносные пчелы способны летать, когда температура воздуха повышается примерно до 12 °С. Это обстоятельство открывает возможность беспрепятственного доступа к растениям для шмелей, которые способны летать при температуре около 7 °С и конкурируют с ними за одни и те же цветы.

Смола — третий и важный продукт растительного происхождения, который пчелы собирают и превращают в прополис для его использования снаружи и внутри гнезда. Лишь малая часть собранной смолы поступает с цветков, а больше с почек, плодов или листьев (рис. 3.11). Похоже, что у растений отсутствуют какие-либо специфические адаптации для удовлетворения этой потребности, но такой возможности не нужно исключать.

Способность собирать корм у каждой отдельной пчелы, как и у колонии в целом, зависит от ряда переменных факторов. Проще всего будет описать ежегодный объем работ колонии по сбору ресурсов, который в значительной степени зависит от ее размера.

Приблизительное количество нектара, собранного типичной колонией, можно оценить следующим образом:

- отдельная пчела-сборщица переносит в своем зобике от 20 до 40 мг нектара;
- отдельная пчела-сборщица совершает от трех до десяти полетов в день;
- отдельная пчела-сборщица собирает ресурсы в течение 10–20 дней;
- одна колония задействует от 100 000 до 200 000 сборщиц в год.

Из приведенных выше данных мы можем вычислить минимальные и максимальные значения для ожидаемого сбора нектара:

- минимальное значение: $20 \text{ мг} \times \text{три полета в день в течение 10 дней} \times 100\,000 \text{ пчел}$ дали бы 60 кг нектара;
- максимальное значение: $40 \text{ мг} \times \text{десять полетов в день в течение 20 дней} \times 200\,000 \text{ пчел}$ дали бы 1600 кг нектара.

Преобразование одной единицы нектара в мед уменьшает его количество примерно наполовину, поэтому можно ожидать выработки от 30 до 800 кг меда на колонию каждый год.

Минимальное количество, рассчитанное здесь, вероятно, слишком низкое, а максимальное — слишком высокое, но цифры показывают диапазон, в котором должна находиться реальная интенсивность сбора нектара и производства меда. В главе 8 мы вернемся к подсчету количества заготовленных веществ, действительно необходимого для колонии медоносных пчел.

Колония среднего размера собирает около 30 кг пыльцы каждый год — с учетом относительно «невесомой» природы пыльцы это потрясающий результат.

Количество смолы, которую пчелиная колония приносит в улей, находится в пределах нескольких сотен граммов.





4. Что пчелы знают о цветках?

Визуальная и обонятельная картина мира пчел, их способность ориентироваться в пространстве и в значительной степени их общение друг с другом сосредоточены на их отношениях с цветковыми растениями.

Пыльца и нектар — это естественно возобновляемые сырьевые ресурсы для пчел, а также предмет первой необходимости, от которого зависят устройство и функционирование колонии.

Цветы не всегда есть в наличии или неограниченно доступны. Они являются незаменимыми ресурсами, за которые пчелиные колонии конкурируют друг с другом и с остальными насекомыми. Для этого медоносные пчелы выработали некоторые удивительные способности, позволяющие им первыми добираться до цветов и собирать с них урожай.

Знание — сила. Это также справедливо и для медоносных пчел. Но что пчелы должны знать о цветах? И где они получили эту информацию?

Есть три способа получить знание:

- информация унаследована, включена в геном (инстинкт);
- информация получена из опыта (обучение);

- информация получена от других представителей вида, обладающих опытом (обмен информацией).

Органы чувств обеспечивают жизненно важную связь с окружающей средой для обучения и взаимодействия. Органы чувств — это не пассивные окна в мир; совместно с центрами сенсорной интеграции в центральной нервной системе они определяют категории, которые являются биологически важными, но в некоторых обстоятельствах не существуют как физическая реальность. Цвет — это пример способности чувствовать нечто, не существующее объективно. Цвета не существуют вне мира восприятия живых организмов. Электромагнитные волны, к которым принадлежит свет, представляют собой часть непрерывного спектра. Только та часть этого спектра, которая стимулирует чувствительные клетки животного, будет восприниматься как свет. Цвета вводятся в мир восприятия живых организмов различными рецепторными клетками, чувствительными к тем или иным частям спектра световых волн. Категории цвета, которые продолжили свое существование в процессе эволюции, зависят от характеристик сенсорных устройств живых организмов и от того, насколько важными для их выживания и размножения являются эти цвета.

Мир чувств медоносных пчел великолепно приспособлен к сигналам, передаваемым цветами. Цветки выделяются на фоне зеленых листьев леса благодаря своей окраске — и пчелы могут видеть цвета. Цветы пахнут — и пчелы обладают очень сильно развитым обонянием.

Медоносные пчелы наделены врожденной способностью воспринимать цвета. Необученные пчелы, которым предоставлены цвета на выбор, будут лететь к синему и желтому. Синие и желтые оттенки часто встречаются у цветков, а многие другие окраски цветков включают выраженные элементы с длиной волны, соответствующей синему и желтому цветам.

Самой важной для медоносной пчелы является способность присваивать разные значения различным цветам в ходе обучения решению задач. Приобретение этого навыка через опыт играет настолько значимую роль в жизни пчел, что благодаря своей способности учиться они занимают особое место среди насекомых. Обмен информацией — высочайший уровень информационного потока между членами одного вида — также проявляется у медоносных пчел необычайно сильно.

Врожденная способность различать цвета, способность учиться на опыте и обмениваться в дальнейшем этой информацией образуют базовый треугольник пчелиной «мудрости». Наши догадки о том, что пчелы «знают о цветках», особенно подробны.

Чтобы оценить сложные поведенческие качества медоносных пчел, проявляющиеся в поиске и сборе взятка с цветов, полезно разделить их поведение, связанное с посещением цветков, на несколько функциональных шагов.

Вот задачи, которые должны выполнить сборщицы для успешной эксплуатации цветочных ресурсов:

- распознать цветки как таковые;
- выявить отличия между различными видами цветков;
- распознать состояние цветка;

- знать, как успешно обработать цветок при помощи ног и ротовых органов;
- определить географическое местоположение цветка;
- определить ежесуточный интервал времени, в котором разные цветки выделяют больше нектара;
- поделиться информацией с соседями по гнезду, играя роль связного в системе информационного обмена;
- пользуясь системой информационного обмена, самостоятельно получать и расшифровывать информацию о том, где искать цветки.

Мир сделан не только из цветов.

Проблема ли это для пчел?

Пока неясно, как медоносные пчелы определяют, что является цветком, а что нет. То, что они делают это, не испытывая трудностей, очевидно из наблюдений за их посещением цветков в поле. Итак, в чем же кроется проблема?



Мы тоже способны распознавать цветки. Но воспринимают ли пчелы цветы так же, как мы?

В этом месте мы можем стать немного философами. Мы можем ощущать природу мира только на основе того, что мы воспринимаем. Восприятие опосредовано общим знанием, которое в процессе эволюции оказывается существенным для выживания и распространения того или иного вида. Воспринятые нами сигналы проходят через органы чувств и последующую обработку этих сенсорных сигналов в нашем мозге. Этот субъективный опыт не может передаваться от человека к человеку. Мы называем какой-то цвет «фиолетовым», потому что нас этому научили, но у нас нет возможности увидеть этот цвет глазами другого человека и подтвердить, что его впечатление от «фиолетового» идентично нашему. Но можно ли проникнуть в голову пчелы, чтобы разобраться в том, как ощущают мир они?

Некоторое представление об этом можно получить, изучая ощущения пчел и работу их мозга. Совместные анатомические, физиологические и поведенческие исследования пчел обнаружили тесную связь между особенностями цветков и особенностями восприятия у пчел.

Пчелы и цветы неразрывно связаны двумя важными воспринимающими функциями — зрением и обонянием. Наша концепция цветов в целом также определяется цветом и запахом. Но пчелы ощущают цветы совершенно иным образом. Люди, на эстетические чувства которых цветы оказали значительное влияние, являются всего лишь «чувственными паразитами» на тех свойствах, которыми пчелы одарили цветы в ходе их совместной эволюции.

Зрительная система пчел во многих отношениях отличается от нашей. Каждый из их сложных глаз состоит из примерно шести тысяч отдельных глазков (рис. 4.1). Картина окружения складывается из множества довольно крупных обособленных одиночных точек. Наши собственные глаза формируют на сетчатке каждого глаза единственное полное изображение, созданное одной линзой.

Плохая острота зрения пчел означает, что они могут различать мелкие детали объектов и цветки, лишь когда находятся на расстоянии нескольких сантиметров от них (рис. 4.2).



Рис. 4.1 Медоносные пчелы обладают двумя крупными сложными глазами и тремя маленькими глазками. Каждый сложный глаз создает изображение, построенное из совокупности точек различных цветов и интенсивности при низком разрешении. Глаза у трутней крупнее, чем у рабочих пчел и маток. Трутень, показанный здесь, только что выбрался из кукольного кокона

Пчелам нужно осмотреть особенности цветка крупным планом, прежде чем они смогут признать, что пятно на местности действительно является цветком. Цветовой контраст заставит цветки выделяться на фоне зеленой листвы — так же птицы и приматы быстро обнаруживают ярко окрашенный зрелый плод, что, в свою очередь, важно для распространения животными семян тех растений, плоды которых они поедают. Однако прежде, чем могут быть рассеяны семена, цветы должны посетить опылители. Чтобы гарантировать это, растения используют ту же стратегию, что и в случае с плодами: окраска в качестве рекламы. Как же выглядят цвета в мире пчел?

Здесь будет полезным сравнение со способностью видеть цвет у людей. Вот появляется радуга: мы воспринимаем длинноволновой свет как красный, коротковолновой — как фиолетовый. Все другие цвета лежат между ними (рис. 4.3).

Свет на красном конце спектра менее интересен пчелам и лишь очень слабо стимулирует клетки их зрительных рецепторов. Объект, отражающий световые волны той длины, которая не стимулирует зрительные рецепторы, выглядит

черным. Для пчел поле, покрытое красными цветками мака, выглядит как область, испещренная черными пятнами (рис. 4.4). Отсутствие чувствительности к красному цвету у пчел компенсируется усилением чувствительности к коротким волнам видимого спектра: пчелы могут видеть ультрафиолетовый свет, который мы не способны воспринимать без помощи техники.



Рис. 4.2 Одно из последствий низкого разрешения совокупности точек в видимом мире пчелы — то, что детали такого объекта, как цветок, к которому она подлетает, становятся различимыми, лишь когда пчела находится уже совсем близко от него

Вверху. Так пчела видит поросшее цветами место с расстояния нескольких метров

В центре. На расстоянии 30 см цветы выглядят примерно так

Внизу. Детали цветка пчела распознает только с расстояния 5 см



Рис. 4.3 Радуга показывает, что люди видят лишь малую часть электромагнитных волн Солнца. Цветовой спектр, различаемый медоносными пчелами, смещается в сторону коротковолнового излучения. Красный цвет исчезает, и на другом краю спектра радуги в их поле зрения появляется ультрафиолетовая полоса

На лепестках многих цветов есть несколько участков поверхности, которые сильно отражают ультрафиолетовый свет и тем самым образуют узоры, предназначенные для пчелиного глаза, но остающиеся невидимыми для нас (рис. 4.5). Такие узоры могут служить знаками посадки для приближающихся сборщиц и позволять пчелам еще легче отличать друг от друга различные виды растений.

Значение некоторых аспектов сенсорных систем животных можно подробно объяснить их уместностью в биологическом контексте. Пчелы используют коротковолновую часть спектра солнечного света для ориентации в полете. Цветки эксплуатируют зрительную чувствительность пчел, показывая своим опылителям участки лепестков, отражающие коротковолновый свет, в качестве привлекающих сигналов.

Все становится еще сложнее: цвета, которые видят пчелы, зависят прежде всего от длины световых волн, но — нам трудно представить это — еще и от того, как быстро летит пчела. Даже поведенческая задача, которую выполняет пчела, может влиять на ее способность видеть цвета.

Пчелы летят над местностью со скоростью 30 км/ч. На данной скорости их цветовое зрение выключено — они не воспринимают цвета (рис. 4.6).

Цвета появляются для пчел не раньше, чем они подлетят поближе к цветкам и начнут медленно кружиться над ними. Это явление обладает биологической значимостью. Для пчелы во время быстрого полета цвет объектов — явно необязательная информация. Маленький мозг пчелы должен концентрироваться на других проблемах, которые важны во время быстрого полета, вроде распознавания структурных особенностей окружающей местности: где находятся препятствия, где ориентиры, которые указывают путь? Детальное зрительное восприятие многочисленных нецветных объектов и образов в быстрой последовательности для пчел важнее, чем цветной, но размытый пейзаж вроде того, что видим мы при быстром движении.

Пчелы, подобно многим другим насекомым, видят вещи в «замедленном движении». Быстрые движения, которые нам кажутся размытыми, отчетливо воспринимаются пчелами в каждый момент действия (см. рис. 4.6, нижнее изображение). Резкие движения рук, которые совершают испуганные люди, отгоняя пчел и ос, — легко распознаваемые цели для нападения. Ужаления в области вокруг рта у людей спровоцированы главным образом движениями губ при разговоре.

Даже сама цель полета влияет на способность пчел отличать цвета один от другого. Полет из гнезда на кормовой участок и с кормового участка обратно в гнездо — для пчел это две различные ситуации, и не только потому, что пчелы движутся в различных направлениях. Приближаясь к цветку, пчелы демонстрируют превосходную способность различать цвета. Когда пчела посетила цветки и направляется в колонию с полным зобиком, цветовое зрение играет гораздо менее важную роль. Очень сложно дрессировать пчел на цвета, которые они видели, когда отлетали с кормового участка. С этим согласуется тот факт, что по пути домой пчелы испытывают трудности в распознавании цвета даже при медленном полете. Однако конечная цель полета не влияет на хорошо развитую способность пчел распознавать видимые *структурированные объекты* и находить различия между ними. Ярко окрашенные улыбки эстетически привлекательны для наблюдателей-людей (рис. 4.7).



Рис. 4.4 Пчелы воспринимают длинноволновой свет как черный. Цветы, которые отражают длинноволновой свет, мы видим как красные, а пчелы — как черные



Рис. 4.5 Многие цветки имеют на лепестках участки, которые отражают ультрафиолетовый свет. Таким образом, пчелам видны узоры (*справа*), которые не могут воспринимать люди (*слева*)

В отличие от них пчелы показывали себя не лучшим образом, когда проверялась их способность распознавать различные цвета ульев. Они распознают только синий и предпочитают его другим цветам, но им нелегко различать остальные цвета, что резко отличается от их поведения на кормовом участке, где они способны определить малейшие оттенки цвета. Отметины на ульях в виде узоров, горизонтальных или вертикальных полос лучше помогают пчелам находить правильное гнездо. Цветные рисунки, особенно привлекательно оформленные входы в ульи, классическое украшение ульев во многих местностях — оптимальное решение и для пчел, и для людей, потому что они предлагают пчелам легко запоминаемый и распознаваемый узор и приятную картину наблюдателю-человеку (см. рис. 4.7).

Поведенческий контекст — выраженный здесь как противопоставленные по мотивации ситуации для пчел, летящих к кормовому участку или обратно в улей, — определяет житейский опыт пчел.

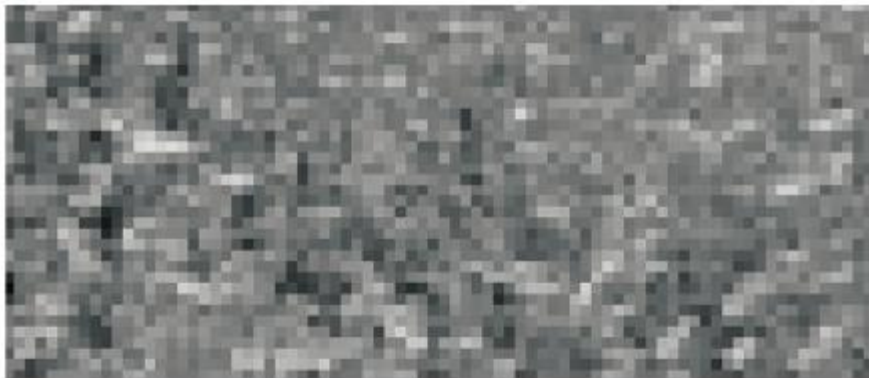


Рис. 4.6 Быстро летящие пчелы не воспринимают цвета. Информация о цвете в этой ситуации менее важна и не обрабатывается. Яркое поле цветов (*вверху*) выглядит размытым, но по-прежнему разноцветным для человека, движущегося мимо него (*в центре*). В противоположность этому пчела, пролетающая мимо того же поля на такой же скорости, будет воспринимать (1) картину, составленную из множества точек различной интенсивности с низким разрешением, (2) картину с выраженной резкостью, (3) черно-белую картину (*внизу*)



Рис. 4.7 Искусственные ульи, украшенные цветными рисунками (*вверху*), оказывают пчелам больше помощи в ориентации на местности, чем однородно окрашенные области (*внизу*)

Визуальное восприятие быстрой последовательности образов важно не только когда пчелы быстро летят над ландшафтом, но и когда они должны распознавать других быстро летящих пчел, за которыми они могут следовать в этом случае. Это справедливо, например, для брачного поведения, когда рабочие пчелы сопровождают матку или следуют за ней во время ее брачного вылета или, как описано в главе 5, когда рабочие следуют за трутнями в полете. То же самое справедливо для роения, когда пчелы объединяются, чтобы лететь на новый гнездовой участок, или для полетов небольших роев вновь мобилизованных сборщиц и опытных пчел к кормовым участкам.

Цветы привязаны к своему месту, и потому удивительно, что зрение пчел обладает высокой чувствительностью к движению. Этим пользуются некоторые цветки, получая преимущества для себя. Различные виды растений конкурируют за посещение пчелами, как и сами колонии пчел за доступ к цветкам. Крупные и более красочные цветки должны быть привлекательнее для пчел и потому должны приманивать больше посетителей, чем конкуренты. Как же в таких обстоятельствах могут привлекать пчел растения с крохотными цветками? Мелкие цветки часто держатся на тонких гибких стеблях; даже самый слабый ветерок приводит их в движение, обращая на себя внимание пчел (рис. 4.8).



Рис. 4.8 Мелкие цветки на тонких стеблях движутся от самого слабого ветерка, привлекают системы зрительного распознавания движения у пчел и потому замечаются, несмотря на свои крохотные размеры и бледные краски

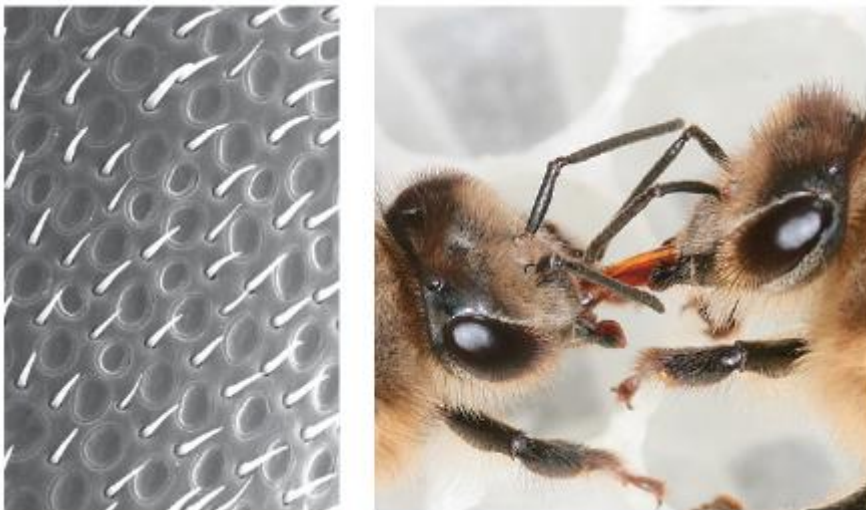


Рис. 4.9 Антенны медоносных пчел усеяны разнообразными сенсорными рецепторами (*справа*). Здесь сконцентрирована чувствительность к прикосновению, температуре, влажности, а прежде всего — к запаху. Различный внешний вид этих тысяч сенсилл отражает широту и разнообразие видов их

чувствительности. Различные формы некоторых из этих рецепторов можно увидеть при увеличении в 400 раз, как показано *слева*

Цветы не только красочны, но и рекламируют себя отчетливо различными ароматами, которые способны обнаружить даже мы. Медоносные пчелы представляют собой важнейшую целевую аудиторию. «Нос» медоносной пчелы представлен многими тысячами отдельных чувствительных клеток на ее антеннах; разнообразие этих сенсорных структур демонстрируют изображения, полученные при помощи сканирующего электронного микроскопа (рис. 4.9).

Аромат цветов может привлекать пчел на значительном расстоянии, в отличие от их внешнего вида, который пчелы воспринимают, лишь находясь совсем рядом и приближаясь в медленном полете. В безветренных условиях запахи распространяются равномерно и мало чем помогают в ориентации, но стоит только воздуху прийти в движение и начать переносить молекулы пахучего вещества, как он может привести пчел к цели. Вообще, пчелы садятся на цветок против ветра. Это не имеет никакого отношения к стратегии пилотов-людей, которые совершают посадку против ветра, чтобы замедлить скорость приземления; пчелы, ищущие нектар, идут по запаховому следу, ведущему их к цветку. Сборщицы, которые уже распознали запах кормового участка, но не его местоположение на местности, очень быстро доберутся до цели, если поток воздуха движется от цветов к гнезду. В таких случаях они могут летать кругами, пока не наткнутся на ветерок, несущий запах, который приведет их к кормовому участку.

Когда цветок — не цветок?

Такие признаки, как «зрительный образ» и «запах», могут сочетаться в цветках по-разному. Цвет, форма и запах дополняют друг друга, складываясь в определенную отличительную особенность цветка, которую пчелы узнают и используют для распознавания его среди различных видов цветов. Эта способность к распознаванию — предпосылка для важного явления, наблюдаемого одновременно у пчел и цветов и известного как «верность цветкам». В отличие от бабочек и мух сборщицы не посещают без разбора каждый цветок, который встречаются на своем пути, а берут взятку главным образом с тех цветковых растений, на которых они начинают сбор пищи каждый день (рис. 4.10).



Верность цветкам дает существенное преимущество растениям, потому что их пыльца не будет разнесена впустую на рыльца цветков иных видов. Пчелам верность цветкам предоставляет возможность приспосабливаться к посещаемому в текущий момент типу цветков и быстро получать нектар.

Цвет, форма и запах могут объединяться в бесконечное число комбинаций. Емкость пчелиного генома, однако, недостаточно велика, чтобы обеспечить пчелу врожденным знанием природы всех возможных форм цветков. Взамен пчелы

обладают генетически обусловленной способностью изучать собранные визуальные и обонятельные признаки, которые составляют отличительную особенность цветка.

Способности медоносных пчел к обучению очень высоки. Единичный опыт со специфическим запахом может быть усвоен и в дальнейшем использован для различения его среди других запахов с 90 %-й уверенностью. Это касается как простых химических запахов, так и запахов, состоящих из многих компонентов. После еще двух или трех случаев положительного опыта с такими запахами пчелы способны полностью избавиться от ошибок в своем выборе. Благодаря способности медоносной пчелы к обучению запахи имеют огромное значение в мире их ощущений.

Форма и цвет заучиваются не так быстро, как запахи, и для выработки навыка требуется от трех до пяти сеансов обучения.

Способность медоносных пчел учиться и различать обонятельные и визуальные стимулы выражена настолько отчетливо, что в экспериментальных ситуациях обнаружили некоторые аспекты познавательных способностей, эквивалентные таковым у низших позвоночных (рис. 4.11). Так, пчелами может быть продемонстрирована даже «интеллектуальная» абстракция, биологическое значение которой неясно: независимо от ориентации собственного тела, в полете пчелы способны распознавать специфические структуры в пространстве. Некоторые формы поведения пчел, приобретенные обучением, могут быть истолкованы как знание ими абстрактных понятий «левое» и «правое», «симметричное» и «асимметричное», а также «нечетное» и «четное». Пчелы способны устанавливать различие между «больше» и «меньше», что можно расценивать как разновидность простого счета. Пчелы в состоянии выводить из опыта некоторые правила поведения и в дальнейшем применять эти правила в новых ситуациях. Например, они быстро определяют, какому знаку нужно следовать, чтобы найти дорогу через неизвестный лабиринт, когда этот лабиринт оборудован соответствующими указателями.



Рис. 4.10 Пчелы проявляют верность цветкам и продолжают посещать один и тот же тип цветков, не обращая внимания на другие, растущие по соседству, хотя они также стоили бы посещения. В зарослях цветов, показанных здесь, смешаны голубые и желтые цветки. Пчелы, которые начали собирать корм на желтых цветках, не обращали внимания на соседние голубые цветы (*вверху*); те пчелы, что начали с голубых цветов, игнорировали желтые (*внизу*)



Рис. 4.11 Для проверки познавательных способностей пчел разработаны поведенческие эксперименты. Если пчелы выбирают правильный узор, на который были дрессированы, они получают награду — находят блюдечко-кормушку за маркированной стенкой

Но что еще лучше, медоносные пчелы быстро учатся связывать различные местности и разные отрезки времени с теми или иными решениями. Цветы на разных участках местности выделяют различное количество нектара в разное время дня — это фактор, который пчелы принимают во внимание, планируя самые результативные полеты за кормом. Медоносные пчелы будут придерживаться ежедневной программы работ и выполнять нужную задачу в нужном месте в нужное время (также см. ниже).

Это и есть «пчелиный разум» в его лучшем проявлении.

Есть ли нектар в цветке?

Пчела-сборщица, летающая вокруг зарослей цветов в поисках нектара или пыльцы, не заглядывает в каждый цветок. Не сразу становится ясно, что она следует оптимальной стратегии поиска, при которой лучший способ экономить время и энергию состоит в том, чтобы не посещать каждый цветок. Проблема, стоящая перед пчелой, сравнима с известной игрой по планированию стратегии, когда коммивояжеру нужно разработать самый эффективный маршрут посещения

клиентов. Однако пчелы руководствуются «сообщениями», которые оставили на цветках предыдущие посетители. На территории, где идет заготовка корма, трудится много сборщиц, и некоторым цветкам нужно время, чтобы пополнить запасы нектара, который из них забрали. Сборщицы, которые взяли последнюю каплю нектара, отмечают цветок химическим сигналом «пусто». Химический сигнал ослабевает примерно с такой же скоростью, с какой цветок пополняет запас нектара. Пчелы, которые приближаются к этим цветкам, получают сообщение еще до того, как совершат посадку, и не тратят время зря, пытаясь извлечь нектар из пустого цветка.



Путь к нектару

Разнообразие форм цветков ставит перед пчелами практическую проблему: каждый цветок воздвигает на пути пчелы к нектару собственные препятствия определенного рода, гарантирующие, что она проползет мимо рыльца и пыльников (рис. 4.12). Препятствия следует отодвигать в стороны, а нектарники у разных цветов расположены в различных местах. Самый быстрый и энергетически эффективный путь доступа к капле нектара и лучшая стратегия сбора пыльцы обнаруживаются пчелами методом проб и ошибок.

Регулярные посещения цветков одного и того же типа, определяемые явлением верности цветку при сборе корма, улучшают работу пчелы и оптимизируют время и энергию, затрачиваемые на добывание нектара.



Где же растут цветы?

Колония медоносных пчел расположена по постоянному адресу и ведет оседлое существование. Это не проблема до тех пор, пока ты остаешься дома, и большую часть своей жизни пчелы не покидают гнездо. Однако поступление вещества и энергии должно быть постоянным, поэтому у сборщиц нет иного выбора, кроме как вылетать в опасный мир на поиски цветов. Им также нужно найти обратный путь в колонию после своих путешествий, а если они обнаружили особенно богатое скопление цветов, то должны уметь отыскать его вновь.



Пчелы используют сигналы земного и небесного происхождения для ориентации вне гнезда, и на каждом этапе своего путешествия к цели они будут прокладывать себе путь от одного ориентира к другому. Для этого они используют деревья, кустарники и другие заметные особенности местности, а их зрение и обоняние играют при этом чрезвычайно важную роль. Такой метод ориентации зависит также от того, хорошо ли знакомы пчелы с территорией, прилегающей к дому, которую они исследовали прежде, предпринимая короткие ориентировочные облеты своих ульев в роли новых сборщиц. В ходе этих ориентировочных облетов, которые вначале длятся несколько минут, пчелы всякий раз вылетают из улья в разных направлениях и таким образом определяют местоположение гнезда относительно окружения. Чтобы помочь молодым сборщицам находить дорогу домой, старшие пчелы иногда встают перед входом в улей, раскрывают железы Насонова на кончике своего брюшка и испускают пахучее вещество под названием гераниол — химическое соединение, которое пахнет, как герань. Испускающие запах пчелы, работая своими крыльями, распространяют гераниол по округе (рис. 4.13).



Рис. 4.13 Возвращающимся в улей молодым пчелам помогают совершить посадку старшие ульевые пчелы, которые испускают привлекательный запах из желез Насонова на своих брюшках и рассеивают его, работая крыльями

Пчелы, пролетающие большие расстояния до кормовых участков, заучивают местоположение ориентиров, которые они минуют на пути от улья до источника пищи.

Компас — это полезное приспособление, если вы хотите двигаться прямой дорогой по неизвестной местности. Солнце снабжает пчел астрономическим указателем, и они ориентируются относительно его местоположения. Если солнце скрыто, то они могут использовать картину поляризации света неба, проходящего сквозь атмосферу Земли. Неполяризованный свет от солнца становится поляризованным, когда проникает сквозь земную атмосферу, и небо демонстрирует видимую картину поляризации, которую человеческий глаз может обнаружить при помощи соответствующего устройства. Такое устройство, или поляризатор, находится в глазах пчел и позволяет им отличать поляризованный

свет от неполяризованного. Однако картина поляризации света в небе подвержена искажениям из-за различий в плотности воздуха в связи с изменениями температуры и влажности. Чтобы ею можно было пользоваться, вспомогательное средство для ориентации должно быть надежным и нечувствительным к искажениям. Оказывается, картина поляризации в небе света с более короткой длиной волны стабильнее, потому лучше подходит в качестве ориентира. Сборщицам нужно отыскивать путь домой, в колонию, и развитие чувствительности к ультрафиолетовому свету, позволяющей использовать стабильную картину поляризации света неба, принесло явное селективное эволюционное преимущество. Этой способностью пчел, которая изначально возникла как помощь в ориентации, воспользовались цветы: многие из них обзавелись узорами на своих лепестках, отражающими УФ-излучение. Они предлагают пчелам визуальные посадочные знаки, а также дают им возможность распознавать цветы различных видов.

Сигналы точного времени

Использование положения солнца и картины поляризации света неба в качестве астрономических указателей для ориентировки требует от пчел принятия во внимание изменений, которые сопутствуют суточному вращению Земли. Пчелы обладают чувством времени, которое позволяет им компенсировать непрерывное изменение местоположения их ориентиров даже после проведенных в улье перерывов длиной в несколько часов между последовательными вылетами. При этом пчелы «пересчитывают» изначальное направление на время следующего вылета из улья, не обращая внимания на новые относительные местоположения ориентиров. Эта особенность поведения медоносной пчелы дала Карлу фон Фришу (1886–1982) важнейшую догадку об обмене информацией во время танца пчел: сборщицы, которые посещали один и тот же кормовой участок в течение целого дня, танцевали в разных направлениях утром и днем. Положение солнца относительно улья зависит от времени, и фон Фриш сделал вывод о том, что для помощи в ориентации использовалось солнце.



Чувство времени также дает пчелам возможность приспособиться к ограниченному «часам приема» цветов. Чтобы уменьшить конкуренцию между собой, некоторые растения выделяют нектар только в определенное время дня, и пчелы способны выучить такое расписание. Они подстраивают к нему свои посещения и появляются на нужных цветках в нужное время (рис. 4.14). Даже когда на местности, посещаемой пчелами, совместно произрастет много цветов, пчелы запоминают не только то, на каком участке в какое время они должны быть, но также и то, какие цветы они должны посетить в определенное время в тех или иных местах.

Также пчелы быстро распознают источники, которые больше не стоит посещать (рис. 4.15).

Пчела-сборщица, которая посещает ранее обильный источник в хорошую летнюю погоду и не находит там ничего, быстро сотрет его из памяти и не полетит к нему снова. С другой стороны, когда плохая погода мешает сборщицам вылететь из улья, они будут помнить местоположение недавно посещенных кормовых участков и немедленно наведутся туда, когда хорошая погода вернется. Обучение и «забывание» прекрасно приспособлены к каждой биологической ситуации.

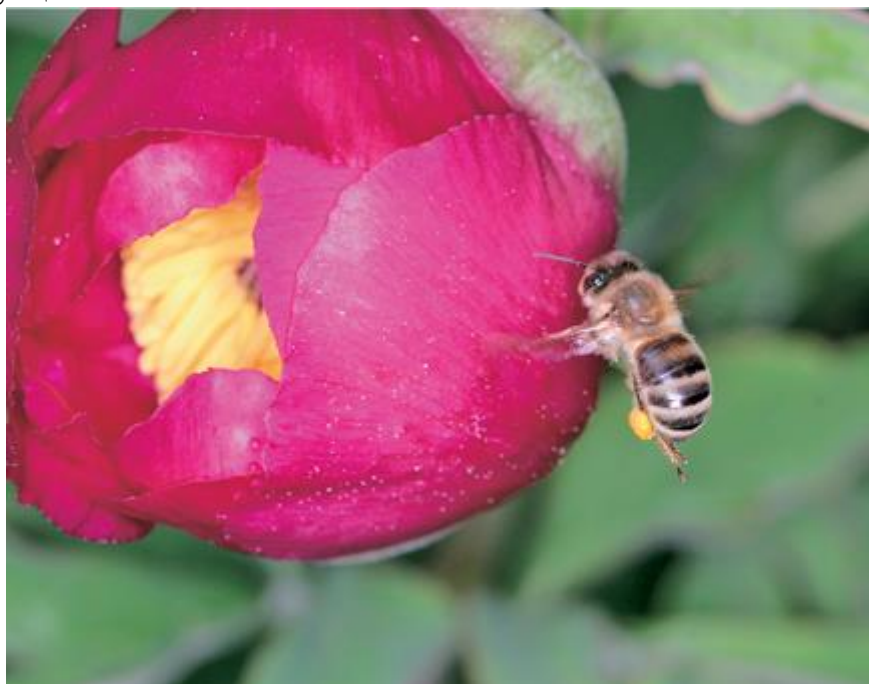


Рис. 4.14 Пчела-сборщица слишком рано прилетела на цветок, который она успешно посетила за день до этого

Как пчелы говорят друг с другом о цветах?

Цветы сначала нужно найти, и лишь потом эти сокровища можно будет разграбить. Небольшое число старых пчел берет на себя роль разведчиков и ищет места, где есть новые цветы. Цветы, которые привлекли внимание пчел-следопытов, за период от нескольких минут до примерно получаса с момента их обнаружения посетит большое количество пчел. Увеличение числа посещений происходит слишком быстро, чтобы считать это результатом самостоятельного поиска данного места каждой пчелой. И действительно, это не так: прибывающие пчелы были информированы о находке в улье и мобилизованы на оказание помощи.





Рис. 4.15 Увядающие цветы быстро теряют свою привлекательность для пчел. Обмен информацией, который происходит между «знающими» и «незнающими» пчелами, очень сложен и пока еще понят недостаточно хорошо. Он состоит из цепочки элементов поведения, которые демонстрируются в улье и вне его. Открытый Карлом фон Фришем так называемый язык танца, который вошел в число самых изученных форм общения у животных, является лишь *одним* звеном в этой цепочке.

Пчела, которая обнаружила, например, цветущее вишневое дерево, вернется в гнездо с порцией нектара. Она передает нектар пчеле-приемщице и снова покидает гнездо, чтобы вернуться к тому же вишневому дереву. Так повторяется несколько раз, а каждый полет совершается все быстрее — возможно, потому, что направление полета становится все точнее. Как только обнаружится самый быстрый путь, что может занять до десяти полетов, пчела начнет танцевать.

Карл фон Фриш обнаружил, что в случае расположения кормовых участков на расстоянии до 50–70 м от улья пчелы исполняют круговой танец (рис. 4.16).



Рис. 4.16 Пчела-сборщица обнаружила источник пищи вблизи улья и исполняет круговой танец

Круговой танец содержит совсем немного информации о качестве кормового участка. Просто дается указание, что именно следует искать и что этот источник можно найти вблизи гнезда. Пчела, которая возвращается после визита к цветку вишни, будет пахнуть, как вишня, и вишневое дерево можно будет достаточно легко найти после нескольких облетов улья.

Если же он находится на большем расстоянии от улья, указание на местоположение источника очень помогло бы и сэкономило бы долгие поисковые полеты. Пчелы, рассчитывающие мобилизовать других особей на помощь, предоставляют эту информацию в ходе виляющего танца. Было обнаружено, что особенности пути, преодолеваемого в этом танце, обозначают местоположение кормового участка относительно улья.

Замечательная последовательность событий в ходе виляющего танца интенсивна и постоянна, что привлекло внимание в исследованиях поведения. Современные технические приспособления вроде замедленной съемки крупным планом фиксируют удивительные подробности: виляющий танец получил свое название по элементу поведения в танце, когда пчела, стоящая на соте, трясет своим телом из стороны в сторону примерно 15 раз в секунду. Затем она бежит по кругу в точку, где начала виляние, повторяет «фазу» виляния и вновь пробегает целый круг, но уже в противоположном направлении к исходной точке — таким образом, две дорожки вместе составляют рисунок восьмерки, лежащей на боку (рис. 4.17).

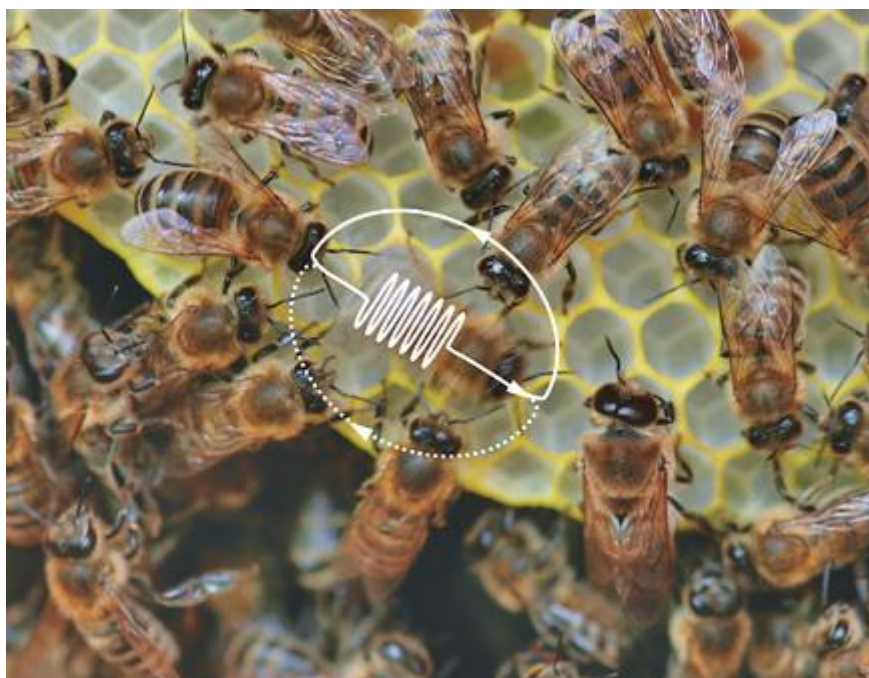


Рис. 4.17 Сборщица обнаружила далекий источник пищи и исполняет виляющий танец

Полный цикл танца длится лишь несколько секунд и исполняется на площади диаметром от 2 до 5 см. Детали небольших и быстрых движений были впервые открыты на записях, сделанных замедленной съемкой. Они показали, что первоначальное впечатление, будто пчела бежит по поверхности сотов во время виляющего танца, — это оптическая иллюзия, вызванная тем, что пчела наклоняется вперед во время быстрых колебаний тела из стороны в сторону. В действительности же пчелы исполняют не «виляющий бег», а скорее «виляющую стойку», во время которой они намертво и как можно дольше вцепляются в субстрат всеми шестью ногами, наклонившись вперед. Некоторые пчелы на мгновение отделялись от сотов, пока искали более крепкий захват, и, подтягиваясь вперед, должны были переставить ту или иную ногу, но максимум на один или два шага (рис. 4.18).

Танцы пчел происходят почти исключительно на небольшом участке рядом с входом в улей. Танцоры встречаются со сборщицами, которые проявляют интерес к их сообщениям, на этой «танцплощадке», которая явно размечена химическими метками пчел. Если эту часть сотов отрезать и переместить в другую область улья, то, прежде чем исполнить свой танец, пчелы будут искать ее, пока ее не обнаружат.



Рис. 4.18 Передача информации в танце требует, чтобы ноги танцующей особи прочно цеплялись за соты. Поэтому танцующая пчела исполняет скорее «виляющую стойку», чем «виляющий танец». Ее шесть ног (отмеченные здесь *белыми точками*) постоянно находятся в контакте со стенками ячеек, пока виляющее тело наклоняется вперед над неподвижными ногами (показано *стрелкой*)

Танцоры и их последователи, которых может толпиться до десяти вокруг одной танцующей особи, исполняют балет, в котором все движения партнеров точно согласованы (рис. 4.19).

Положения ног и повороты тела танцующей пчелы и ее последователей строго запрограммированы. Сложный характер движений этих последователей, менее выраженный, чем у танцующей пчелы, можно обнаружить лишь при анализе записей замедленной съемки. Из таких анализов ясно, что только пчелы, следующие танцу, тщательно исполняя порядок движений, в том числе повороты головой к танцующей особи на внутренней стороне круга при ее возвращении, способны «синхронизироваться» за несколько последовательных танцевальных кругов.

Как же обычно описывается путь к цели? Можно составить список из нескольких подробных описаний этапов пути: пройдите 100 метров по улице Станционной до первого светофора, идите налево до второго перекрестка, продолжайте движение по прямой до пивной «Пчелка». Затем сверните направо на первой улице за пивной, и примерно через 200 метров на правой стороне улицы будет почта.

Сложный набор указаний, который может не представлять трудностей для нас, лежит за пределами способностей маленького мозга пчелы. Также эти указания необязательны, потому что пчелы способны лететь по прямой. Этот самый короткий из всех возможных путей легко описать единственным направлением, или вектором, указывающим прямо на цель; его длина показывает, как далеко находится цель (рис. 4.20).



Рис. 4.19 Только пчелы, чьи движения стереотипны и строго согласованы с движениями танцующей пчелы и которые следовали за танцором на протяжении нескольких кругов, получают информацию о местоположении источника пищи

Летные пчелы пользуются этим методом. После длительных терпеливых наблюдений за виляющими танцами Карл фон Фриш пришел к выводу, что направление, которое демонстрировалось пчелам в фазе виляния на сотах, постоянно меняется в течение дня, хотя одни и те же пчелы из одного и того же улья посещали один и тот же кормовой участок. Помимо направления виляющей фазы танца, единственной деталью, которая менялась, было движение солнца по небу. Фон Фриш выяснил, что изменения в направлении танца соответствовали положению солнца в разное время дня, и установил, что в танце содержится информация о направлении.

Направление всегда относительно, поэтому необходимо определить начало отсчета. Положение солнца, или угол поляризации света неба, обеспечивает начало отсчета вне улья. Но танцы происходят на вертикально висящих сотах внутри темного улья. Здесь единственным началом отсчета является направленная вниз сила земного притяжения. Во время полета за пределами улья пчелы видят положение солнца. Они переводят угол, который им обозначили в виляющем танце по отношению к направлению силы земного притяжения, в соответствующий угол между ульем и солнцем, и это ведет их к источнику пищи (рис. 4.21). Картина поляризации света неба дает им указание на положение солнца при пасмурном небе.

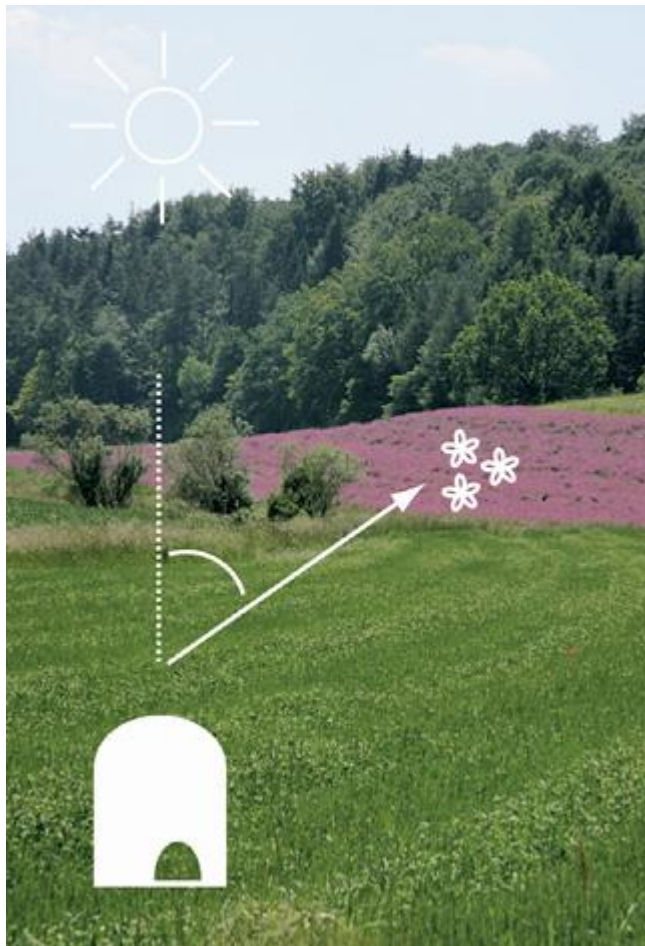


Рис. 4.20 Пчелы находят путь к источнику пищи при помощи солнечного компаса. Вектор от улья указывает на местоположение источника пищи относительно положения солнца

Кодирование направления в виляющем танце зависит от доступности надежной точки отсчета вроде силы земного притяжения, с которой возможно соотнести информацию о направлении. Точное кодирование пути к источнику пищи возможно только в случае, если поверхности сотов свисают строго вертикально, без чего такой тип передачи информации просто не возник бы. И действительно, такая форма передачи информации отсутствует у колониальных насекомых-строителей вроде шмелей, ос и многих тропических безжалых пчел, у которых в гнездах совсем нет вертикальных поверхностей. Сообщается, что некоторые безжалые пчелы строят вертикально свисающие соты, и эти виды пчел стоило бы исследовать, чтобы узнать, выработался ли у них язык танца, как у медоносных пчел.

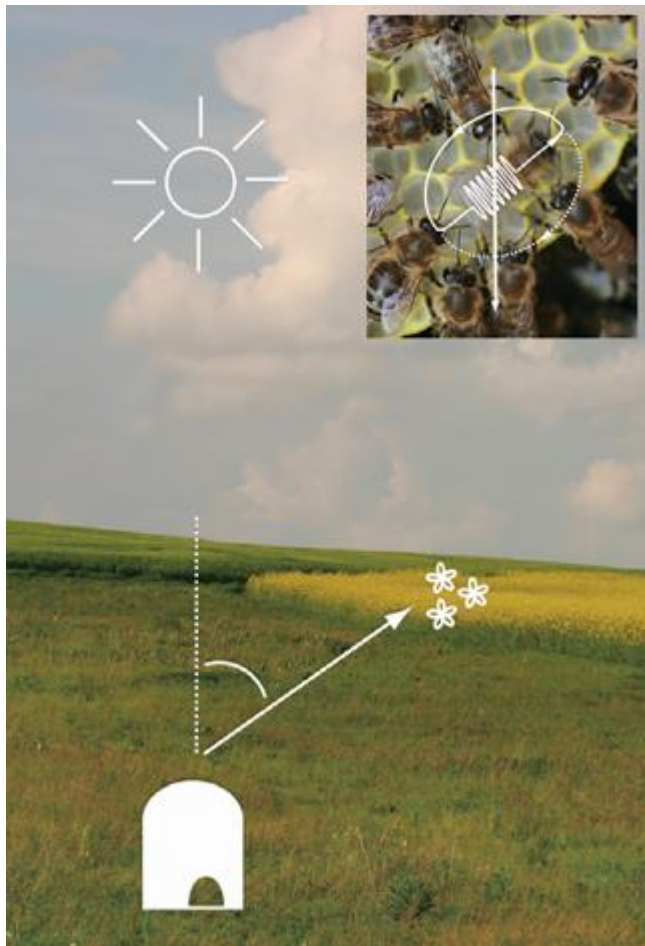


Рис. 4.21 Виляющий танец содержит информацию о направлении и расстоянии от источника пищи до улья. В темноте улья направление силы земного притяжения заменяет направление на солнце, зафиксированное сборщицей в полете (стрелка на врезке)

Виляющий танец медоносных пчел также содержит информацию о расстоянии между ульем и кормовым участком. Обнаружение кормового участка — сплошное удовольствие. Мобилизованная особь, которая следовала в указанном направлении к источнику пищи с таким же ароматом, как у пчелы-танцора, может добраться до цели, пользуясь одной лишь этой информацией. Информация о расстоянии в танце, в противоположность информации о направлении, связана с множеством проблем, которые обсуждаются ниже.

Можно отметить некоторые однозначные корреляции: чем дольше будет виляющая стадия танца при одинаковой, по сути, частоте виляющих движений, тем дальше пчеле лететь к источнику пищи. Однако продолжительность виляющей фазы увеличивается пропорционально расстоянию только на первых нескольких сотнях метров; после этого она увеличивается с отставанием, и, следовательно, информация о расстоянии до отдаленных целей менее точна. Человек, наблюдающий за виляющим танцем, едва ли сможет определить различие между танцами для расстояний в 1 и 3 км.

Дополнительную трудность создает использование пчелами визуального одометра [4] для определения дальности полета, о которой сообщается в танце. Данные, полученные с помощью этого одометра, связаны со структурной природой местности, над которой летит пчела.

При полете в структурированном окружении изображения объектов движутся поперек фасеток на поверхности сложного глаза пчелы. В результате этого в поле зрения пчелы возникает «оптический поток», который помогает ей определить скорость своего полета. Мы тоже умеем делать это достаточно хорошо: например, когда разглядываем мелькающие образы из окна движущегося поезда. На основании оптического потока пчелы способны делать вывод о расстоянии, которое они пролетели, — у нас же это получается плохо, если вообще получается.

Некоторые простые эксперименты, проведенные над пчелиным одометром, дали нам понимание многих деталей восприятия мира медоносной пчелой. Медоносные пчелы, которые летят к кормовому участку по узкому туннелю с покрытыми узором стенами, воспринимают искусственно увеличенный оптический поток на коротком расстоянии, которое они должны пролететь (рис. 4.22).

Эти пчелы оказываются обманутыми: они переводят увеличенный оптический поток в более длинное расстояние, в результате соответствующим образом удлиняется и виляющая фаза. Этот простой обман с оценкой расстояния позволяет заглянуть в субъективный опыт пчел: измерение длительности виляющей фазы указывает на дальность расстояния, на которое, как полагают сами пчелы, они улетели.

Использование «обманного туннеля» подтвердило одни идеи и опровергло другие, внесло ясность в спорные вопросы и позволило сделать следующие новые догадки.

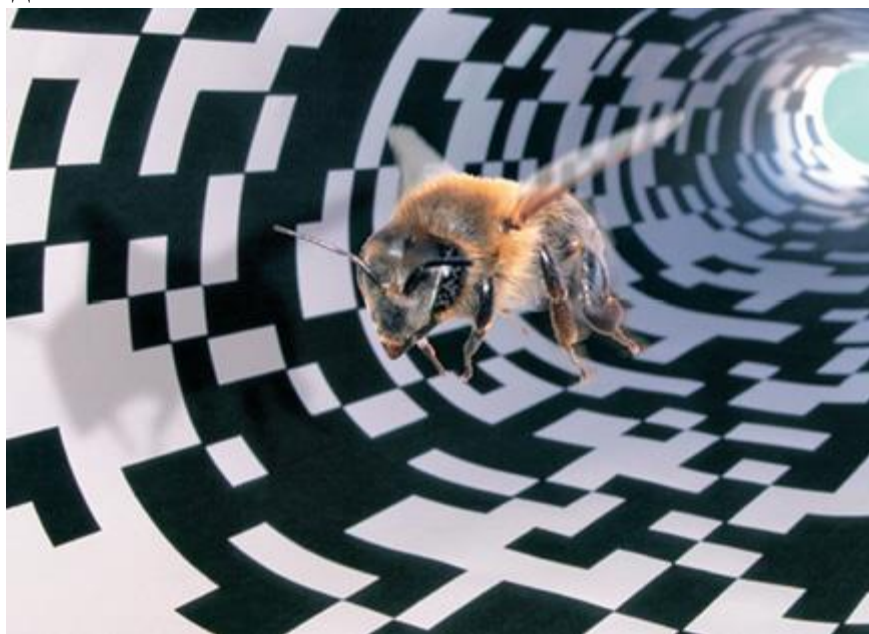


Рис. 4.22 Сборщицы, обученные пролетать по узкому туннелю с покрытыми узором стенами на пути к источнику пищи, воспринимают быструю смену образов. Возникающий в результате этого плотный оптический поток приводит к исполнению виляющего танца, в котором фактическое расстояние полета истолковывается неверно

- Опровергнуто мнение о том, что пчелы используют потребление энергии в качестве меры дальности полета.
- Подтверждено использование визуального одометра.

- Подтверждено давнее предположение о том, что измерение расстояния происходит во время полета из улья, а не при возвращении.
- Разрешены длившиеся десятилетиями споры о виляющем танце: действительно ли мобилизованные пчелы следовали информации, закодированной в виляющем танце? Опыт с туннелем позволил получить пчел, которые совершали ошибку, посещая кормовые участки в 6 м от улья, но своим танцем сигнализируя о расстоянии в 30 раз большем. Занятые поисками, мобилизованные пчелы летали не вокруг обозначенного источника пищи, а над территорией, расположенной значительно дальше, где не было для них ничего интересного. Используется информация из танца.
- При помощи цветных узоров в туннеле достигнуто понимание того, что из трех чувствительных к цвету клеток зрительного рецептора в сложном глазу пчелы, которые по отдельности лучше всего реагируют на ультрафиолетовый, синий и зеленый цвет, только зеленый рецептор используется для определения расстояния.

Простая манипуляция пчелиным танцем при помощи туннельных полетов продемонстрировала, что на расстояния, которые показывал пчелам визуальный одометр, влияла структура ландшафта вдоль пути полета. Проверка этой идеи показала, что путь полета, который был проложен по ровному ландшафту, выражался в танце с короткой виляющей фазой, тогда как путь полета такой же длины по сложному структурированному ландшафту вызывал появление длинной виляющей фазы. Если пчелы летят к кормовым участкам, которые находятся на одинаковом расстоянии от улья, но лежат в разных направлениях, то виляющие фазы танцев и, следовательно, указание на расстояния могут отличаться вдвое. Виляющая фаза продолжительностью 500 мс (миллисекунд) в случае полета на юг могла означать расстояние 250 м, а для полета на запад из того же самого улья — 500 м (рис. 4.23).

Из этого мы можем сделать два вывода:

- одометр пчел не дает им информацию об абсолютном расстоянии и полезен только в том случае, когда следовавшие танцу пчелы вылетают из улья в том же направлении (и на той же высоте), что и сам танцор;
- необходимо пересмотреть мнение о том, что пчелы разных рас при истолковании траектории полета одинаковой длины отличаются друг от друга по продолжительности виляющей фазы, потому что язык их танца имеет различные «диалекты».

Продолжительность виляющей фазы демонстрирует лишь минимальные различия при сравнении танцев разных пчелиных рас для одной и той же траектории полета. Сравнение танцев пчел одной и той же расы для одинакового расстояния, но на местностях с неодинаковым рельефом показывает, что различия, зависящие от ландшафта, оказываются существенно больше, чем те, что обусловлены расой пчел. Поэтому при оценке кодировки дальности полета в танцах пчел разных рас в различных областях происходит сравнение скорее визуальных особенностей ландшафта, чем особенностей пчелиных рас.

Пчелы, следующие танцу, точно придерживаются маршрута, каким пролетала танцующая особь, и это является ключевым условием перевода относительной информации о расстоянии в танце. Поэтому существует сильное давление естественного отбора на точность передачи и последующее исполнение информации о направлении, содержащейся в виляющем танце.

В дополнение к информации о местоположении источника пищи танцующие пчелы передают и другие важные подробности о пути полета и самом этом источнике. Привлекательные участки вызывают энергичное исполнение танцев. При энергичном танце особи вновь оказываются в начале виляющей фазы очень быстро, тогда как в менее энергичном танце они возвращаются к отправной точке сравнительно медленно. Привлекательность источника пищи не оказывает никакого влияния на продолжительность виляющей фазы, которая содержит информацию о расстоянии.

* * *

4 Одометр — прибор для измерения количества оборотов колеса и пройденного транспортным средством расстояния.



Рис. 4.23 Вид из улья редко бывает одинаковым во всех направлениях. Различные особенности ландшафта, над которым летает пчела, вызывают оптические потоки меняющейся интенсивности и вызывают появление различий в длине виляющего танца для одинаковых расстояний, которые пчела преодолела в поле

Что же заставляет считать источник пищи привлекательным?

Пчелы объединяют в общую картину множество впечатлений: не только о качестве пищи, но и о деталях, с которыми пришлось столкнуться на маршруте. Высокая концентрация сахара в нектаре усиливает энергичность танца; трудности на пути к участку вроде сильного ветра, замеченных угроз от врагов или узкого летка, снижают ее. Более энергичные танцы привлекают внимание большего числа последователей, чем менее энергичные, и приводят на определенные кормовые участки больше мобилизованных особей.

Танцующая пчела знает, что она должна выразить из всей информации, которую собирает во время полета между ульем и кормовым участком. Но как же следующие ее танцу особи читают это сообщение? Сверхскоростные съемки позволили сделать важные догадки. Чтобы распознать сообщение по амплитуде движений, кодирующих направление и расстояние в повторяющемся порядке танца, следующие ему пчелы пользуются антеннами.

Используя осязательные ощущения своих антенн, последователи танца распознают сообщение в повторяющемся порядке согласованного танца, который позволяет различиям в амплитуде движений кодировать направление и расстояние. Заняв правильное положение, следующие танцу пчелы сохраняют неподвижность во время танца, а их антенны напряженно вытянуты вперед под углом 90–120° между ними. Они находятся так близко к танцующей пчеле, что ее брюшко, движущееся из стороны в сторону, ритмично отклоняет их антенны. Во время виляющей фазы обе антенны последовательницы танца будут отклоняться одновременно, когда она стоит под прямым углом к танцору, и поочередно, когда она находится прямо позади него. Между этими двумя вариантами будут существовать положения, различающиеся соответствующими комбинациями отклонения антенн (рис. 4.24). Танцующая пчела во время виляющей фазы наклоняется вперед, а последователи танца в это время сохраняют неподвижность, поэтому характер отклонения их антенн меняется предсказуемым образом. Каждая из пчел, присоединяющихся к танцу, знает свое собственное положение на соте, потому что у нее есть гравитационные органы (см. рис. 7.12). Она может определять позицию танцующей пчелы, если соединит информацию о собственной пространственной ориентации с полученным характером отклонения антенн. Продолжительность виляющей фазы, которая кодирует расстояние полета, соответствует продолжительности стимуляции антенн последователя танца.

Не на все вопросы об этих танцевальных диалогах пока есть ответы. В настоящее время мы находимся в той же самой ситуации, как после первого открытия танцев: мы наблюдаем четкую корреляцию между местоположениями танцующей пчелы и следующих ее танцу особей и знаем характер отклонения антенн, который из этого следует. Но факт, что отклонение антенн используется как информация, еще ждет своего подтверждения.

Танцующие пчелы и их последователи встречаются друг с другом на химически распознаваемых танцплощадках, которые могут быть специально отмечены ими (см. также главу 7). И если сообщение о местоположении источника пищи с наибольшей вероятностью получено через антенны, то в этой процедуре потеряно важное звено: как заинтересованные пчелы находят танцующих особей на занятой, переполненной и темной танцплощадке?

Прослушивание при помощи высокотехнологичных приспособлений наряду с наблюдениями за физическими особенностями виляющей фазы танца сыграло существенную роль в признании важности вибрации сотов. Химия танцплощадки может привести партнеров по информационному обмену в одно и то же место; физика сотов ответственна за направление партнеров на непосредственный контакт. В темноте улья вибрации сотов направляют предполагаемых последователей танца, собравшихся на танцплощадке, к танцующей особи. Эти вибрации передаются по утолщенным каемкам ячеек сотов, которые вместе образуют «сеть» на поверхности сотов (рис. 4.25), описанную в главе 7 (см. рис. 7.23).

Пчелы производят вибрацию при помощи грудных летательных мышц — самых мощных, что у них есть. Пчелы запускают работу этих мышц в полную силу, но их крылья не сцеплены, поэтому движутся лишь слегка. Мотор для полета производит импульсивные сокращения и расслабления, которые во многих случаях синхронизированы с максимальными отклонениями брюшка влево и вправо в виляющем танце. Основная частота этих колебаний находится в пределах 230–270 циклов в секунду.



Рис. 4.24 В темном улье последовательницы танца определяют антеннами движения танцующей пчелы, используя их, словно слепой свою трость. Размеренные повторяющиеся колебания тела танцующей пчелы выстукивают ритм виляния на упруго вытянутых антеннах последователей танца. Уникальный характер контакта между телом танцора и двумя антеннами последователя танца характеризует каждое положение тела последователя относительно танцора. Так кодируется информация о продолжительности виляющей фазы (расстояние до источника пищи) и положении танцора относительно направления силы земного притяжения (направление к источнику пищи)

В некоторых случаях пчелы могут устраивать «молчаливые» танцы, которые на взгляд наблюдающего человека ничем не отличаются по своим внешним признакам, но вибрации летательного мотора при этом отсутствуют. «Молчаливые» танцоры не смогут никого привлечь, поэтому не будет мобилизовано ни одной сборщицы. Знаменитые виляющие движения явно используются как механическая стратегия для сообщения сотам вибрации летательных мышц через ноги. Очень легкая пчела-танцор, стоящая на краях ячеек

сотов или даже бегающая по ним, не передала бы существенной энергии сотам через свои тонкие ноги. Однако во время виляющих движений она цепляется ногами за края ячеек и таким образом ритмично тянет их своими лапками поочередно то влево, то вправо. Натяжение оказывается сильнее всего в точке смены направления виляющего движения, потому что это тот самый момент, когда пчелы сильнее всего тянут за край ячейки. И именно в этот момент, когда каемка натянута сильнее всего, сотам сообщается вибрация, а пчелы отмечают каждый момент смены направления движения брюшка вибрационными импульсами.

Однако вибрационные сигналы, которые производят танцующие особи, очень слабы по сравнению с постоянным мощным фоновым шумом жужжащего улья. Системы обмена информацией, естественные и искусственные, сконструированы так, чтобы добиться максимально высокого отношения «сигнал — шум». Нужный сигнал должен быть достаточно мощным, чтобы его можно было распознать, несмотря на фоновый шум. Громкое жужжание слышно в улье непрерывно, а вибрационный сигнал от виляющего танца одиночной пчелы слишком слаб, чтобы его можно было распознать на фоне этого шума.

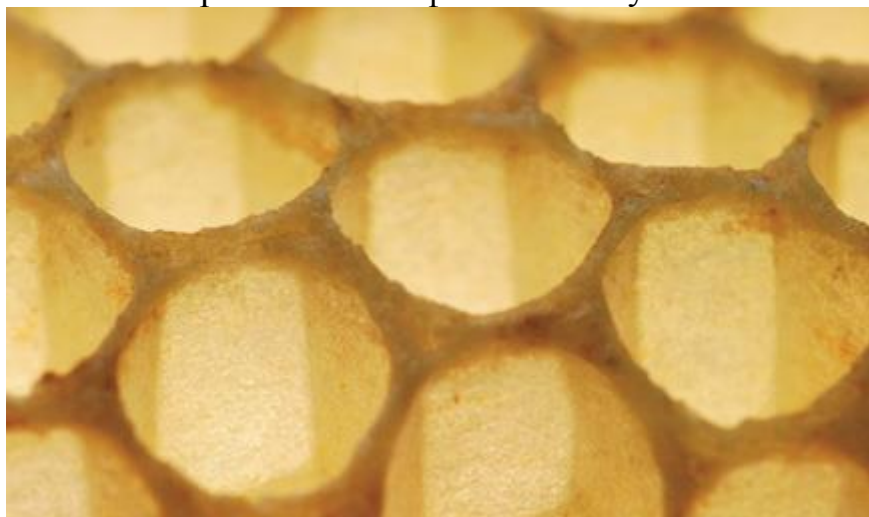


Рис. 4.25 Тонкие стенки восковых ячеек сотов увенчаны утолщенной выпуклостью вдоль верхнего края. Все вместе они образуют сплошную сеть, которая лежит поверх стенок ячеек



Рис. 4.26 Пчелы, привлеченные танцем, в темном улье издали распознают местоположение танцора по двумерной картине колебаний стенок ячеек. Стенки ячейки, обведенной здесь белым, движутся в противоположных направлениях.

Стенки всех других ячеек движутся в одном направлении (см. рис. 7.27). Пчелы распознают вибрацию стенок ячеек ногами. Приняв эту информацию (как пчела на рисунке, касающаяся ячейки, обведенной *белым*), они поворачивают головы в сторону танцующей особи, разворачиваются всем телом, а затем бегут к ней и присоединяются к танцу. Расстояние, с которого можно определить таким способом местоположение танцора, в значительной степени зависит от физической конструкции сота, на котором происходят танцы. Изображение танцующей пчелы, вибрации которой приводят к появлению колебаний в ячейках, размыто из-за ее быстрых движений

Как же при таких слабых сигналах и сильном фоновом шуме заинтересованные пчелы обнаруживают само присутствие танцующей особи, не говоря уже о ее местоположении? Ключевым моментом здесь являются физические особенности вибрационных свойств сотов, и это будет подробно объясняться в главе 7. Однако оказывается, что картина вибрации в горизонтальной плоскости, которую каждая пчела ощущает через утолщенные края ячеек своими шестью ногами (см. рис. 7.27), указывает на направление и расстояние до танцующей на сотах особи относительно самой пчелы (рис. 4.26).

Вибрация сотов предназначена исключительно для того, чтобы привести последователя к танцору. Она не содержит информации о местоположении кормового участка.

Несмотря на то что уже известно о языке танца, на многие важные вопросы еще предстоит найти ответ. Существуют некоторые удивительные аномалии, связанные с элементами виляющей фазы танца и местоположением источника пищи.

- Отличаются друг от друга направления последовательных виляющих фаз, исполняемых для одной и той же цели.
- Продолжительность виляющей фазы, которая кодирует расстояние, зависит от визуальной структуры местности между ульем и кормовым участком.
- Представление дальности полета становится менее точным по мере увеличения расстояния. Танцы для полета дальностью 2 и 3 км — что близко к пределу для обычных полетов за кормом — почти одинаковы, хотя пчел можно найти занятыми поисками корма на расстояниях до 10 км от ульев. Об экстремально дальних вылетах точно рассказать в танце нельзя.

Как же мобилизованные пчелы находят кормовые участки с такими неточными инструкциями?

Новенькие, пожалуйста, следуйте сигналам

Наблюдение за мобилизованными особями, которые следовали за танцующей пчелой на протяжении многих кругов, очень информативно. Чтобы добраться до кормового участка во время первого вылета из улья, пчеле иногда требуется в 30 раз больше времени, чем пчеле, которая уже посещала этот участок. Пчела с опытом местных полетов может преодолеть расстояние за 40 секунд; новичок, впервые покидающий гнездо после наблюдения за танцем, может затратить до 20 минут, чтобы добраться до кормового участка. Существенное сокращение времени полета у новичков происходит в том случае, когда кормовой участок

привлекательно пахнет, а ветер доносит запах прямо к улью. Танцующие пчелы, посещающие лишенные запаха кормовые участки, явно показывают, что вне улья пчелы осуществляют контакт и обмен информацией. Пчелы с опытом местных полетов и без него, по крайней мере во время полета к кормовому участку, образуют маленькие смешанные группы количеством до десяти особей. Опытные особи садятся первыми, и вскоре их примеру следуют неопытные пчелы (рис. 4.27). Иногда случаются посадки тандемом — опытная пчела внизу, а неопытная сверху.



Как формируются такие группы сборщиц? Наши знания об этом скудны, но похоже, пчелы, которые танцуют в улье, помогают мобилизованным пчелам на месте. Пчела, посещавшая кормовой участок и не танцевавшая в улье, летит прямо к цели и, достигнув места, сразу совершает посадку. Но сборщица, которая танцевала, описывает большие петли вокруг цели, издавая громкое гудение. До того как Карл фон Фриш обнаружил обмен информацией в танце, эти полеты, сопровождаемые гудением, заставляли его предполагать, что пчелы ведут соседей по гнезду к кормовым участкам при помощи звука. Низкая скорость «гудящих полетов» позволяет наблюдателю заметить светлые полосы на брюшках жужжащих пчел. Это протоки широко открытых желез Насонова, расположенных между двумя последними сегментами брюшка пчелы. Открытая железа Насонова распространяет запах гераниола, который важен в контексте нескольких форм поведения (см. рис. 4.13). Негудящие пчелы, которые садятся, не кружась над участком, и без сопровождения, держат свои железы Насонова закрытыми. Гудящие сборщицы садятся в компании мобилизованных пчел. Опытные и вновь мобилизованные пчелы не вылетают из улья совместно к одной и той же цели; такие группы, видимо, должны формироваться на пути между ульем и кормовым участком.



Рис. 4.27 Новичков ведут к цветам опытные пчелы, поэтому часто все они садятся тандемом

Но есть группа пчел, которые очень быстро и без всякой помощи появляются на обозначенном кормовом участке, после того как примут участие в танце в улье. Это опытные сборщицы, которые знают об этом участке, посещали его несколькими днями ранее. Сборщиц, которые берут взятку на одном и том же участке и которых поместили пятнышком краски, можно наблюдать не только рядом друг с другом в улье, но и ночующими совместно (рис. 4.28).

Также оказалось, что такие группы пчел часто принимают участие в одном и том же танце, где одна из них становится танцовщицей, а другие следуют ее танцу (рис. 4.29).



Рис. 4.28 Опытные сборщицы, которые посещали один и тот же кормовой участок, часто держатся в улье общей группой и устраивают во время танцев совместный кордебалет

Поэтому танцующие пчелы мобилизуют не только новичков, но и опытных сборщиц — даже тех, кто посещал тот же участок, что и сама танцующая особь. Таким образом, опытных сборщиц можно настроить на пополнение запасов из уже известного источника.

Пчелы совершенно лишены настоящего слуха, поэтому «гудящие полеты» в окрестностях кормового участка не могут восприниматься мобилизованными пчелами на слух и использоваться для ориентации. Однако полеты прекрасно воспринимаются визуально и могут оптимальным образом стимулировать способности пчел к распознаванию движения. «Гул» во время полетов является, вероятно, побочным результатом использования крыльев для создания турбулентности. Эта турбулентность, словно след судна на поверхности воды или завихрения за самолетом, может некоторое время устойчиво сохраняться в воздухе, удерживая феромоны из желез Насонова и снабжая вновь прибывших особей химическими указателями как дополнительными инструкциями.

Многие из элементов информационного обмена, используемого для мобилизации мини-роев на кормовые участки, наблюдаются также при «истинном» роевом поведении. Мини-рои сборщиц не попадают под такое же давление отбора, как настоящие рои, потому что судьба всей колонии находится в безопасности. По-настоящему роящуюся колонию нужно быстро привести в

новый дом, или же она погибнет (см. рис. 2.8). Возможно, поведение, используемое для мобилизации пчел к источникам пищи, развилось из «истинного» роевого поведения.



Рис. 4.29 Опытные сборщицы пыльцы в группе следующих их танцу особей, которые посетили тот же источник пыльцы, что и танцующая пчела

Мобилизация новичков на кормовые участки — очень сложное поведение, при котором пчелы в улье и в поле обмениваются друг с другом информацией. Цветы добавляют важные подсказки вроде ароматов, впитывающихся в тело танцующей особи, которые служат обонятельными указателями в дополнение к тому, что приносит ветер. При наличии достаточного количества природных ресурсов пчелиные колонии будут развиваться нормально, даже если упорядоченные танцы полностью дезориентированы опрокидыванием улья, устранением тем самым гравитации как контрольной точки и лишением танцующих пчел способности передавать информацию о направлении. Колония, окруженная достаточными и равномерно распределенными в пространстве ресурсами, не понесет ущерба от такого обращения и найдет достаточно цветов для удовлетворения своих потребностей путем случайного поиска и распознавания запахов. Передача информации в танце становится критически важной, когда ресурсы пространственно ограничены и не столь обильны. В таком случае целенаправленная мобилизация значительно улучшит сбор ресурсов.





5. Пчелиный секс и невесты-девственницы

Пока мы больше догадываемся, чем знаем наверняка о сексе в жизни медоносных пчел.

Половое размножение поддерживает разнородность и разнообразие признаков в популяции. При этом фенотипическая неоднородность достигается путем соединения яйцеклетки со сперматозоидом и комбинации их наследственного материала уникальным образом в генотип новой молодой особи — самки или самца. Медоносные пчелы не являются исключением из общего правила, однако, как и во многих других аспектах, они предстают перед нами с необычной стороны.

Организм самки обычно производит относительно немного гамет, но они крупные, богато снабжены питательными веществами и имеют большую цену для организма. Это биологическое значение «самки». С другой стороны, самцы производят крошечные сперматозоиды, и из-за того, что они редуцированы практически до «генотипа с моторчиком», они могут быть произведены в очень большом количестве. С «гамотехнической» точки зрения в любой популяции немногие самцы смогли бы оплодотворить всех самок.

Однако у медоносных пчел мы сталкиваемся с противоположной ситуацией. В любой колонии медоносных пчел на десять молодых маток, которых улей

способен вырастить на пределе своих возможностей, найдется от 5000 до 20 000 трутней.

Если не углубляться в эту проблему, на данном этапе, помимо причин такого дисбаланса (к чему мы вернемся вновь в последней главе), было бы интересно рассмотреть ситуацию, при которой у нас в популяции имеется одинаковое количество самок и самцов. Мы можем представить себе, что это приведет к конкуренции самцов за самок, потому что потребуется совсем немного самцов, чтобы произвести достаточно спермы для всех самок; таким образом, большинство самцов оказываются лишними. Конечно же, такая конкуренция известна в популяциях подобного рода, и она выражается в распознаваемых среди иных форм поведения брачных демонстрациях или турнирах между самцами.

В колониях медоносных пчел имеется по большому счету по тысяче самцов на одну самку. Конкуренция должна быть просто чудовищной, но, как мы увидим далее, проблема замечательно решается мирным путем.

Отвечая на вопрос «как пчелы делают это?», мы находим некоторые объяснения в необычных особенностях половых отношений у медоносных пчел. Изучение этого вопроса дало нам новые догадки в данной области биологии пчел и указало на пробелы в наших знаниях.

Лишь единицы из примерно миллиона дочерей, которых матка производит за всю свою жизнь, будут спариваться, потому что в «брачный вылет» отправляются исключительно молодые матки, и то лишь один-единственный раз в своей жизни. У трутней ситуация не намного лучше, а для подавляющего большинства из них она фактически оказывается гораздо хуже. Всего лишь несколько десятков особей, не более того, будут когда-либо участвовать в процессе спаривания. А потом они на месте расплачиваются за это своей жизнью.

Брачный вылет

Брачное поведение медоносных пчел окутано множеством мифов, главным образом из-за того, что его очень трудно наблюдать, и это придало ему особую таинственность. Сборы трутней, отмечающих места, где происходит спаривание, — это почти загадочное явление. Молодые трутни достигают половой зрелости примерно через неделю после появления на свет и год за годом собираются в одних и тех же местах, где летают в воздухе густыми шумными массами, ожидая прилета молодых маток.

Но как же матка, которую пчеловоды иногда перевозят в места, где она никогда до этого не бывала, находит скопление трутней? Почему не происходит агрессивной конкуренции между трутнями в их собственных ульях или же между трутнями из разных колоний во время их попыток спариться с матками? И почему рабочие пчелы остаются явно безразличными к захватывающим событиям, сопровождающим процедуру спаривания? Действительно ли колонии имеет смысл выращивать всего лишь нескольких новых маток, а затем позволять этим ценным особям, от которых зависит воспроизводство внутри колонии, уходить в одиночку в неизвестный опасный мир?

Вопрос встает за вопросом, а ответы на них появляются медленно и постепенно. Но в загадочном мире брачных отношений пчел все же установлены некоторые контрольные точки. Например, скопления трутней наблюдались во многих частях света, они могут занимать территорию от 30 до 200 м в

поперечнике. Они образуются на местности, где обычно имеются отчетливо видимые, явно привлекающие трутней особенности. Такими особенностями могут быть большие деревья, или объекты, темнеющие на горизонте на фоне ясного неба, или светлые промежутки в темном ограждении. В качестве возможного ориентира предполагалась текущая вода.

Однако удивительно то, что такие скопления не имеют существенного значения, потому что спаривание будет происходить и там, где никогда не замечалось никаких скоплений трутней. В связи с этим можно полагать, что скопления трутней — это результат их агрегационного поведения, стимулируемого наличием ориентиров. Если имеются достаточно заметные ориентиры, образуется скопление трутней; если же их нет, спаривание все равно произойдет.

Даже в тех областях, где обнаруживались скопления трутней, можно наблюдать, что летающая масса трутней не привязана строго к своему местоположению, а относительно быстро передвигается на местности. Замечалось, что скопления разлетаются, вновь собираются через короткое время в другом месте, разлетаются и опять появляются уже в третьем месте. Похоже, что область, где появляются скопления трутней, охвачена широко раскинувшейся сетью трутней, в которой время от времени формируются плотные скопления.

Покинув улей, трутни не остаются все время в воздухе, как это предполагали ранее. Их можно найти отдыхающими среди растительности на земле, или же на листьях и ветках деревьев (рис. 5.1), причем не только во время так называемого изгнания трутней, когда в конце брачного сезона трутней выгоняют из ульев (рис. 5.2).

Так чего же ожидают трутни, которые сидят или летают за стенами улья? Конечно же, молодых маток.

Девственные матки, возраст которых составляет около недели, покидают свои ульи один или несколько раз на время, обычно составляющее лишь несколько минут (но возможно, что и до часа), и после успешного спаривания возвращаются в свои колонии. Матка может покидать улей для брачных вылетов несколько раз и продолжает полеты, пока не наполнится ее семяприемник. Отдельно взятый трутень может произвести до 11 млн сперматозоидов. В конце одного брачного вылета матка сохранит максимум 6 млн сперматозоидов, но это лишь около 10 % всех сперматозоидов, которыми она в итоге окажется оплодотворена. Она сохраняет их в своем семяприемнике и уносит в родной улей. Сперма сохраняет жизнеспособность в семяприемнике матки на протяжении нескольких лет ее жизни — это природный банк спермы, из которого оплодотворяется около 200 000 яиц в год.

Трутни покидают улей с позднего утра до середины дня одновременно с матками, которые выходят из улья в это же время. И если молодые матки, когда их первый полет прошел успешно, не должны вновь покидать улей, трутни вылетают из него каждый день независимо от того, находятся ли рядом молодые матки или нет. Ежедневные полеты трутней в большинстве случаев предпринимаются без спаривания и являются указанием на значительную конкуренцию между трутнями из разных колоний в любой конкретной местности. Однако ежедневный массовый исход трутней из улья, который растягивается на несколько недель и чаще всего

оказывается безрезультатным, уменьшает риск не встретить молодую матку, вылетевшую из гнезда, — усилия огромны, но вероятная награда в виде возможности стать отцом тысяч пчел достаточно велика.



Рис. 5.1 Трутни — очень эффективные летательные аппараты, но они не летают безостановочно. Их можно обнаружить отдыхающими среди растительности даже во время брачного сезона



Рис. 5.2 Трутни становятся лишними в конце брачного сезона. Те из них, что остались, больше не получают корма, изгоняются из улья и умирают

Огромные вложения в количество трутней и их полетную активность могут быть неразрывно связаны с отсутствием агрессии трутней друг к другу. Интересная противоположность обнаруживается у одиночных видов, где конкуренция между самцами протекает на уровне самих половых клеток (это процесс, известный как «конкуренция спермы»): внутри женских половых органов происходит физическое соревнование между сперматозоидами за доступ к яйцеклетке. Здесь же секрет успеха заложен в большом количестве спермы, благодаря которому происходит оплодотворение.

В суперорганизме пчелиной колонии трутни фактически являются летающими носителями спермы. Они массово перемещаются в места спаривания, и их функция такая же, как у отдельных сперматозоидов в процессе конкуренции спермы в теле самки одиночного вида: устранение соперников путем подавляющего численного превосходства.

Оказавшись за пределами улья, матки пользуются обонятельной приманкой, которая сильно привлекает трутней. Но только за пределами улья. Внутри гнезда они игнорируют друг друга, хотя неделями живут на расстоянии одного прикосновения (рис. 5.3), и размножения не происходит.

По результатам генетических исследований известно, что матка будет спариваться с множеством трутней во время своего брачного вылета, который может стать единственным полетом в ее жизни. В полете трутни приближаются к девственным маткам против ветра, привлеченные «маточным веществом», которое источают ее верхнечелюстные железы. Внутри гнезда это же самое вещество подавляет развитие яичников у рабочих особей.



Рис. 5.3 Девственные матки и трутни живут в улье в платонических отношениях друг с другом

Как только трутни заметили летящую молодую матку, они быстро следуют за ней, ориентируясь при помощи зрения, и все выглядит так, словно они прицеплены к матке невидимой нитью. Если они догоняют ее, то схватывают матку ногами и прикрепляются к ее половым органам своим совокупительным аппаратом. Они выдвигают наружу около 50 % эндофаллуса, после чего лишь пассивно висят на матке. Как только трутень пассивно повис, полное выдвижение эндофаллуса (рис. 5.4) и перемещение сперматозоидов осуществляет сама матка путем сильного сокращения мускулатуры своего брюшка.

В результате такого процесса брюшко трутня обычно разрывается, иногда с явно слышимым треском, пока пара еще находится в воздухе. Разрыв брюшка трутня приводит к его немедленной смерти. Эндофаллус, часть мужского полового органа, вначале остается прикрепленным к телу матки. Он образует так называемый знак спаривания [5], очень привлекательный для преследующих матку трутней, и состоит из секрета придаточных желез, хитинового стержня эндофаллуса и окрашенных в оранжевый цвет рожек с липким (отражающим УФ-лучи) покрытием (см. рис. 5.4).

Крепко прицепившийся эндофаллус (рис. 5.5) является не чем-то вроде пояса верности, блокирующего доступ к матке другим трутням, а его прямой противоположностью: запах знака спаривания и его специфичный характер отражения ультрафиолетовой составляющей солнечного света, к которой глаза трутней особенно чувствительны, приманивают к матке еще больше трутней. Они убирают пробку (как предполагается) и после спаривания заменяют ее своей собственной.

Весьма примечательно, что успешные трутни оставляют сигнал, чтобы показать своим последователям путь к спариванию. Каково возможное преимущество, которое они могут извлечь из своего «дружелюбия», а также из полного отсутствия агрессивной конкуренции? Вероятный ответ на этот вопрос изложен в главе 9.

Лежащие на земле скопления трутней размером с кулак с маткой в середине — вполне обычное зрелище в брачный сезон. Спаривающийся дуэт — матка (плохой летун по сравнению с рабочими пчелами) и пассивный трутень, которого она несет на себе, — не особенно хорошо чувствует себя в воздухе и часто садится на землю. Это привлекает других трутней, надеющихся, что им также удастся спариться. Все другие виды, родственные медоносным пчелам, вроде шмелей, ос и муравьев, спариваются на земле (рис. 5.6).

Многие вещи, связанные со спариванием у медоносных пчел, остаются неизвестными. Например, важен вопрос о том, действительно ли большинство особей в колонии, а именно рабочие пчелы безразличны и безучастны в важнейших отношениях между матками и трутнями?



Рис. 5.4 Трутень выдвинул свой крупный совокупительный орган. Большой белый пузырь содержит сперматозоиды. Два загнутых вниз крючка закрепляют трутня на матке во время спаривания



Рис. 5.5 После успешного спаривания часть эндофаллуса остается в половом отверстии матки и приносится в гнездо после брачного вылета как знак того, что оплодотворение произошло

Рабочие пчелы в роли подружек невесты

Брачный вылет — это предприятие, чрезвычайно опасное как для матки, так и для всей колонии, для которой матка является, по сути, единственной «летучей гаметой». На пчел во время полета много кто охотится. И здесь стоит подумать не только о «пчелином волке», крупной осе [6], самки которой ловят одиноких пчел и зарывают их в трубках под землей, чтобы снабдить кормом своих личинок. Многие птицы ловят медоносных пчел и учатся без вреда для себя справляться с их жадами. Стоит ли позволять этой одинокой молодой матке, этому тонкому волоску, на котором висит будущее колонии, результату объединенных усилий всех пчел колонии, отправляться совсем одной в опасный мир за стенками улья?

Подобную ситуацию трудно представить. Пчелиные колонии выработали оптимальные решения для любых мыслимых проблем, поэтому можно задаться вопросом: возможно ли, что пчелы не нашли надежного способа провести ответственное мероприятие, от которого зависит будущее улья? Явление, известное пчеловодам как «массовые ориентировочные облеты», отчасти дает ответ на этот вопрос. Маленькие пчелиные рои группируются перед ульем в определенное время года, и только в то время суток, когда ожидается вылет молодых маток и трутней. На входе в улей можно видеть целые облака пчел, которые непрерывно взлетают и садятся (рис. 5.7).

Одно из предполагаемых объяснений этого поведения — ориентировочные облеты молодых пчел. Другое объяснение основано на простых экспериментах и внимательных наблюдениях и подробно изложено ниже: массовые ориентировочные облеты имеют совершенно иной, конкретный смысл для процесса спаривания медоносных пчел.

- Если пометить молодых пчел, как только они появляются из улья, и зарегистрировать их поведение в то время дня, когда они совершают свои первые полеты, оказывается, что они покидают колонию, предпринимают свои первые ориентировочные облеты и возвращаются обратно в течение всего обычного времени полетов между восходом и закатом солнца, а не только в ходе массовых ориентировочных облетов. И при этом во время массовых ориентировочных облетов не наблюдается концентрации меченых молодых пчел.
- Если поймать весь рой, участвующий в массовом ориентировочном облете, и исследовать его участников, то выяснится, что молодые пчелы, конечно, присутствуют в нем, но в небольшом количестве, чего и следует ожидать, если они сохраняют активность все время в течение дня. Однако большинство пчел в массовых ориентировочных облетах — старые опытные пчелы-сборщицы, на что указывают изношенные крылья и стертые волоски. Этим старым сборщицам, конечно, нет необходимости предпринимать ориентировочные облеты. И действительно, некоторые особи попали в этот рой прямо «с работы» и могут быть узнаны по нагруженным пыльцевым корзинам и наполненным нектаром зобикам.



Рис. 5.6 Образующие колонии перепончатокрылые вроде ос или шмелей спариваются на земле, а в полете — никогда

- Массовые ориентировочные облеты происходят каждый день в обычное время в колониях, где есть только старые пчелы-сборщицы.
- Массовых ориентировочных облетов не происходит в колонии, где на протяжении нескольких недель не было матки, но куда регулярно добавлялись молодые пчелы в количестве, близком к нормальному темпу рождаемости при наличии матки.
- Если лишенную матки колонию, в которой не происходит массовых ориентировочных облетов, снабдить маткой, то облеты начинаются с первого же дня ее присутствия.

* * *

5 []В отечественной литературе по пчеловодству также применяется термин «шлейф».

6 Филант (*Philanthus triangulum*).



Рис. 5.7 Во время брачного сезона перед ульями происходят так называемые массовые ориентировочные облеты. Интенсивность сбора пищи в этот период значительно снижена



Рис. 5.8 Девственная матка, сопровождаемая группой рабочих пчел, покидает улей, чтобы отправиться на брачное свидание

- Массовые ориентировочные облеты происходят только в то время года, когда бывают полеты трутней и когда молодые матки покидают свои колонии в ходе брачных вылетов. До и после этих событий колония выращивает множество новых рабочих пчел, которым нужно предпринять нормальные ориентировочные облеты, но которые никогда не образуют рои, участвующие в массовых ориентировочных облетах.
- Деятельность колонии по сбору корма временно, однако заметно менее активна в период осуществления массовых ориентировочных облетов.

Теория о том, что массовые ориентировочные облеты представляют собой ориентировочные полеты молодых пчел, явно несостоятельна. Что же тогда является причиной этих облетов, если они происходят только в присутствии матки?

Если набраться терпения, то можно стать свидетелем того, как молодая матка выбирается из улья для своего брачного вылета, и увидеть, как она ползет ко входу, сопровождаемая свитой, насчитывающей до 20 рабочих пчел, прежде чем вылетит вместе с целой группой (рис. 5.8).

Массовый ориентировочный рой, совпадающий с этим вылетом матки и ее свиты, также исчезает, чтобы вновь появиться перед ульем в момент возвращения матки (рис. 5.9). Если матка не появляется и улетает из улья, массовый ориентировочный рой распадается в течение примерно получаса, но вновь появляется на следующий день, чтобы повторить представление.



Рис. 5.9 При возвращении в гнездо, как и в момент вылета, матку сопровождает группа рабочих пчел

После возвращения и посадки вместе с сопровождающей ее группой рабочих пчел матка немедленно возвращается в безопасный улей. Многие пчелы из недавно образовавшегося роя, участвовавшего в массовом ориентировочном облете, также уходят в улей (рис. 5.10), и массовый ориентировочный рой быстро распадается.

Матка, возвращающаяся из успешного брачного вылета, зачастую будет нести на себе эндофаллус трутня, пожертвовавшего собой в последнем спаривании, прикрепившись к ее половым органам (рис. 5.11).

Этот знак спаривания у матки удаляется рабочими пчелами из ее свиты перед возвращением в улей (рис. 5.12) или сразу после того, как она окажется внутри гнезда (рис. 5.13).

Что именно происходит в поле и какую роль играют рабочие пчелы, которые сопровождают матку, по-прежнему неизвестно. Однако картина постепенно проясняется благодаря анализу большого объема зарегистрированных наблюдений отдельных пчеловодов.

Пчеловод, не зависящий от искусственного осеменения маток, может выбирать из двух способов оплодотворения маток в своих ульях: (1) местное спаривание, когда он ожидает результата от молодых маток и трутней, полагаясь на наличие развитых колоний, уже поселившихся в данной местности; (2) перевозка молодой матки с «мини-колонией» из нескольких сотен рабочих пчел, размещенных в маленькой коробке для спаривания (рис. 5.14), на так называемую станцию для спаривания маток, где имеются большие колонии с множеством трутней.



Рис. 5.10 Только что оплодотворенная матка садится и входит в улей вместе со своей свитой. В следующий раз она сможет покинуть его лишь через год, в сезон роения

Интересно, что в случаях местного спаривания потеря маток происходит редко, и фактически каждая матка возвращается в улей оплодотворенной и здоровой после брачного вылета. С другой стороны, примерно одна из трех маток, которые были перевезены в другую местность и вылетели из мини-колоний, была потеряна. В естественных условиях такая 30 %-я потеря была бы потенциально серьезной проблемой, если помнить, как мало маток выращивает в тот или иной сезон каждая колония.

Что же вызывает эти различия в выживаемости маток? Может быть, численность и способности группы, сопровождающей матку в ее полете? Вылет матки, возглавляемый рабочими пчелами, имел бы существенный смысл. Матки

совершенно ничего не знают о местности за стенами улья или обладают, самое большее, общим впечатлением, полученным во время нескольких ориентировочных облетов. Опытные пчелы-сборщицы знакомы с географией мест своего обитания и могут стать проводниками, особенно при возвращении в улей, который они недавно покинули. В целях безопасности матки это возвращение должно быть быстрым и прямым. Молодые матки — самая ценная продукция, которую производит колония медоносных пчел, и вопросу их безопасности следует уделять серьезное внимание.



Рис. 5.11 Иногда матка возвращается в гнездо, неся на себе как знак спаривания часть эндофаллуса последнего из трутней, с которым она спаривалась

Маленькая синица, привлеченная пятнышком летящей матки на фоне светлого неба, может представлять угрозу для воспроизводства в масштабах колонии. Групповые полеты могут не только помочь ориентироваться, но и обеспечить определенную степень защиты благодаря «эффекту косяка сельди». Чем больше численность рабочих пчел, населяющих места спаривания, тем лучше будет защита благодаря этому эффекту: наблюдения подтверждают, что все матки из крупных колоний обычно возвращаются из своих брачных вылетов, а в маленьких колониях выживают лишь две из трех.

Можно было бы предположить еще более активную роль рабочих пчел в процессе спаривания: известно, что, если посадить молодую матку на листья под открытым небом и она не улетит немедленно, в течение нескольких минут ее окружит небольшая группа рабочих пчел, хотя матка может находиться в сотнях метров от ближайшего улья. Трутней, привлеченных готовой к спариванию маткой и прилетевших вскоре после рабочих пчел, будут настойчиво отгонять и преследовать, когда они улетают. Преследование рабочими пчелами трутней могло бы показаться наблюдателю сходным с преследованием трутнями маток, если бы не были последовательно зафиксированы все этапы такого рода поведения.



Рис. 5.12 Если матке нужно быстро скрыться в гнезде, знак спаривания удаляется там, а не снаружи

Задача рабочих пчел не ясна, и при этом неизвестно, является ли это поведение исключением или правилом. Может оказаться, однако, что рабочие особи, тесно связанные с маткой, дают некоторым трутням доступ к ней, а другим — не дают. Предположение о том, что рабочие особи выбирают трутней для спаривания с маткой, ставит несколько интереснейших вопросов для будущих исследований. Является ли это еще одной мерой против инбридинга? [7]

После брачного вылета матка покинет гнездо в следующий раз не раньше чем через год, когда ее колония вырастит новую матку, и поведет рой последователей на поиск нового дома. Сперматозоиды, полученные маткой при первом спаривании, сохраняют жизнеспособность годами. Однако если запас спермы истощится, матка будет откладывать только неоплодотворенные яйца, из которых развиваются трутни, и ее роль в бессмертии колонии будет сыграна до конца.

* * *

7 Инбридинг — спаривание животных, приходящихся друг другу близкими родственниками.



Рис. 5.13 Рабочая пчела удаляет знак спаривания с полового отверстия матки



Рис. 5.14 Пчеловоды устраивают спаривание свободно летающих молодых маток на так называемых станциях для спаривания маток, где мини-колония,

состоящая из молодой матки и нескольких сотен рабочих пчел, выпускается там, где постоянно обитают колонии с многочисленными трутнями

Целые животные в роли гамет

Но давайте вернемся к вопросу выращивания сексуально активных особей в колонии: первый знак того, что колония начала производить трутней и маток (если считать улей суперорганизмом, они фактически представляют собой «целых животных в роли гамет»), наблюдается в изменениях архитектуры сотов. Матки выращиваются в маточных ячейках, которые обычно строятся в небольшом количестве вдоль края сотов. Личинки, которые живут в этих царских условиях, вначале неотличимы от тех, что превратятся в будущих рабочих. Однако особый рацион из «маточного молочка», на котором выращиваются личинки в маточных ячейках, способствует их развитию в маток. Со старой маткой обращаются уже не так хорошо. Ей дают все меньше и меньше маточного молочка, и в итоге ей приходится частично питаться медом и худеть, готовясь к вылету из улья с первичным роем рабочих пчел. Примерно через неделю после того, как старая матка вылетает почти с половиной колонии в составе первичного роя, из своей ячейки появляется первая из нескольких молодых маток (рис. 5.15).

Молодые матки, которые наткнутся друг на друга в гнезде, будут сражаться до тех пор, пока одна из них не погибнет (рис. 5.16). Выращивание молодых маток, которые затем убивают друг друга, не особенно продуктивно; значительной части состязаний такого рода удастся избежать, когда первая из появившихся молодых маток быстро покидает гнездо, как это сделала до нее старая матка, но с другой частью исходной колонии в виде вторичного роя. Иногда к вторичному рою присоединяется вторая матка, появившаяся на свет вскоре после первой. Плачевный итог этого — простой перенос неизбежной смертельной дуэли в другое место.



Рис. 5.15 Новая матка появляется на свет. Однако ее выход из ячейки, как и все остальное в улье, происходит в полной темноте

Трагическую схватку между ценными молодыми матками иногда предотвращает другой замечательный поведенческий механизм: матка, появляющаяся первой, вступает в вибрационный диалог с маткой, еще запечатанной в своей ячейке. Сигналы, используемые при этом способе общения, достаточно громкие, чтобы их можно было услышать на некотором расстоянии от улья. Родившаяся первая матка «тюкает», как только появляется из своей ячейки. Рабочие пчелы, помогающие появиться на свет следующей матке, замирают, получив этот сигнал. Иногда на «тюканье» отвечает «кваканьем» матка, еще находящаяся в своей ячейке. Любопытный дуэт задерживает появление второй матки и позволяет избежать конфликта, который последовал бы, если бы она вывелась.



Рис. 5.16 Когда встречаются две молодые матки, они устраивают смертельный поединок, в котором беспощадно используются ядовитые жала

На появление трутней также указывают архитектурные изменения в сотах. Когда нет причин выращивать трутней, которые вне времени спаривания были бы просто требующими кормления бесполезными ртами и ущербом для ресурсов колонии, рабочие пчелы строят ячейки сотов диаметром 5,2–5,4 мм. Однако если им необходимы трутни, по краю сотов пристраивается несколько тысяч дополнительных ячеек, которые имеют диаметр 6,2–6,4 мм и составляют около 10 % от общего числа ячеек в колонии (рис. 5.17).

Матка пользуется передней парой ног для измерения размера ячеек. Если она отыскивает ячейку малого диаметра, то откладывает оплодотворенное яйцо, из которого разовьется женская особь; если она находит большую ячейку, то откладывает неоплодотворенное яйцо, из которого разовьется трутень. Механизм полового аппарата пчелиной матки, который может позволить нескольким сперматозоидам достичь яйца или же предотвратить это, должен находиться под очень надежным контролем. Однако даже не матка, а скорее рабочие особи колонии принимают решение, касающееся пола потомства и возможных последствий. Матка — это просто их инструмент.

Поддержание высоких стандартов.

Избавление от неподходящих маток

Колония решает, когда выгодно заменить матку. Как правило, заменяется старая матка. Это логично, потому что запасы сперматозоидов, которые были созданы во время брачного вылета, рано или поздно окажутся исчерпанными. Матка выделяет особый феромон. Пчелы из свиты, группирующиеся вокруг матки, часто облизывают ее тело и собирают запах матки с поверхности ее тела (рис. 5.18). Затем эти пчелы распространяют ее феромон по всему улью посредством происходящего между рабочими особями непрерывного обмена пищей, а вместе с этим — и информацией о присутствии и состоянии матки.

Если концентрация маточного вещества опускается ниже определенного уровня, что бывает, когда матка стареет, выращивается свищевая матка.

Инициирование процесса замены матки не требует возникновения чрезвычайной ситуации. К замене матки могут привести незначительные увечья, которые выглядят достаточно тривиальными для наблюдателя-человека. Матка без ноги, если это не передняя нога, используемая для определения размера ячейки (рис. 5.19), не считается неполноценной и способна гарантировать появление следующего поколения, несмотря на эту потерю. Однако очевидно, что стандарт для совершенной матки очень высок и небольшое отклонение от нормы может запустить процесс выращивания новой матки с предсказуемым угасанием старой. В период «тихой революции» старая матка может продолжать откладывать яйца, ее могут не тревожить еще долгое время даже после успешного брачного вылета новой матки.

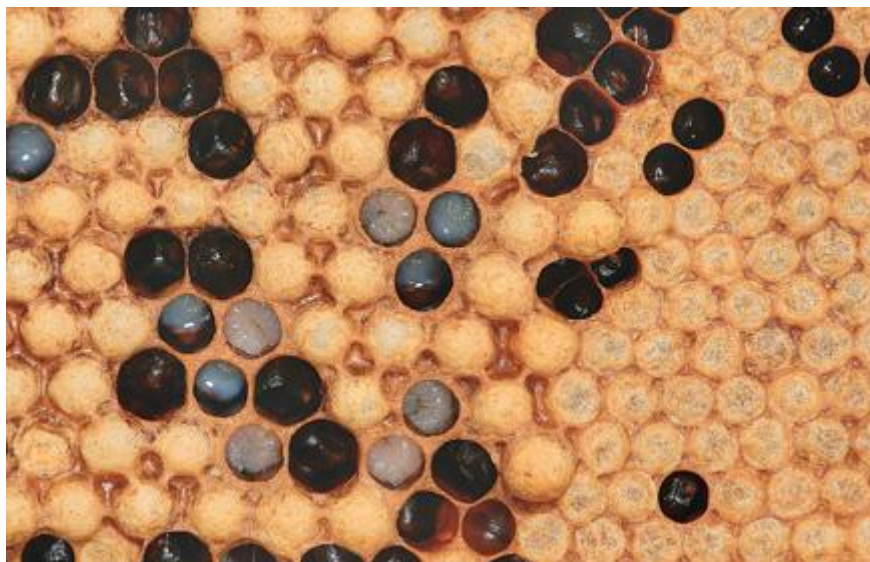


Рис. 5.17 Запечатанные расплодные соты с плоскими крышечками на ячейках рабочих особей (*справа*) и округлыми крышечками на трутневых ячейках (*слева*). Маленькие ячейки рабочих пчел и большие трутневые ячейки определяют поведение матки, откладывающей яйца. Она откладывает оплодотворенные яйца в маленькие ячейки, а неоплодотворенные — в большие



Рис. 5.18 Рабочие пчелы из свиты матки облизывают ее тело и глотают ее феромон. Посредством трофаллакиса (обмена пищей между пчелами) маточное вещество распределяется по всей колонии



Рис. 5.19 Эта пятиногая матка не удовлетворяет критериям совершенства, обязательным для ее колонии, и рабочие пчелы начали «тихую революцию»: они вырастили новую матку

«тихую революцию»: они вырастили новую матку



Рис. 5.20 Если матка внезапно погибнет, из старого соскобленного воска строится запасная маточная ячейка и как можно быстрее выращивается свищевая матка

Ячейки свищевых маток отличаются от тех, которые используются для выращивания нормальной матки; они не висят вдоль края сота, а построены в его середине. Ячейки свищевых маток изготавливаются путем расширения стенок ячейки сота нормального размера (рис. 5.20).

Процесс замещения также действует в критической ситуации — например, при внезапной смерти матки, но только в том случае, если в этот критический момент в колонии имеются личинки. Все личинки, возраст которых составляет 1,5–3 дня, обладают потенциальной возможностью стать маткой, если перевести их на специальную диету, а ячейки расширить и преобразовать в маточники. В таких критических ситуациях зачастую не хватает времени, чтобы активизировать восковые железы на брюшках рабочих пчел, необходимые для производства свежего воска для ячеек, поэтому для того, чтобы построить ячейки свищевых маток, соскребается и повторно используется в работе старый воск. Если матка

умирает, а расплод соответствующего возраста отсутствует, это означает конец колонии. В целом же медоносные пчелы избегают такой ситуации.

Молодая свищевая матка выводится и отправляется в свой брачный вылет, а наследственный материал, с которым она возвращается, гарантирует непрерывное изменение генофонда, который будет определять свойства колонии.



6. Маточное молочко — пища-созидатель в пчелиных колониях

Из выделений желез взрослых медоносных пчел их личинки получают питание, функция которого сопоставима с материнским молоком у млекопитающих.

Медоносные пчелы — это насекомые, которые в ходе своего развития претерпевают полное превращение. Его этапы хорошо различимы: яйцо, несколько личиночных стадий, куколка и, наконец, взрослая пчела. Пчелы следуют одному из стандартных путей метаморфоза насекомых. Личинки насекомых получают питание из растительных или животных тканей, которые они собирают самостоятельно или которыми их обеспечивают взрослые особи.

Медоносные пчелы вскармливают своих личинок выделениями, которые пчелы-няньки вырабатывают из специальных желез, расположенных у них в голове, — своего рода молоком суррогатной матери. Эта пища, производимая по требованию, дает возможность управлять природой получающихся в итоге взрослых особей; выращивание новой матки — один из самых поразительных способов использования этой возможности выбора.

Летом матка ежедневно откладывает от 1000 до 2000 яиц — каждое в свою собственную ячейку (рис. 6.1, 6.2). Со скоростью от одного до двух яиц в минуту матка каждый день откладывает их в количестве, почти равном весу ее собственного тела. В переводе на человеческие мерки это означало бы примерно 20 младенцев в день в течение лета. Ячейки тщательно очищаются молодыми пчелами, прежде чем в них будут отложены яйца (рис. 6.3).

Личинки

После трехдневного эмбрионального периода развития внутри отложенного яйца крошечная личинка покидает его (рис. 6.4, 6.5).

Пути развития рабочих пчел, трутней и маток заметно отличаются друг от друга. Все они проходят через пять личиночных стадий (рис. 6.6, 6.7, 6.8), но время их развития различно: оно промежуточное у рабочих (рис. 6.9), самое большое у трутней (рис. 6.10) и самое малое у маток (рис. 6.11). Прирост веса у личинок просто поразителен. Всего лишь за пять дней они увеличивают вес своего тела в тысячу раз. В переводе на человеческие мерки это означает, что новорожденный ребенок в возрасте пяти дней весил бы 3,5 тонны!



Рис. 6.1 Матка незадолго до кладки яйца. Рабочие пчелы помогают направить кончик ее брюшка так, чтобы она могла попасть задним ходом в выбранную ячейку

Возможно, быстрое развитие матки является своего рода соревнованием на время между молодыми матками: та, что выведется первой, получит возможность уничтожить своим жалом будущих конкурентов в их ячейках.



Рис. 6.2 Здесь матка опустила свое брюшко до самого дна ячейки, чтобы отложить в нее яйцо

Личинка на последней стадии развития у всех трех типов пчел очень крупная и, вытянувшись, заполняет ячейку целиком. На этой стадии она окутывает себя внутри ячейки коконом при помощи нити, секретлируемой специальной железой, а рабочие пчелы снабжают ячейку восковой крышечкой (рис. 6.12), под которой происходит метаморфоз через стадию куколки во взрослую пчелу. Крышечка ячейки пористая, поэтому через нее возможен газообмен, а химические сигналы могут проходить в обоих направлениях.



Рис. 6.3 Молодая рабочая пчела тщательно очищает пустую ячейку в расплодном гнезде, подготавливая ее к кладке яйца маткой

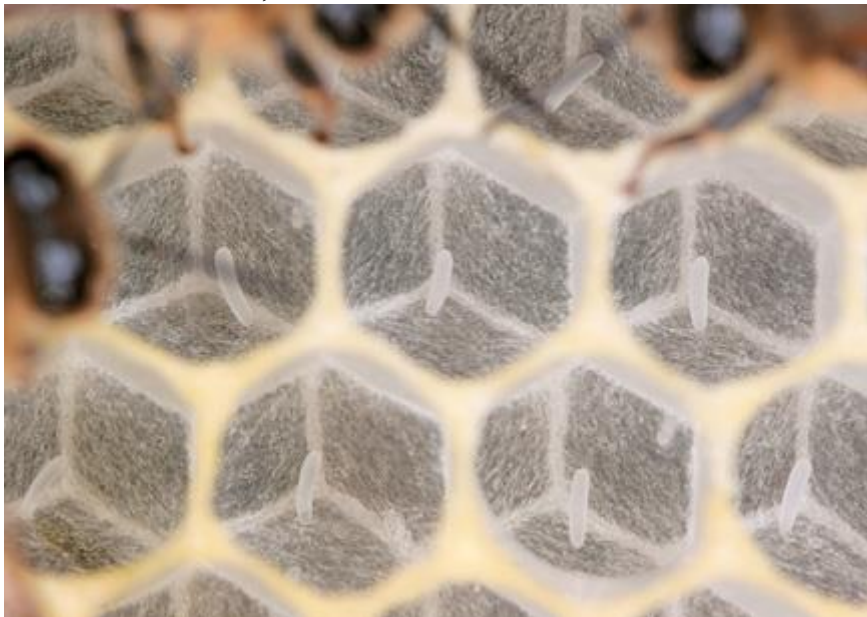


Рис. 6.4 Занятые яйцами ячейки в расплодном гнезде. Недавно отложенные яйца вначале стоят вертикально, затем медленно наклоняются вниз и лежат на боку на дне ячейки



Рис. 6.5 Пчелиный эмбрион развивается внутри яйца в течение трех дней (слева). Затем выводится маленькая личинка пчелы (в центре), которую немедленно обеспечивают маточным молочком (справа)

Пчелиные личинки, вылупившиеся из яиц, оказываются в раю, потому что пчелы-няньки снабжают их ячейки густым супом из маточного молочка. Это смесь выделений, компоненты которой производятся верхнечелюстными и глоточными железами в голове пчелы. Маленькие капельки маточного молочка выдавливаются из отверстий на внутренней стороне жвал в ячейки, где находятся личинки (рис. 6.13). Пчелы-няньки — это обычно молодые пчелы возрастом 5–15 дней; они потребляют значительное количество пыльцы, чтобы обеспечить необходимым сырьем свои железы, производящие маточное молочко. Эти железы атрофируются у рабочих пчел, не выделяющих маточного молочка, — один из примеров гибкости во многих отношениях, проявляемой членами суперорганизма пчелиной колонии.

Молодых личинок изначально вскармливают исключительно маточным молочком, выделяемым пчелами-няньками. Они сидят только на созидательной диете. Подобная форма вскармливания самых молодых особей встречается у млекопитающих. Но пчелы питаются не материнским молоком, а его суррогатом, производимым их сестрами (рис. 6.13).

За время своей личиночной стадии личинка пчелы съест около 25 мг, или 25 микролитров, маточного молочка. Если в течение года его будут вырабатывать 200 000 пчел из колонии, общее количество маточного молочка составит примерно пять литров в год.

Как вырастить матку?

По мере того как личинки становятся старше, к их рациону из маточного молочка подмешивается все больше и больше пыльцы и меда, а последние личиночные стадии вообще не получают никакого маточного молочка. Личинки, которые выкармливаются маточным молочком на протяжении своего развития, превращаются в маток (рис. 6.14), хотя это не единственный фактор, который определяет, станут ли личинки рабочими пчелами или матками; состав маточного молочка также меняется: 35 %-е содержание сахаров-гексоз приводит к появлению маток, а простые рабочие разовьются, когда содержание этого компонента составляет только 10 %. Программу развития пчелиных личинок явно можно переключить «сладостью».



Рис. 6.6 Мелкие личинки питаются желеобразной пищей, так называемым маточным молочком, которое выделяется железами в головах пчел-нянек



Рис. 6.7 Более крупные личинки поедают все больше и больше пыльцы и меда



Рис. 6.8 На десятый день своей жизни личинки распрямляются и начинают прядь вокруг себя кокон. Рабочие пчелы запечатывают ячейку восковой крышечкой



Рис. 6.9 Молодая пчела покидает свою колыбель



Рис. 6.10 Трутень, появляющийся на свет. Крышечка ячейки открывается выводящейся пчелой изнутри, и ей помогают рабочие, которые подгрызают крышечку снаружи



Рис. 6.11 Новая матка покидает специально построенную ячейку, в которой она развивалась



Рис. 6.12 Рабочие пчелы запечатывают ячейки восковыми крышечками, когда начинается стадия куколки. Метаморфоз пчелы протекает в строгом уединении

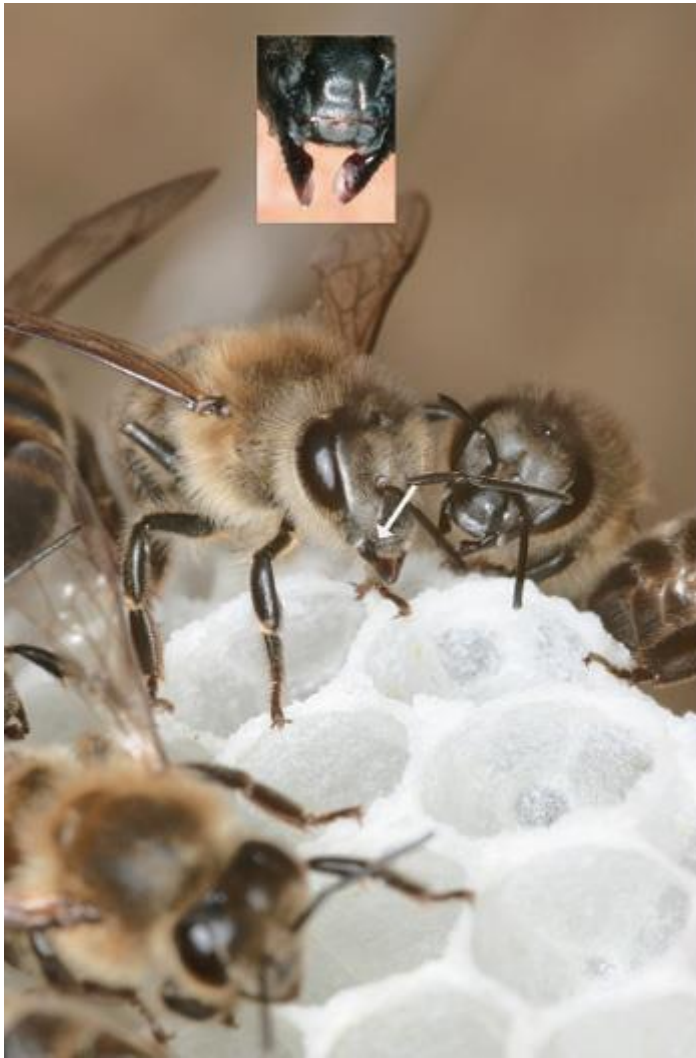


Рис. 6.13 Пчелы-няньки производят маточное молочко для своих братьев и сестер из желез, расположенных в голове. Молочко выделяется на внутренней стороне оснований жвал (*показано стрелкой*), собирается на их кончиках (см. *вставку*) и помещается в ячейки с личинками



Рис. 6.14 В отличие от личинок рабочих пчел и трутней личинки, развивающиеся в маток, выкармливаются исключительно маточным молочком,

даже когда они уже большие. Отверстие маточной ячейки обращено вниз (фото сделано снизу), но липкое молочко предотвращает выпадение личинки

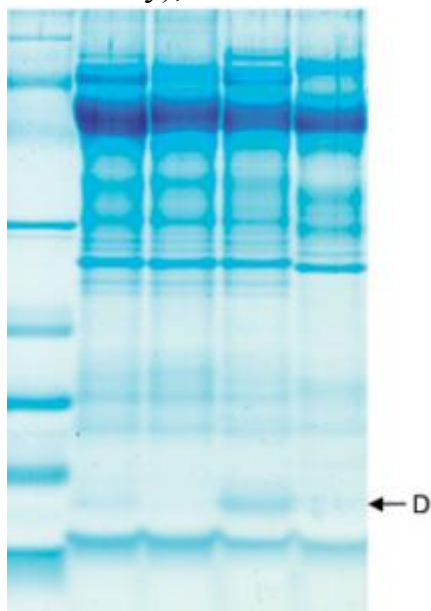


Рис. 6.15 Электрофоретическое разделение компонентов маточного молочка демонстрирует сложную молекулярную природу этого вещества. Отдельные горизонтальные линии на гелях представляют собой различные белки. Полоса, отмеченная буквой *D*, — это дефензин, белок, который защищает личинок от заразных болезней. На этом рисунке тестовый образец, обработанный в *левой колонке*, — смесь известных веществ, которые служат для калибровки. Другие четыре разделительные колонки — образцы маточного молочка различных рас пчел. Дефензин, упомянутый в тексте и отмеченный здесь *стрелкой*, присутствует у всех рас медоносных пчел

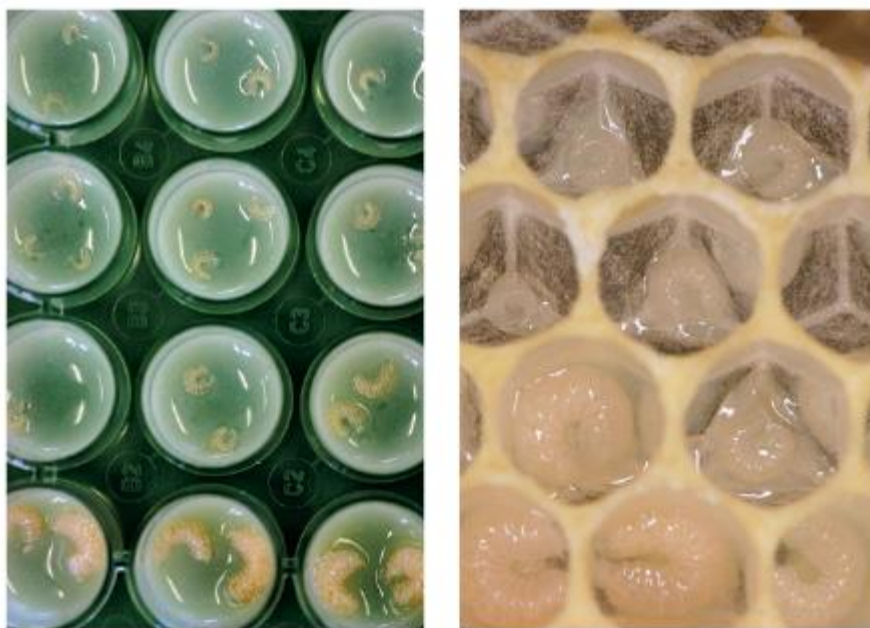


Рис. 6.16 Медоносных пчел можно искусственно вырастить из маленьких вылупившихся личинок через стадию куколки до появления взрослой особи (*слева*) и таким образом имитировать условия расплодного гнезда (*справа*)

Маточное молочко — это лишь один из «факторов окружающей среды», которые будут определять развитие личинок в маток или рабочих особей.

Бесплодные рабочие и плодовые матки представляют собой две касты внутри пчелиной колонии, и путь их развития определяется рационом. Кроме того, пчелы-няньки посещают личинок-маток примерно в десять раз чаще, чем личинок рабочих пчел. Личинки, которые развиваются в направлении маток, получают большее количество маточного молочка и значительно чаще. Различие в количестве, а также в качестве рациона запускает сложный каскад биохимических реакций, а интенсивность и распределение синтеза гормонов по времени у личинок играют решающую роль в формировании существенных морфологических различий между этими двумя кастами.

Маточное молочко — как пища-созидатель в улье и пусковой момент для различных путей развития пчелиных каст — находится под контролем самих пчел и представляет собой пример уникальности пчелиной колонии: пчелы определяют собственные условия развития. Маточное молочко также чрезвычайно важно для здоровья пчелиной колонии. Как и материнское молоко у млекопитающих, маточное молочко обеспечивает личинок пчел иммунитетом против бактериальных инфекций на первой стадии их жизни. Один из самых распространенных путей заражения личинок — вторжение патогенов через их кишку, но здесь заразным болезням противостоят маточное молочко и его защитные белковые компоненты.

Станция разведения медоносных пчел

Значение некоторых составляющих, обнаруженных в ходе анализа маточного молочка (рис. 6.15; см. также рисунки в прологе), применительно к развитию и здоровью пчел пока еще не объяснено.

Медоносных пчел можно искусственно вырастить в лаборатории с момента появления личинки из яйца (рис. 6.16) через все личиночные и куколочные стадии до взрослой пчелы. Роль, которую различные компоненты маточного молочка играют в развитии, определении принадлежности к касте и здоровье пчел, можно изучить в этих условиях путем экспериментальных манипуляций.





7. Самый большой орган пчелиной колонии: устройство и назначение сотов

Свойства сотов — это неотъемлемая составляющая суперорганизма, которая вносит свой вклад в социофизиологию пчелиной колонии.

Гнездо медоносных пчел играет ключевую роль как видимое проявление суперорганизма пчелиной колонии. Его значение для функционирования колонии пчел оказывается гораздо глубже, чем то, что приходит на ум, когда речь идет о гнездах в целом, то есть укрытие, построенное из материалов, взятых в окружающей среде. Соты пчелиного гнезда — это в некотором смысле часть самих пчел. Даже выражение «соты — это застывший образ поведения пчелы» отражает ситуацию не полностью. Отпечатки следов чаек на гладком песке морского побережья — это тоже застывшие образы поведения. Однако эти отпечатки не имеют дальнейших последствий для жизни чайки, если только они не привлекают хищников. В противоположность им, соты как «следы пчел» определяют свойства и жизнь пчел. Представляя собой комбинацию уже готовых полостей, по крайней мере в местах с умеренным климатом, и восковых сотов, гнездо — это не только жилое пространство, продовольственный склад и детская комната, но и неотъемлемая часть суперорганизма: скелет, орган чувств, нервная

система, хранилище памяти и иммунная система. Сот и воск, из которого он построен, не только полностью созданы пчелами, но и являются неотделимой частью их жизни и тесно связаны с функционированием суперорганизма.

Соты — орган суперорганизма

Вещество, энергия и информация — три столпа, на которых строится вся жизнь. Физиология отдельных организмов описывает, как эти фундаментальные факторы организованы в пространстве и во времени. Физиологи обстоятельно исследуют силы и механизмы, которые контролируют и регулируют эти три очень разных составляющих жизни.

Соты — неотъемлемая часть пчелиной колонии, потому что множество особенностей их строения играет существенную роль в направлении потоков вещества, энергии и информации в улье. Гнездо — это не обычная окружающая среда в классическом смысле, к которой пчелы приспособились, следуя по своему эволюционному пути; будучи окружающей средой, созданной самими пчелами, оно попадало под действие движущих сил эволюции так же, как любой другой орган или признак пчел. Даже пчелы-сборщицы, которые покидают соты и отправляются в полет за кормом, проводят более 90 % своей жизни внутри них или на их поверхности. Значительная часть времени жизни, проведенного на сотах, предоставляет бесчисленные возможности для взаимодействия между пчелами и их сотами, которые вместе составляют суперорганизм.

В 1850 году великий французский физиолог Клод Бернар (1813–1878) сформулировал влиятельную идею о *milieu intérieur*, «внутренней среде» организмов, которая значительно отличалась от среды вне организма. Внутренний мир находится под очень точным управлением, тогда как внешний, *milieu extérieur*, не может контролироваться организмом. Регулируемое внутреннее состояние носит название «гомеостаз».

Но как же тогда расценивать ситуацию, когда гомеостаз распространяется на построенную самим организмом окружающую среду, как в случае медоносной пчелы? Различие между *milieu intérieur* и *milieu extérieur* больше не применяется в своем истинном смысле. Здесь нет четко узнаваемой модели Бернара, где заметна явная граница между *intérieur* и *extérieur*, потому что гнездо — это неотъемлемая часть еще большей сущности, суперорганизма пчелиной колонии. Гнездо со всеми его особенностями развивалось в процессе эволюции совместно с «пчелиной составляющей» суперорганизма. Свойства гнезда — это часть суперорганизма, и их вклад в социофизиологию и биологическую приспособленность пчелиной колонии равен вкладу самих пчел, взятых отдельно: например, в обмен веществ и информационный обмен. Так же как эволюция формировала нервную систему пчел, она придавала форму и гнезду с его сотами как части единого целого.

Фабрика воска

Медоносные пчелы сами производят материал для сотов, и в этом отношении они принадлежат к элите среди животных. Воск выделяется восемью группами желез, расположенных парами на вентральной стороне последних четырех сегментов брюшка пчелы. Эти места, под которыми лежат восковые железы, можно разглядеть как гладкие поверхности, так называемые восковые зеркала (рис. 7.1). Восковые железы развиваются медленно: им нужно несколько дней, прежде чем они достигнут полного размера. Пик их работоспособности у рабочих

пчел приходится примерно на 12–18-й день жизни, а затем происходит дегенерация. Однако если возникает необходимость, более старшие пчелы могут вновь обрести «молодость восковых желез»: восковые железы значительной части пчел восстановят работоспособность на высшем уровне в колонии, которая благодаря искусственным манипуляциям содержит только старых пчел. Пластичность возрастных способностей затрагивает многие аспекты жизни пчел, не только в производстве воска и его соответствующем применении. Высокая степень пластичности в анатомии, физиологии и поведении — характерная особенность биологии пчел.



Рис. 7.1 На вентральной стороне брюшка рабочей пчелы можно различить восемь гладких областей, так называемые восковые зеркальца. Воск из желез на брюшке распределяется по зеркальцам и застывает в виде маленьких чешуек

Как только воск выделился на поверхности тела пчелы, он застывает в виде маленьких, тонких, как бумага, чешуек (рис. 7.2).

Управляемое производство строительных материалов из собственного тела — это особенность медоносных пчел с далеко идущими последствиями для всей их биологии. Пчелы могут самостоятельно определять значимые характеристики сырья для постройки сот. Это все равно, как если бы инженер-строитель управлял физическими свойствами строительных материалов, чтобы они подходили для проекта, находящегося в работе.



Рис. 7.2 Когда в улье нужно строить соты, рабочие пчелы задевают восковые железы под восковыми зеркальцами и выдавливают до восьми пластинок воска в день

Восковые чешуйки, которые не падают сразу же на дно улья, пчела собирает при помощи особенно крупного сегмента задней ноги (рис. 7.3) и передает вперед к ротовым органам ногами средней и передней пар (рис. 7.4).

Там чешуйки разминаются жвалами, смешиваются с выделениями верхнечелюстных желез и приобретают консистенцию, с которой пчелы могут работать. Рабочей пчеле нужно около четырех минут, чтобы завершить подготовку каждой восковой чешуйки. Из 100 г воска делается примерно 8000 ячеек, и для этого требуется около 125 000 восковых чешуек (рис. 7.5).

Производство воска в колонии особенно интенсивно после переселения в новый дом и требует существенных вложений энергии. Рой, которому нужно построить с нуля соты в новом гнезде, должен вложить энергию из примерно 7,5 кг меда в производство 1200 г воска, который необходим для этого. Из этих 1200 г воска пчелы с течением времени построят примерно 100 000 ячеек, что составляет содержимое гнезда средних размеров.

Постройка сотов

Сразу после роения запас меда, который был взят в путешествие, дает достаточно энергии для строительства примерно 5000 ячеек для начала. Немедленно начинается сбор пищи, и дальнейшее строительство может быть продолжено. Пчелы, которые заняты постройкой сотов внутри дупла, начинают работу на крыше, где они при помощи своих ротовых органов прикрепляют комочки воска на ее поверхность. Постройку каждого нового сота они могут начинать сразу в нескольких местах. Начальные точки для этой укладки воска выбираются случайным образом (рис. 7.6), но, будучи выбранными, они определяют последующую деятельность строителей сотов.



Рис. 7.3 Восковые чешуйки задерживаются массой колючих щетинок на задних ногах и передаются вперед к ротовым органам

Накапливающиеся толстые полосы воска разрастаются навстречу друг другу, потому что каждая следующая пчела просто добавляет свою ношу воска к уже сложившемуся ряду. В 1959 году французский энтомолог П.-П. Грассе предложил термин «стигмергия» для такого механизма, при котором сооружение построек совсем не требует обмена информацией между животными, занятыми выполнением задачи. Врожденное стремление строящих соты пчел добавлять комочки воска к уже выложенному воску приводит к быстрому образованию толстых слоев этого материала. Строя соты, пчелы постепенно «вытягивают» накопившийся воск в удлиненные ячейки.



Рис. 7.4 Рабочие особи месят ротовыми органами маленькие комочки воска и добавляют фермент, который облегчает работу с воском



Рис. 7.5 В колонии, прилежно занятой постройкой сотов, восковые чешуйки дождем падают на дно улья. Здесь их можно видеть лежащими среди комочков пыльцы, также свалившихся сверху



Рис. 7.6 Постройка нового сота начинается с беспорядочно распределенных комьев воска, приклеенных к потолку улья

Отдельные сектора сотов стыкуются настолько точно, что в законченном узоре ячеек едва ли можно найти какие-то изъяны (рис. 7.7).

На этой стадии строительства сот множество пчел образует живые цепи между краем строящегося сота и стенкой полости. Они сцепляются друг с другом ногами и долго остаются висеть в неподвижности (рис. 7.8). Значение этого поразительного поведения неизвестно. Служат ли они чем-то вроде веревочной лестницы для пчел, которые собирают упавшие на пол восковые чешуйки и приносят их на строительную площадку? Мы этого не знаем.

Всех наблюдателей интриговали внешний вид ячеек в сотах и их невероятно строгая геометрия, их узор много раз использовался для художественных украшений (рис. 7.9). При более подробном изучении геометрии сотов наши первые впечатления подтвердились: это структура невероятной точности, которая создана деятельными насекомыми. Толщина отдельных стенок ячейки, измеренная на протяжении нескольких сантиметров, составляет точно 0,07 мм. Угол между гладкими стенками — 120° (рис. 7.10), и соты висят вертикально. Дно ячеек не строго горизонтально, а слегка наклонено в сторону основания ячейки. Расстояние между соседними параллельными сотами в типичном случае составляет 8–10 мм.

Иоганн Кеплер, Галилео Галилей и многие другие известные провидцы, интересовавшиеся математикой, были очарованы сотами медоносной пчелы, потому что казалось, что такая точная постройка невозможна без понимания математики.

Исследования физиологии пчел дали нам представление о том, каким образом достигаются вертикальное положение и параллельная ориентация сотов (рис. 7.11).

На всех сочленениях у медоносных пчел имеются подушечки чувствительных волосков. Их стимуляция происходит, когда сила земного притяжения заставляет отдельные части тела двигаться относительно друг друга, словно маятник или рычаг (рис. 7.12). Тем самым сенсорные рецепторы в этих подушечках могут обнаруживать направление, в котором действует сила земного притяжения. В

пустотах, где пчелы предпочитают строить свои гнезда, обычно темно, поэтому зрение не может им помочь.

Тем не менее пчелы, ориентирующиеся при помощи чувства гравитации, могут вести строительство сота, который расположен вертикально и направлен вниз от крыши до пола. Расстояние между сотами определяется пространством, которое занимает пчела, сидящая на сотах. Двигаясь по поверхностям соседних сотов, пчелы должны иметь возможность разойтись спина к спине, не испытывая затруднений (рис. 7.13), и это минимальное расстояние строго соблюдается.



Рис. 7.7 Отряды строителей часто начинают постройку сотов одновременно в разных местах. Это не создает серьезных проблем — две отдельно построенные части подходят друг к другу, словно застежка-молния



Рис. 7.8 Назначение живой цепочки, которую образуют пчелы в местах, где строятся новые соты или восстанавливаются старые, совершенно не известно

Образующиеся в результате улочки между сотами также обеспечивают возможность пропускать через гнездо потоки воздуха, чтобы контролировать его климат. Расположенные по соседству соты не обязательно будут плоскими, как доски, но тянутся параллельно друг другу. Пчелы добиваются такой ориентации при помощи пока еще не открытых органов чувств, которые обнаруживают линии магнитного поля Земли.

Но как же возникает этот в высшей степени аккуратный узор из шестиугольников отдельных ячеек? Механизм, который гарантирует точную, как в кристаллах, геометрию ячеек, может и разочаровать, если мы узнаем, что это процесс самоорганизации, который, за исключением небольшого вклада со стороны пчел, происходит совершенно самостоятельно. Но в нем заключается изобретательность конструкции сотов.

Ключ к кристаллоподобной точности ячеек сотов находится в свойствах пчелиного воска как строительного материала. Осы тоже строят шестигранные ячейки, хотя их геометрия отработана грубее и ячейки фактически расположены в цилиндрах, сложенных вместе (рис. 7.14). Строительный материал, используемый осами, — древесная пульпа, которую они делают из древесных волокон и слюны. Стенки ячеек сами ориентируются в более или менее правильном порядке под влиянием давления, оказываемого на них соседними ячейками; это можно увидеть на тех из них, что расположены по краям гнезда и имеют выпуклые свободные грани.



Рис. 7.9 Новые соты, сделанные из свежего белого воска, — это эстетически приятное зрелище

Ячейки медоносных пчел, напротив, обладают совершенной формой. Медоносные пчелы ни в коем случае не являются более пунктуальными архитекторами, чем осы, но их созидательным усилиям помогает воск как «активный» строительный материал. Воск содержит более 300 различных химических компонентов. Когда они смешаны, это приводит к появлению вещества с физическими свойствами жидкости, даже если оно кажется твердым при пониженных температурах. Та же ситуация наблюдается у стекла — жидкости с точки зрения физики. Твердые вещества имеют строго определенную точку плавления; с другой стороны, стекло становится все более и более текучим по мере нагрева. То же справедливо и для воска. Однако изменения, которые происходят в воске с увеличением температуры, не постепенны. Тонкая внутренняя структура воска демонстрирует три основных состояния: высокоупорядоченное кристаллическое, в котором все молекулы выровнены строго параллельно друг другу, и его полную противоположность — аморфное, в котором полностью неупорядоченные молекулы вытянуты во всех направлениях. Между этими двумя крайностями преобладает псевдокристаллическое состояние, в котором можно найти и аморфные, и кристаллические состояния, соседствующие друг с другом. Теплый воск демонстрирует аморфную структуру. Изменение от кристаллической и псевдокристаллической структуры к аморфной протекает не постепенно, а в два шага, примерно при 25 и 40 °C (так называемые переходные температуры). Подвижность частиц воска относительно друг друга в этих точках перехода резко меняется, что выражено в виде изменения мягкости воска.



Рис. 7.10 Людей издавна очаровывали геометрически точные детали пчелиных сотов



Рис. 7.11 Свободно построенные соты свисают вертикально и расположены параллельно друг другу в дупле дерева



Рис. 7.12 Рецепторы гравитационных органов расположены на всех суставах ног и между головой, грудью и брюшком пчел. Они используют полученную от этих рецепторов информацию, чтобы в темном улье ориентировать соты вертикально



Рис. 7.13 Ширина улочки, или промежутка между соседними сотами, позволяет пчелам на противоположных сторонах расходиться друг с другом спиной к спине



Рис. 7.14 Осы строят свои гнезда из пульпы, которую делают из пережеванной древесины. По сравнению с геометрией сотов пчелиной колонии геометрия

осиных сотов выглядит менее аккуратной — отсутствуют точные углы и резко выраженные грани

Эти физические свойства воска, а также способность медоносных пчел поднимать температуру тела до $43\text{ }^{\circ}\text{C}$ и более, лежат в основе способности строить геометрически правильные соты. В 1637 году Р.-А. Ремнант без помощи совершенных технологий наблюдал это и удачно написал: «Жар пчел делает воск таким теплым и гибким, что они могут работать с ним и использовать его сразу же после сбора». Однако Ремнант делал свои выводы под влиянием одного из ложных представлений своего времени: считалось, что пчелы собирают воск с цветов.

Пчелы используют свое собственное тело как шаблон, когда начинают изготавливать стенки ячеек и строят вокруг себя цилиндрические трубы. Внутренние закрытые концы цилиндров — гладкие полусферы, и они остаются в таком виде на протяжении многих недель после их изготовления. Будучи изначально цилиндрическими, трубкообразные ячейки принимают свою типичную шестиугольную форму (рис. 7.15) только после того, как пчелы поднимают температуру воска до $37\text{--}40\text{ }^{\circ}\text{C}$ (рис. 7.16). Участки строительства сотов, рассматриваемые с помощью тепловизора, горят от деятельности рабочих пчел, которые нагревают воск до тех пор, пока тонкие восковые стенки постепенно не начинают течь. В результате из-за внутренних механических напряжений стенок (то же самое можно наблюдать, когда соприкасаются два мыльных пузыря) оказывается, что общая стенка становится совершенно ровной. Таким образом, боковые стенки между плотно прижатыми друг к другу восковыми цилиндрами также вытягиваются в прямую линию, приобретают совершенно гладкую поверхность, толщину $0,07\text{ мм}$ и образуют угол относительно друг друга, составляющий точно 120° .



Рис. 7.15 Ячейки сотов изначально строятся в виде цилиндров и лишь спустя некоторое время принимают свою точную шестиугольную форму

Пчелы, у которых были ампутированы последние членики антенн, строят дефектные ячейки со стенками вдвое толще нормы, также покрытыми отверстиями. Органы чувств, которыми пчелы измеряют окружающую температуру, заключены внутри сегментов их антенн; большинство этих рецепторов расположено в последнем членике на кончиках антенн, меньше — в последующих члениках. Ампутация антенн лишает пчел множества сенсорных сигналов, делает их нечувствительными к температуре. На основании этого можно предположить, что покалеченные пчелы, также ответственные за нагрев воска, больше не в состоянии правильно измерять температуру.

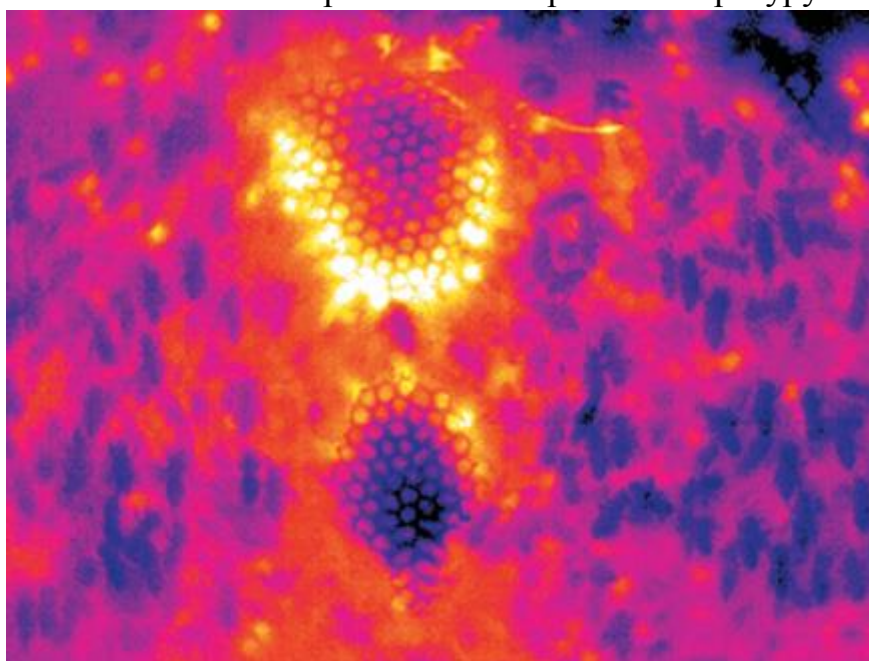


Рис. 7.16 Это термографическое изображение показывает два строительных участка, где пчелы-строители нагревают воск до температуры, при которой тот начинает течь и образует правильные шестигранные ячейки в ответ на внутренние напряжения

Кристаллоподобный узор ячеек сотов постепенно формируется сам по себе, когда воск прогреет. Если взглянуть на соты против света, создается впечатление, что основания ячеек составлены из трех ромбоидов одинакового размера. Во вновь построенных сотах это оптическая иллюзия, создаваемая положением полусферических оснований ячеек с другой стороны сота (рис. 7.17).

Со временем основания ячеек становятся настолько тонкими, что принцип самоорганизации, объясненный на примере стенок, также приводит к образованию трех ромбоидов и сотов правильной формы.

Процесс можно моделировать искусственно на маленьких восковых цилиндриках, плотно прижатых друг к другу и нагретых. Соты с шестигранными ячейками постепенно сформируются без всякой помощи пчел. Ячейки сотов, построенных в условиях нулевой гравитации колонией медоносных пчел на борту космического челнока НАСА во время полета в 1984 году, были сформированы так же точно, как те, что были созданы в земных условиях. Внутренние силы ячеек сотов, формирующие их узор, не требуют никакой внешней помощи, за исключением обогрева пчелами. В космосе оказалась нарушенной лишь ориентация ячеек относительно горизонтальной оси; этого и следовало ожидать,

учитывая отсутствие сигнала о направлении, который дает сила земного притяжения.



Рис. 7.17 Дно вновь построенных ячеек имеет полусферическую форму. Три ромбовидных образа, просвечивающие сквозь тонкую стенку на дне ячейки, созданы основаниями стенок ячеек с другой стороны сотов

Соты, являющиеся результатом описанного выше процесса самоорганизации, обладают не только впечатляющей геометрией, но и точными статическими и динамическими свойствами. Эти свойства непрерывно контролируются и исправляются в ходе строительства.

Математики уже неоднократно и убедительно подсчитывали, что геометрия пчелиных сотов представляет собой оптимальное решение, когда предполагается заключить максимально возможный объем в самое минимальное количество воска. Сформулированная в первом приближении, эта идея восходит к греческому астроному и математику Паппу Александрийскому (около 290–350 н. э.). Данные выводы совершенно справедливы для среза сотов сразу под каемками ячеек. Однако если включать в расчеты толстую восковую каемку, эти дополнительные 30 % (а иногда целых 50 %) от общего количества воска, используемого для ячейки, уже не будут оптимальными в плане вместимости.

Сот состоит не только из воска. В качестве добавки пчелы используют смолу, которую соскабливают с растений, складывают на стенках сотов и подмешивают в них. Благодаря целенаправленному добавлению смолы на поверхность и в состав

воска пчелы открывают для себя возможность регулировать свойства разных частей сотов в зависимости от различий в их использовании.

Функции сотов

Соты, насчитывающие от 100 000 до 200 000 ячеек, выполняют множество функций и предоставляют пчелам:

- укрытие;
- место для изготовления меда;
- хранилище для меда;
- хранилище для пыльцы;
- инкубатор;
- телефонную сеть;
- хранилище информации;
- индивидуальность колонии;
- первую линию обороны от возбудителей болезней.

Первые четыре пункта в этом списке требуют не строительных материалов с какими-либо особыми свойствами, а лишь соответствующего разделения определенных частей гнезда. Последние пять функций зависят от особых физических и химических свойств.

Все зависит от содержимого

Некоторые соты служат главным образом для хранения меда. Эти склады расположены по периферии улья. Драгоценное расплодное гнездо расположено в центре улья, где оно может занимать несколько соседних сотов. Каждый из этих сотов делится на три зоны: (1) ячейки с яйцами, личинками и куколками в центре; (2) непосредственно прилегающее к ним кольцо ячеек, заполненных пыльцой; и (3) скопление обычных ячеек, окружающих их снаружи и заполненных медом. Это распределение становится сложнее во время выращивания репродуктивных особей, когда сюда добавляется несколько крупных трутневых ячеек (рис. 7.18).

В отличие от ячеек, заполненных нектаром или медом, ячейки с пыльцой не запечатаны. Пыльца смешана с небольшим количеством нектара и плотно набита в ячейки (рис. 7.19). Эту плотную массу, сделанную из рыхлой пыльцы, собранной с цветов, не нужно закрывать герметично.

Переработка нектара в мед требует выпаривания воды. Это делается путем нагрева с использованием теплоты тел пчел.



Рис. 7.18 Соты — это инкубатор для всех каст колонии. Куколки трутней развиваются в больших ячейках с выпуклыми крышечками (на заднем плане), куколки рабочих пчел — в ячейках меньшего размера с плоскими крышечками (на переднем плане)



Рис. 7.19 Пыльца складировается в ячейках большими комьями или в виде плотно упакованного тонкого порошка

Когда нектар сгущен до удовлетворительной консистенции, каждая ячейка запечатывается при помощи восковой крышечки. Горизонтальные продольные оси ячеек в сотах слегка наклонены внутрь, поэтому сочетание сил земного притяжения и поверхностного натяжения предотвращает вытекание нектара из ячеек до того, как они будут закрыты крышечками (рис. 7.20).

Колония может произвести за одно лето до 300 кг меда, который почти весь используется в качестве топлива для нагрева (см. главу 8). Хранение такого значительного запаса меда сопряжено с определенными опасностями. Например, в этом раю могут процветать микроорганизмы. Пчелы предотвращают их развитие, смешивая с нектаром антибактериальные и противогрибковые пептиды и ферменты из своих слюнных желез.

Такое количество сладких сокодвижений также привлекает грабителей, будь то мелкие представители других видов или конкуренты из соседних колоний, ищущие легкий способ пополнить свои собственные запасы, и пчелы используют свои жала главным образом против других пчел — поздним летом или во времена плохого взятка (рис. 7.21). Если пчела жалит другую пчелу, она может извлечь свое жало обратно без всяких проблем. То, что позже в процессе эволюции появились животные вроде млекопитающих с тканями, из которых его нельзя извлечь, оказалось «непредсказуемым» событием для пчел, и жало с его зубринами можно расценивать как эволюционную «ошибку» с их стороны.

Если у пчелы вырвано жало с прикрепленными к нему ядовитой железой, маленькими мускулами и нервными клетками, ужалившая особь погибнет от обширной раны в брюшке. Но количество пчел, которые таким образом расстаются с жизнью, невелико, и отбора в сторону жала без зубрин не происходит.

Маленькие мускулы отделенного жалоносного аппарата еще очень активны и продолжают управлять различными частями жала, которые движутся относительно друг друга. Зазубрины жала вонзаются в ткань, а феромон тревоги, выпускаемый в воздух из железы под жалом, мобилизует на нападение товарок раненой пчелы. Главный компонент феромона тревоги — изопентилацетат, химическое вещество, содержащееся в бананах. По этой причине не рекомендуется есть зрелые бананы в непосредственной близости от улья, если только кто-то не хочет проверить (на себе), на что способны растревоженные пчелы.

Характер распределения расплода, пыльцы и меда по расплодным сотам имеет биологическое значение. Расплод помещается в середине для лучшей защиты; пыльца размещена на непосредственно прилегающих к нему участках, давая свободный доступ пчелам-нянькам, заботящимся о личинках, а остальная часть сота заполнена медом.

Но как все это складывается? Кто наблюдает за работой и координирует ее, чтобы в итоге все сложилось именно в таком порядке?

И вновь пчелы демонстрируют нам пример децентрализованного, самоорганизующегося механизма.



Рис. 7.20 Свежий нектар поблескивает внутри ячеек



Рис. 7.21 Набеги обитателей одного улья на другой ради кражи меда являются обычным делом, если взятки в поле плохой. Драки вспыхивают у входа в улей или внутри его

Картина распределения расплода, пыльцы и меда складывается из нескольких составляющих: матка, откладывающая яйца, размещение которых может быть

исправлено рабочими пчелами; пчелы-приемщицы, которые забирают нектар у сборщиц и наполняют им ячейки; пчелы-сборщицы, которые сами набивают ячейки собранной ими пыльцой. Вопрос о возникновении такого порядка размещения — это на самом деле поиск правил, которые определяют размещение или удаление расплода, пыльцы или нектара для каждой из ячеек.

Каждая ячейка в соте в разное время может использоваться для размещения любого из трех возможных видов содержимого. Среди строителей сотов, в число которых также входят шмели, безжалые пчелы и осы, медоносные пчелы уникальны благодаря многократному использованию ячеек сотов. В отличие от медоносных пчел остальные используют каждую ячейку только для чего-то одного.

В разгар летнего сезона матка откладывает в пустые ячейки примерно по одному яйцу в минуту. Она одаривает ими от 1000 до 2000 ячеек в день, но не прокладывает себе путь по сотам в организованном порядке, хотя это было бы вполне возможно с учетом упорядоченной геометрии сотов. Однако она предпочитает пустые ячейки, которые находятся рядом с уже содержащими расплод, и начинает кладку яиц в центре сота. Так возникают места сплошного размещения расплода, расположенные по центру сота. Объединенные расплодные гнезда важны для социофизиологии пчелиной колонии. Затем вокруг расположенного в центре расплода запасается пыльца, а по наружному краю — кольцо хранилищ меда (рис. 7.22).

Впечатляет интенсивность работы, необходимой для наполнения хранилищ улья медом и пыльцой. Пчелиная колония производит до 300 кг меда в течение одного сезона. Это требует примерно 7,5 млн вылетов, общая дальность которых достигает межпланетных масштабов. Если предположить, что каждая из пчел возвращается в гнездо с полным зобиком, то суммарное расстояние, которое они пролетели, составляет почти 20 млн км, что равно примерно половине расстояния от Земли до Венеры. Можно подсчитать, что полезный груз одного вылета за кормом составляет 40 мг нектара — это лишь немногим больше половины веса тела пчелы. Чтобы заполнить ячейку медом, необходимо 25 вылетов — этот подсчет основан на особой группе пчел, концентрирующих нектар с содержанием сахара 40 % в мед с 80 %-м содержанием сахара.

Сборщица в типичном случае приносит домой около 15 мг пыльцы, распределенной в две пыльцевые корзинки на ее задних ногах. Колония собирает приблизительно 20–30 кг пыльцы в год. Чтобы собрать эти запасы, необходимо около 20 млн вылетов сборщиц.

Типичная картина распределения расплода, меда и пыльцы в расплодном соте складывается благодаря саморегулирующемуся процессу формирования данного порядка.

В принципе может существовать какой-то неизвестный градиент, который определяет специфическое пространственное расположение содержимого в сотах, и он управляет бы характером этого распределения. Возможно, это будет химический знак, какая-то физическая особенность вроде механических свойств ячеек сотов или температура. Это можно проверить, разделив сот на части, словно пазл на кусочки, и вновь собрав его в улье, но уже в ином порядке. За очень

короткое время пчелы исправят этот беспорядок, восстановив все в исходном состоянии.

Из этого можно сделать вывод, что на самих ячейках сотов не намечено никаких шаблонов, которые маркируют их местоположение и которые пчелы могли бы использовать в качестве ориентиров. Концентрическое распределение заполненных ячеек диктуют несколько простых правил. Матка всегда откладывает свои яйца рядом с расплодом. Поступление нектара в улей всегда больше, чем поступление пыльцы, а забор меда из ячеек происходит быстрее, чем использование пыльцы. Оборот пыльцы и меда в ячейках рядом с расплодом происходит примерно в десять раз быстрее, чем в более удаленных ячейках. Как уже было сказано в главе 6, пыльца служит для выработки маточного молочка. Мед, как будет объяснено в главе 8, используется для обогрева расплода. В отличие от быстрого оборота ячеек для меда и пыльцы время развития расплода относительно долгое, что приводит к образованию стабильной зоны в центре сота. Кроме того, число отложенных яиц и количество произведенных и использованных меда или пыльцы не играют никакой роли в формировании картины их распределения, а определяют лишь скорость, с которой оно происходит.



Рис. 7.22 Расплод, пыльца и запечатанный мед не распределяются по сотам хаотически, а образуют явно выраженный порядок

Сот медоносных пчел — это сеть связи и хранилище памяти для колонии. Играя роль восковой телефонной линии, он передает информацию между пчелами, представляющими собой элементы суперорганизма. Будучи хранилищем памяти, он содержит записанные химическим способом данные, которые пчелы используют для пространственной ориентации и идентификации.

Телефонная линия

Верхние края ячеек в соте завершаются утолщенными каемками (рис. 7.23). Низкоамплитудные колебания этих каемок, распространяющиеся по соту, играют важную роль в обмене информацией между пчелами в полной темноте гнезда, где нельзя использовать никаких оптических сигналов.

Карл фон Фриш 70 лет назад предположил, что колебания могут играть важную роль в языке танца. Недавно это подтвердилось результатами простого эксперимента в области поведения: пчелы, танцующие на пустых, хорошо передающих вибрацию ячейках, организуют в три-четыре раза больше вылетов на кормовой участок по сравнению с теми, что танцуют на гладкой поверхности запечатанных ячеек. Связь явно работает значительно лучше на пустых ячейках, чем на твердой плоской поверхности.

Как только были поняты особенности этого способа обмена информацией, стало ясно, что сот — это не строго определенная линия передачи вибрационных сигналов, подобно тому как стебель растения служит для проведения сигналов, выстукиваемых некоторыми насекомыми. Похоже, пчелы обнаружили сложное взаимодействие между физическими свойствами воска и собственным коммуникационным поведением.

Ячейки сотов открыто гнездящихся гигантских и карликовых индийских пчел не имеют утолщенных каемок. Эти открыто гнездящиеся пчелы образуют колонии, состоящие из тысяч пчел, которые сцепляются вместе в виде живого мешка вокруг сотов. Значительная часть информационного обмена происходит там, а не на сотах. В противоположность им пчелы, которые гнездятся в пустотах, проводят большую часть своей жизни на самом соте. Утолщенные каемки сотов образуют единую сеть, которая опирается на тонкие стенки ячеек и легко сдвигается на небольшие расстояния на плоской поверхности сота, словно сетка футбольных ворот, когда ее петлю тянут в сторону. Такие колебания могут распространяться по всему соту в виде смещений утолщенных каемок ячеек. Они представляют собой не продольную и не поперечную форму волны, а скорее высокоскоростные деформации. Эта «всесотовая сеть» лучше всего передает сигнал в диапазоне частот между 230 и 270 Гц (герц, количество циклов в секунду), и амплитуда колебаний в этом частотном окне даже усиливается вне зависимости от того, заполнены ли ячейки медом или нет. Запечатывание ячейки крышечкой останавливает распространение колебаний, поэтому, когда пчела танцует на запечатанных ячейках, на пустых ячейках по соседству с запечатанной областью нельзя зарегистрировать никаких колебаний. Однако если область запечатанных ячеек расположена в виде островка, окруженного открытыми ячейками, то колебания распространяются вокруг островка именно в таких ячейках. Тот факт, что передача лучших частот колебаний не зависит от того, полна ячейка или пуста, удивителен и делает структуру сотов интересным объектом изучения для инженеров. Очевидно, что соты обладают не только

структурными свойствами, которые достойны подражания, вроде высочайшей прочности при использовании минимального количества материала, но и чрезвычайно полезными для некоторых технологий динамическими свойствами. То, что механическая погрузка не оказывает никакого влияния на распространение сигнала, весьма неожиданно, и, возможно, привело к развитию этой всесотовой системы связи.



Рис. 7.23 Ячейки сотов медоносных пчел состоят из очень тонких восковых стенок; их верхние края выступают в виде каемок толщиной около 0,4 мм

Скорее всего, уже не будет неожиданностью узнать, что узкая полоса частот 230–270 Гц, которые соты передают лучше всего, совпадает с диапазоном частот колебаний, производимых в форме коротких импульсов танцующей пчелой в «фазе» виляния (см. также главу 4). Очевидно, медоносные пчелы, которые до мелочей контролируют постройку сотов, прокладывают свою телефонную сеть таким образом, что она проводит их собственные коммуникационные частоты лучше всех прочих. Свойства материала, архитектура сотов и поведение пчел превосходно согласованы друг с другом.

Существуют три аспекта, которые стоит рассмотреть более подробно.

- Какие возможности для настройки телефонной сети доступны пчелам?
- Возможны ли в телефонной сети отдельные каналы связи или же одновременно возникающие сеансы обмена информацией становятся помехами друг для друга?

- Каким образом отфильтровывается постоянно присутствующий фоновый шум 10 000 пчел?

Настройка телефонной линии

Температура восковых сотов — это фактор, который оказывает самое большое влияние на настройку телефонной сети. Механическое сопротивление воска колебаниям снижается с повышением температуры, и пчелам становится все легче и легче устанавливать сеть на приходящих в движение верхних краях стенок ячеек. Это может быть осуществимо только при температуре не выше 34 °С, но, если температура воска поднимется выше, вся система рухнет, потому что воск становится таким мягким, что скорее исказит вибрацию, чем передаст ее. После начального запуска утром, в первые часы деятельности колонии по сбору пищи, температура краев ячеек на танцплощадке пчелиной колонии возрастает до оптимального температурного диапазона. Пчелы также грамотно поддерживают температуру танцплощадки, пользуясь своими способностями к терморегуляции.



Рис. 7.24 Пчелы укрепляют прополисом края ячеек, которым нужна механическая поддержка

Пчел можно довести до предела их способности управлять температурой воска, если перевезти всю пчелиную колонию в другое место и подвергнуть ее действию экстремальных климатических условий, когда нагретым оказывается сразу все гнездо. В этом случае пчелы задействуют стратегию, известную в строительстве как использование модифицирующих добавок. Если температура воска, определяющая колебательные свойства стенок ячейки, больше не соответствует требованиям, пчелы примешивают прополис в качестве добавки к воску по краям ячеек (рис. 7.24). Пропорции, в которых смешиваются воск и смола, и их пространственное распределение отрегулированы так, чтобы резонансные свойства воска находились в правильно настроенном диапазоне.

Прополис добавляется путем подмешивания его маленьких полосок в воск. В итоге получаются каемки и стенки ячеек, построенные из композитного материала вроде того, что создают строительные инженеры, желающие придать большому куску бетона более высокую плотность и стойкость на растяжение. Маленькие кусочки металла добавляются к жидкому цементу, чтобы сделать его прочнее.

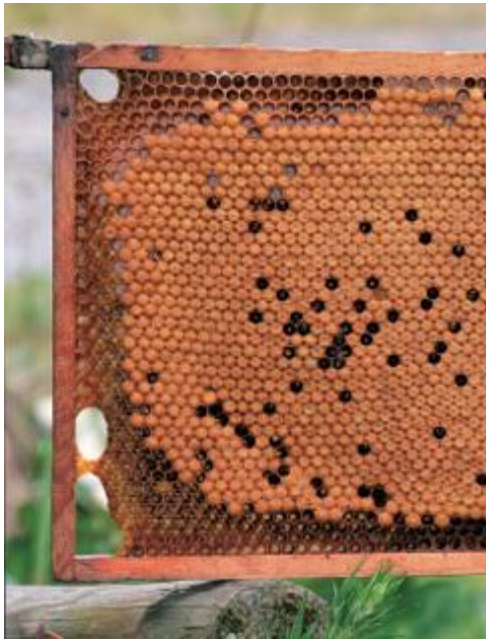


Рис. 7.25 Соты, которые пчеловоды окружили деревянными рамками со всех сторон: это препятствует горизонтальным смещениям «всесотовой сети», и связь сильно нарушается. Пчелы видоизменяют соты, на которых проводятся танцы, оставляя промежутки между сотами и рамкой, тем самым давая вибрационным сигналам возможность распространяться

Преобладающие климатические условия — не единственный фактор, оказывающий влияние на процесс постройки сотов. Некоторые приемы пчеловодов могут неумышленно мешать работе телефонной сети пчел. Чтобы облегчить выемку сотов из улья, пчеловоды заключают их в деревянные рамки. Рамка, которая полностью окружает соты со всех сторон, ограничивает движения поверхностной сети, которые не могут распространяться поперек краев ячеек, — больше не будет свободного края, который может удлиняться и сокращаться. Это не доставляет проблем пчелам на тех сотах, где они не танцуют. Такие соты остаются нетронутыми в том виде, в каком их установил пчеловод. На сотах, где происходят танцы, пчелы оставляют большие промежутки между воском и деревянными рамками (рис. 7.25), и тем самым передача сигнала полностью восстанавливается.

Отдельные каналы в системе вибрационной связи

Мельчайшая вибрационная помеха распространяется по всем уголкам сота по расположенной на его поверхности сети каемок ячеек. Как же избежать взаимных помех, создаваемых группами, исполняющими различные индивидуальные танцы (рис. 7.26), если они происходят одновременно?

Проблема решается просто количеством пчел, присутствующих на участках. Деформации поверхностной сетчатой структуры будут распространяться на большие расстояния между редкими группами пчел, сидящими далеко друг от друга. В местах, где высока плотность пчел, нагрузка на сот также высока, и это производит такой же эффект, как запечатывание ячейки крышечкой. Колебания заглушаются и распространяются лишь на несколько сантиметров. Область распространения колебательных сообщений, а следовательно, и территория, с которой собираются мобилизованные особи, регулируются соответствующим образом.



Рис. 7.26 В разгар сезона заготовки корма сразу несколько танцующих пчел, подобно четверем отмеченным здесь *белыми кругами* исполнительницам, будут танцевать одновременно, зачастую указывая на различные источники пищи

Слабые сигналы среди шума. Как помогает механика сот?

Сигналы информационного обмена обычно сильнее, чем сигналы окружающих помех, или фоновый шум. Это оказывается не так для вибраций во время виляющего танца медоносных пчел. Несколько тысяч пчел, работающих на одном и том же соте и занятых своими разнообразными видами деятельности, создают непрерывный фоновый шум, и коммуникационные сигналы не выбиваются из него. Так как же распознаются такие слабые сигналы?

В радиоастрономии проблема обнаружения слабых сигналов среди шума решается путем соединения антенн, сильно удаленных одна от другой. Таким образом можно сравнить сигналы из нескольких источников и идентифицировать по их синхронности слабые регулярные волны от очень далеких радиозвезд.

Каждая пчела обладает шестью пространственно разделенными точками контакта с каемками ячеек, проходящими через лапки. Таким образом она может сравнивать колебания во всех шести лапках, что похоже на принцип, используемый в радиоастрономии.

Возможно ли, сравнивая различные точки на сети, образуемой краями ячеек, распознать картину вибрации в соте медоносных пчел, которую невозможно наблюдать ни в какой одиночной точке?

Обнаружено, что колебания, распространяющиеся по соту как деформации краев ячеек, складываются в замечательно правильную пространственную картину движения их каемок: в простейшем случае колебательная деформация краев всего лишь одной ячейки заставляет синхронно двигаться взад-вперед противоположные края целого ряда ячеек. Однако в каждой отдельно взятой ячейке этого ряда утолщенные каемки движутся в противоположных направлениях (рис. 7.27). Поскольку танцующая особь тянет стенки ячейки своими шестью ногами, следует ожидать, что она, выступая передатчиком колебаний, создаст вокруг себя несколько «пульсирующих ячеек». Пчела-последователь танца, воспринимающая колебания сота, стоит на краях ячеек, охватывая своими ногами до трех ячеек в ширину (см. рис. 4.26), и может распознать в темноте двухмерную картину колебаний, используя чувствительные к вибрации сенсорные клетки,

расположенные на ее ногах. Анализ видеозаписей поведения поддерживает это предположение: видеозаписи последователя танца, которые воспроизводятся в обратной последовательности до момента начала танца или ранее, дают возможность определить место на соте, с которого предполагаемая последовательница впервые распознала местоположение танцующей особи. Она поворачивает голову в сторону танцующей пчелы в тот момент, когда обнаруживает направление, в котором по отношению к ней самой находится активная танцующая особь (см. рис. 4.26). Вслед за этим она разворачивается к танцору, бежит в соответствующем направлении, пока не столкнется с танцующей пчелой, и немедленно включается в виляющий танец. Сходная картина возникает при совмещении положений «пульсирующих ячеек», обнаруженных прямыми измерениями, и результатов поведенческих исследований, в которых определялось, когда последователь обнаружил танцующую пчелу. «Пульсирующие ячейки» (обнаруженные прямыми измерениями) и местоположение «я обнаружила танцора» (по анализам поведения), — одни и те же. Такие наблюдения означают, что двухмерная картина колебаний в соте с высокой степенью вероятности ведет пчел к танцующей особи даже в условиях шума на сотах. Танцы, которые происходят на твердых субстратах или на телах других пчел в роевой грозди (см. описание танца пчел-разведчиц в части «Полость для гнезда»), не привлекают пчел к танцующему сородичу издалека.

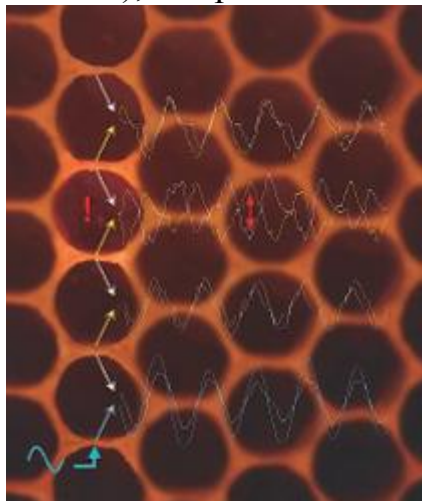


Рис. 7.27 Колебания, которые распространяются по поверхности сота как горизонтальная деформация краев ячеек, складываются в двухмерную картину, которая определяется физическими и геометрическими свойствами сотов и сигнализирует о местоположении активной танцующей пчелы в темноте улья. Если край стенки отдельной ячейки (здесь она отмечена голубой стрелкой) заставить вибрировать, все другие края ячеек в этом ряду будут колебаться в том же направлении, за исключением одной ячейки (красный восклицательный знак), где стенки движутся в противоположных друг другу направлениях. Поскольку танцующая пчела использует все шесть ног, чтобы привести в движение стенки ячеек, активную танцующую особь могут окружать несколько таких «пульсирующих» ячеек

Хранилище химической памяти

Со временем воск меняет свой химический состав из-за разложения длинноцепочечных углеводов и испарения компонентов воска в воздух,

окружающий улей. Ферменты, которые пчелы подмешивают в воск, также меняют его структуру. Кроме того, соты со временем становятся все «грязнее» (рис. 7.28) из-за влияния личиночных отходов, выделений в местах содержания расплода и занесенных туда пыльцы и смолы. Соты, химически однородные в исходном состоянии, в итоге превращаются в пестрое от химических веществ лоскутное одеяло.

При помощи своих антенн медоносные пчелы способны распознавать даже самые незначительные различия в составе воска. Им нет нужды прикасаться к нему — достаточно одного лишь запаха, чтобы определить эту разницу.

Для медоносных пчел воск — вещество с историей, в которой заложена информация, помогающая им ориентироваться в темном улье. Именно поэтому пчелы предпочитают запасать нектар и пыльцу в старых ячейках, а не во вновь построенных.

Поверхность тела у пчел, как у всех насекомых, покрыта тонким слоем воска, чтобы защитить их от высыхания. Этот кутикулярный воск, по сути, такой же, как воск сотов, и восковые железы на брюшке пчелы происходят из структур, которые когда-то служили для выделения кутикулярного воска.

Состав воска на поверхности тела пчел не одинаков у разных особей. Генетически обусловленная составляющая гарантирует, что кутикулярный воск полных сестер имеет больше сходства, чем воск полусестер, то есть тех, у кого одна мать, но разные отцы. Среда, в которой живут пчелы, также влияет на состав кутикулярного воска, потому что слой воска на поверхности тела пчелы впитывает составляющие воска из сотов. Этот запах приводит к формированию индивидуальности колонии, что позволяет пчелам-сторожкам при входе выявлять и не допускать в гнездо пчел-чужаков (рис. 7.29).



Рис. 7.28 В ульях можно одновременно найти соты с разным химическим составом, отражающим отличия в возрасте или включение инородных веществ (*слева* старый воск, *справа* новый воск). Это также легко угадывается по цвету

Тем не менее у чужаков в запасе имеются контрмеры против строгого контроля на входе. Чужаки приносят с собой «взятку» в виде большой капли нектара, которую они предлагают пчеле-сторожу на посту; за это их «фальшивый пропуск» великодушно игнорируется, и им позволяется проникнуть в улей (рис. 7.30).

Пчелы могут пользоваться химическими особенностями воска в неизменном виде, но могут использовать воск сотов в качестве субстрата, нанося на него собственные химические метки. Это происходит в случае с танцплощадками, на которых проявляют активность танцующие пчелы из колонии.

В улье с общей площадью сотов 5 м^2 обмен «танцевальными» сообщениями об источниках корма происходит на площади примерно $10 \times 10 \text{ см}$. На этих танцплощадках активные сборщицы приближаются к танцующим пчелам, чтобы узнать о расположении источников пищи вне улья. Можно осторожно вырезать эти танцплощадки из сотов, переставить их на другое место и аккуратно заполнить отверстие иным куском сотов. Предполагается, что танцплощадка обладает нанесенным на нее химическим сигналом. Первая из сборщиц, которая возвращается в улей после этих манипуляций, следует прямо в то место, где танцевала в последний раз. Однако она не станет танцевать там, а будет искать на сотах перенесенную танцплощадку. Едва обнаружив ее, пчела немедленно начнет танцевать, а вернувшись из следующего полета, пойдет прямо на новое место. Но если пчелы приступят к новому циклу сбора пищи на следующий день, танцы вновь будут исполняться на исходном местоположении этой площадки.

Эти наблюдения позволяют предположить, что танцплощадка имеет химический маркер, сигнал которого ослабевает за ночь, когда площадка не используется, и заново наносится на следующий день. Особенности химического состава этого маркера неизвестны.



Рис. 7.29 Две пчелы-сторожа в типичных «позах допроса». Наблюдением охвачены земля и воздушное пространство

Чистое место

Очень немногие живые организмы постоянно живут в таком же близком контакте друг с другом, как медоносные пчелы. Для здоровья суперорганизма это значительный риск. Сильное давление отбора на противодействие распространению инфекции привело к появлению эффективных и специфичных для пчел решений, направленных на предотвращение и лечение болезней. Соты приобретают определенное значение на первой линии защиты от возбудителей болезней, а тонкий слой прополиса, которым тщательно покрыты стенки расплодного гнезда, имеет особую важность. Прополис обладает

антибактериальными и противогрибковыми свойствами и предотвращает или уменьшает риск бактериальных и грибковых инфекций. Пчелы собирают в гнезде большие запасы прополиса, доступ к которым открыт при необходимости (рис. 7.31).

Крупных животных вроде мышей или землероек, которые пробрались в гнездо и были зажалены до смерти, пчелы убрать из гнезда не могут. Погибшие животные представляют собой чрезвычайную угрозу для здоровья пчелиной колонии. Пчелы решают эту проблему, покрывая весь труп прополисом, и эти мумифицированные останки уже безопасны для колонии. Считается, что такое поведение медоносных пчел подало древним египтянам идею сохранения своих усопших. Медоносные пчелы точно были первыми, кто практиковал мумификацию.



Рис. 7.30 «Допрашиваемая» пчела (*слева*) предлагает пчеле-сторожу (*справа*) каплю нектара в качестве «взятки» на входе в гнездо

Полость для гнезда

Хотя медоносные пчелы могут организовать внутреннее пространство своих жилищ, они не способны создать полости, пригодные в качестве укрытия для пчелиных колоний. В этом отношении они зависят от того, что доступно в окружающей природе. В умеренных широтах подходящее помещение обычно предлагают пустотелые деревья. Щели между камнями тоже не остаются без внимания. В окультуренных ландшафтах, предоставляющих мало укрытий, пчелы зависят от искусственных жилищ, которые им предлагают люди, потому что в ином случае они не пережили бы ни зиму, ни сильные летние грозы.



Рис. 7.31 Прополис запасается в различных местах гнезда

Рой, который покидает улей, должен спешить. Запасы провизии для путешествия в виде полных зобиков ограничены, и гроза может дорого стоить незащищенному рою, висящему на дереве. До 200–300 пчел-разведчиц ищут территорию для возможных гнездовых участков, и каждая удачливая пчела, вернувшаяся к роевой грозди, исполняет на ее поверхности танец (рис. 7.32), в котором, как в инструкциях, даваемых для источника корма, закодированы направление и расстояние.

Сообщение о новом месте гнездования доходит лишь до немногих пчел, находящихся в непосредственной близости от танцора, потому что танцплощадка из пчелиных тел не передает вибраций, и танец не привлекает последователей. Здесь мы сталкиваемся с ситуацией, необычной тем, что, в отличие от мобилизации к источнику пищи, сообщение должна получить вся колония, но его принимают лишь немногие последователи.

Изначально существует столько же потенциальных мест гнездования, рекламируемых в ходе танцев, сколько имеется пчел-разведчиц, которые их обнаружили — обычно около 20 возможных новых адресов.



Рис. 7.32 Пчела-разведчица (отмечена здесь *белым пятном*) нашла подходящее для гнезда дупло и исполняет виляющий танец прямо на телах других пчел. В отличие от площадок для виляющего танца на сотах это активизирует очень немногих последователей. В отличие от танцев на вибрирующих танцплощадках в роевой грозди движения танцующей особи продолжают лишь один или два последователя

Как же разрешить «спор» о местах гнездования? Существует только одна матка, так что и адрес может быть только один. Какой же участок выбирает колония?

Пчелы, которые обнаружили не самые пригодные для жизни участки, постепенно затихают, а продолжаются танцы, указывающие на лучший участок. Пчелы, которые вначале рекламировали явно менее привлекательные участки, присоединяются к остальным, чтобы сформировать большинство.

Вот качества новой полости, которые влияют на решение:

- расстояние от старого дома (не слишком близко, не слишком далеко);
- размеры новой полости (не слишком большая, но достаточная для расширения в последующие годы);
- высота полости над субстратом (не слишком близко к земле);
- устройство входа (не слишком маленький — чтобы не мешать интенсивной летной активности, но не слишком большой — чтобы его можно было легко охранять);
- внутренняя часть должна быть сухой;
- географическая ориентация входа (направление на юг предпочтительно, чтобы получить выгоду от солнечного тепла ранней весной);
- присутствие старых сотов предыдущих обитателей.

Найдя полость, пчелы-разведчицы оценивают признаки, определяющие ее привлекательность, медленно летая по участку и интенсивно исследуя ее внутреннее пространство. Расстояния, которые преодолевают пчелы при проверке внутренних стен, могут достигать 50 м и более. Ни один уголок не остается без внимания, оценивается состояние стен и объем полости.

Переброска 20 000 пчел одним роем в эту точку ландшафта — совсем не простое дело (рис. 7.33), и его успех гарантируется различными механизмами обмена информацией.

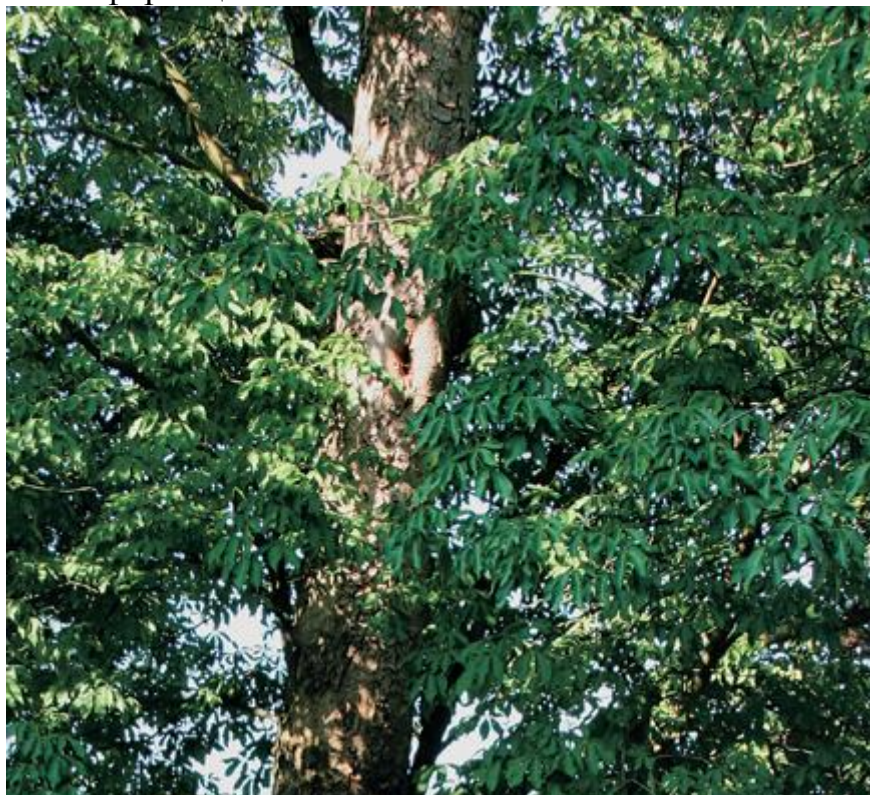


Рис. 7.33 Пчелы-разведчицы нашли на этом дереве идеальное место для устройства гнезда

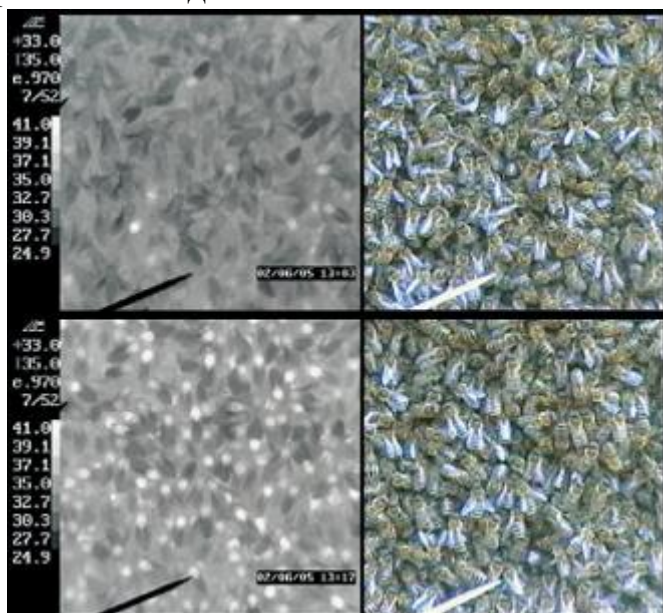


Рис. 7.34 Термографические изображения (слева) и обычные фотографии (справа) роя за 15 минут (вверху) и за одну минуту (внизу) до того, как роевая гроздь снимается с места. Обычная фотография не выявляет различий между

этими съемками, но термограмма показывает повышенную температуру «осигналенных» пчел. Температуру пчел можно определить по *шкале слева*. Указатели служат для идентификации отдельных пчел

Пчела, которая обнаружила новый участок и знает его местоположение, мобилизует относительно небольшую и медленно увеличивающуюся группу пчел. В лучшем случае это может быть до 5 % всего роя. Эти пчелы летают взад-вперед между полостью для гнезда и роем, снова и снова продолжают танцевать на поверхности роя. Теперь пчелы держатся возле входа в новое помещение и летают вокруг него кругами характерным «гудящим полетом», маркируя участок феромонами желез Насонова на своих брюшках. В этом отношении их поведение похоже на то, что используют опытные пчелы-сборщицы для приманивания вновь мобилизованных особей к источнику пищи (см. главу 4).

Поскольку танцплощадка из пчелиных тел совсем не передает вибрации и потому привлекает мало последователей, складывается значительное количественное несоответствие между немногими танцующими пчелами и многими тысячами адресатов их посланий. Практически наверняка большинство пчел, особенно сидящих в центре роя, понятия не имеет о танцах, происходящих на поверхности. Как же мотивировать целый рой, всех рабочих пчел и матку, следовать в верном направлении?

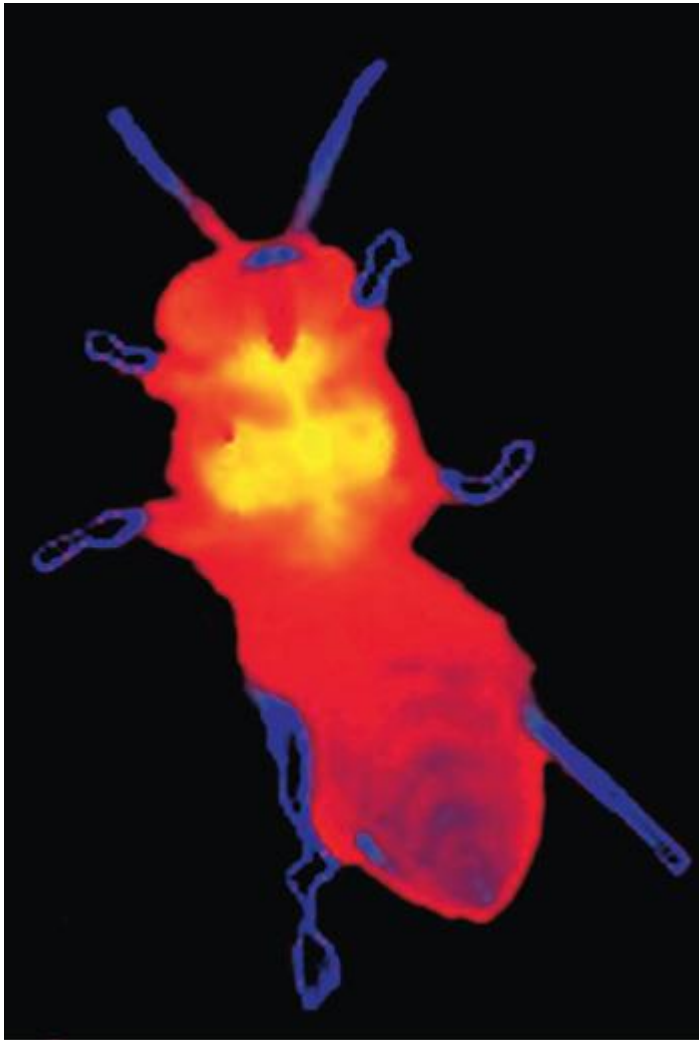
Постепенно все танцующие пчелы останавливаются и пробираются в середину роя. Там они с трудом пролезают по сложным пространственным лабиринтам сквозь массу тел, «сигналя» как можно большему количеству своих сестер. Такой звук высокого тона производится летательными мышцами и передается как вибрация всем особям, с которыми они контактируют. После этого каждая «осигналенная» пчела повышает температуру тела. Минут через десять начинает «пылать» весь рой (рис. 7.34).

Как только весь рой достигает температуры около 35 °С, он буквально взрывается — все пчелы одновременно взлетают в воздух. Образуется большое гудящее облако диаметром несколько метров, состоящее из медленно кружащихся пчел. Сквозь облако стремительно пролетают пчелы, указывающие направление движения; эти особи знают местонахождение цели и поведут рой, пронесясь сквозь облако взад-вперед по прямой линии — той оси, которая соединяет точку отлета с новым жилищем. Жужжащий пчелиный шар постепенно принимает очертания толстой сигары и устремляется к цели, возглавляемый гудящими пчелами, уже знающими новый адрес. Пчелы-разведчицы, пользуясь запахом из желез Насонова на своих брюшках, успели пометить химическими веществами вход в полость для прибывших сородичей.

По прибытии в новое помещение немедленно начинается производство воска. Где нужно, внутренние стены помещения выравниваются — щепки удаляются ротовыми органами. Где этого нельзя сделать, стены будут покрыты прополисом. Продуваемые насквозь пустоты запечатают тем же прополисом. Как только «ремонтные» работы завершаются, строятся новые соты.

Можно начинать новую вечность.





8. Как вырастить умницу

Температура расплодного гнезда — управляющий фактор в выстроенной пчелами среде обитания, при помощи которого они определяют признаки своих будущих сестер.

Живые организмы подвержены влиянию нестабильных условий со стороны среды их обитания. Земноводные страдают от засухи, птицы — от нехватки пищи, бабочки — от холода. Свобода передвижения предоставляет большинству животных возможность избежать неблагоприятных ситуаций и найти лучшие условия. Земноводные закапываются в землю; птицы меняют место пребывания, а в крайних случаях, когда речь идет о перелетных птицах, даже континент; бабочки выбирают солнечные места. Окружающая среда предоставляет возможности, из которых животные выбирают лучшее решение. Выбор гарантирует, что вид, который нашел правильное решение, выживает; те же, кто не сумел этого сделать, исчезают полностью.

В действительности же среда обитания — это не просто набор условий, где организмы или делают хороший выбор, или страдают от плохого. Среда обитания также можно создавать. Дождевые черви формируют субстрат, в котором живут, благодаря особенностям пищевого и роющего поведения. Листья деревьев отбрасывают тень и тем самым оказывают влияние на листья, растущие под ними.

Водные животные влияют на кислотность маленьких водоемов своими выделениями. Такого рода воздействия на среду обитания, если они не являются нейтральными, вызывают появление ответа, который, в свою очередь, воздействует на рассматриваемых животных. Такой ответ зачастую носит отрицательный характер: если реакция воды в маленьких водоемах становится слишком кислой из-за влияния населяющих ее животных, это убивает самих загрязнителей.

Но что, если бы организмы смогли обустроить среду обитания себе на пользу и задействовать особым образом управляемые положительные последствия? Не придаст ли это игре «среда обитания, организм и адаптация» совершенно новые свойства?

И что, если бы среда обитания, сформированная организмами, смогла определять характеристики самих организмов или влиять на них? Не может ли это привести к появлению системы, в которой окажутся стертыми границы причины и следствия, и даже рамки классической модели «организм — среда обитания»?

В эволюционных масштабах времени активно формируемая среда обитания, которая приобрела свойства, возникшие под влиянием живущих в ней организмов, слилась бы в одно целое с генами организмов, которые определили ее облик, приводя к появлению единства, составные части которого развивались бы совместно.

Такие организмы освободили бы себя от необходимости быть рабами среды обитания, к которой им необходимо приспособляться, чтобы выживать и воспроизводиться.

Шаг к независимости от окружающей среды сделали не только люди, но еще и медоносные пчелы — причем достижение медоносных пчел, возможно, еще более существенное по сравнению с тем, что удалось людям. Для нас обычный метод создания нужных условий в нашей среде обитания определяется конструктивными возможностями и зависит от преобладающих естественных условий. Возможно, в процессе улучшения условий в местах проживания и работы мы скорее просто добиваемся ощущения комфорта, который удовлетворяет нашим нынешним потребностям, чем действительно изменяем самих себя на протяжении более или менее длительного отрезка времени.

За 30 млн лет своей эволюции пчелы, образующие колонии, пришли к тому, чего людям еще предстоит достичь — они могут изменять свою среду обитания ради собственной пользы.

Мы постепенно начинаем понимать очень сложные и многочисленные механизмы обратной связи и взаимовлияния между пчелами и их самоуправляемой окружающей средой. Одно из самых последних достижений — открытие того факта, что температура расплодного гнезда имеет большую важность для всей биологии медоносных пчел.

Горячие пчелы и теплые куколки

Расплодное гнездо медоносных пчел (рис. 8.1) — это чрезвычайно важная и чувствительная часть их живого мира, контролируемого ими с удивительной аккуратностью, а температура области, в которой находятся запечатанные ячейки с куколками, регулируется особенно точно.

Пчеловоды уже давно знали о тепле, что выделяется в расплодном гнезде медоносных пчел, и о том, что его можно ощутить, даже просто поднеся руку. Предполагалось, что сам расплод локально выделяет тепло, и пчелы приходят туда греться. Однако было показано, что это мнение ошибочно. Ему на смену пришла более интересная догадка о биологическом значении климата гнезда медоносных пчел, а именно: применение термочувствительных камер, тщательное наблюдение за поведением и осторожные манипуляции пчелами и пчелиными колониями раскрыли новые перспективы, последствия которых оценены еще далеко не полностью.

Животные способны выделять тепло, включая в обмен веществ высокоэнергетические соединения вроде жиров и углеводов, или же при помощи сокращений мускулатуры, как это делаем мы, когда дрожим от холода. Медоносные пчелы прогреваются, сокращая летательные мышцы, которые используются не только для полета, но и, как мы видели в главе 4, отвечают за появление вибрационных импульсов при обмене информацией в ходе виляющего танца. Тепло выделяется этими мышцами несколько по-разному. Пчелы отцепляют эти мышцы от крыльев при помощи хитроумного действия крохотных регулирующих мышц и, сокращая и расслабляя их, ускоряют собственный обмен веществ. Мышцы-антагонисты работают друг против друга, и так возникает вибрирующая мышечная дрожь. Эти вибрации значительно слабее, чем производимые танцующей пчелой. Применительно к выделению тепла результат этой дрожи можно оценить по изображениям, полученным с помощью термочувствительной камеры (рис. 8.2).



Рис. 8.1 Расплодное гнездо медоносных пчел — это та часть сотов, на которой каждый член колонии, развиваясь от личинки через куколку до взрослой пчелы, получает индивидуальный уход пчелы-няньки

Многие насекомые, включая медоносных пчел, выработали способность разогревать свои летательные мышцы с помощью таких сокращений, готовясь к

полету. Вероятно, одиночные эволюционные предшественники медоносных пчел, которые не образовывали колоний, уже обладали и этой способностью, и приемом управления температурой гнезда. Это наследственное качество было одной из самых важных физиологических потребностей для эволюции образующих колонии медоносных пчел.

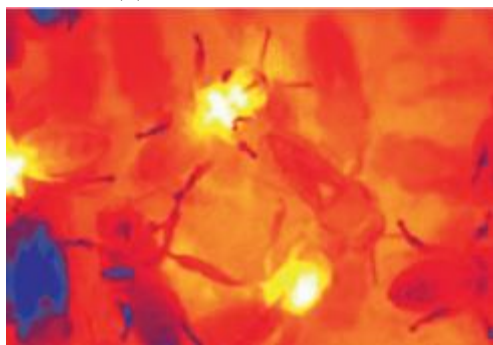


Рис. 8.2 Распределение температуры в телах пчел-обогревателей становится видимым на термографиях. Искусственное окрашивание изображений показывает низкую (*синий цвет*) и повышенную (*желтый цвет*) температуру.

Изобретательное использование принципа встречного потока предотвращает пассивное рассеивание тепла через брюшко пчелы, и теплота оказывается заключенной в грудном отделе тела, где она выделяется благодаря сильной дрожи летательных мышц

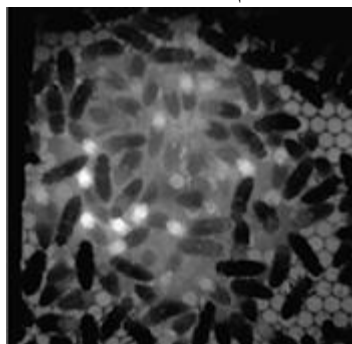


Рис. 8.3 Термограммы показывают, что «горячие пчелы», грудной отдел тела которых выглядит здесь *белым*, собираются на запечатанных местах расплодного гнезда. Окружающая незапечатанная часть сотов, распознаваемая по темным краям стенок ячейки, свободна от пчел-обогревателей

При помощи термографической камеры были сделаны снимки многих насекомых, готовящихся к полету, и оказалось, например, что ночные бабочки разогревают свои летательные мышцы, прежде чем взлететь в прохладный ночной воздух. Такая же разминка происходит в летательных мышцах медоносных пчел, готовящихся к полету; это и есть исходное назначение той способности, используя которую медоносные пчелы добились совершенно иного результата.

Взгляд на расплодные соты через линзы термографической камеры выявляет «горячих» пчел-обогревателей с «горящей» грудью, отчетливо выделяющихся на фоне области с запечатанными ячейками (рис. 8.3).

Эти пчелы прижимаются грудью к крышечкам находящихся под ними ячеек и отдают свое тепло куколкам, заключенным под крышечками. Эта поза обогрева, в которой они сидят, как минимум на половину высоты тела ниже, чем у других пчел на сотах; она легко распознается (рис. 8.4). Пчелы сохраняют это положение тела в совершенной неподвижности до получаса, и их вполне можно принять за

мертвых. Антенны не движутся, но находятся в постоянном контакте с восковой крышечкой куколочных ячеек, находящихся перед пчелой, возможно для измерения температуры, потому что на кончиках антенн сконцентрировано больше всего термочувствительных рецепторов.

По отношению к пчелам было бы в высшей степени несправедливо полагать, что они отдыхают, спят или даже мертвы. Они активны ровно настолько, насколько это возможно для медоносной пчелы. Интенсивной деятельности пчелы-обогревателя может соответствовать лишь энергичный полет.

Пробыв в этой позе не больше получаса и выполнив работу по обогреву, соответствующую температуре тела в 43 °С, животные выбиваются из сил и прекращают свое занятие. Крышечка нагретой куколочной ячейки будет «гореть» еще какое-то время после того, как пчела-обогреватель перестала ее греть и удалилась (рис. 8.5).

Пчела-обогреватель может одновременно греть лишь одну крышечку куколочной ячейки, потому что она имеет такие же размеры, как грудной отдел ее тела.

Инженер-теплотехник мог бы поинтересоваться эффективностью системы, в которой тепло передается от груди пчелы к отдельной ячейке. Горячие пчелы излучают тепло во все стороны, а не только вниз к куколкам, которым нужен обогрев. Они теряют больше тепла в окружающую среду, чем передают находящимся под ними ячейкам, с которыми непосредственно работают. Этот метод обогрева выглядит скорее как в гостиничном номере с неисправными окнами в былые социалистические времена: окна не чинили, и тепло просто улетучивалось.

Более внимательный взгляд на пчел на участке с запечатанными расплодными ячейками выявляет те усилия, которые они на самом деле прикладывают, чтобы потери тепла были как можно меньше (рис. 8.6, 8.7). Например, не занятые нагревом пчелы сидят на сотах, плотно прижавшись друг к другу, теплоизолируют их и снижают потери излучаемого тепла.

Кроме того, пчелы освоили гораздо более изобретательный и эффективный способ обогрева своего расплода, который описан в следующем разделе.

Инкубатор колонии

Пчелы всегда начинают устраивать место для расплода с центра сота. Оно расширяется во все стороны по мере того, как матка продолжает откладывать яйца, а ячейки закрываются крышечками во время последней личиночной стадии, чтобы личинки могли спокойно окуклиться. Запечатанная крышечками область расплодных сотов в колониях медоносной пчелы закрыта не вся; среди запечатанных ячеек разбросаны пустые, составляющие 5–10 %. Этот процент меняется в зависимости от климата снаружи.

Неиспользованные ячейки можно обнаружить на всех стадиях развития расплодного гнезда (см. рис. 8.7). Доля пустых ячеек на расплодных сотах, превышающая 20 % от общего количества, может быть результатом необычных ситуаций в колонии вроде нежелательного появления большого количества диплоидных трутневых личинок, которых рабочие пчелы затем удаляют из расплодного гнезда.



Рис. 8.4 В центре изображения видна пчела-обогреватель в типичной позе обогрева. Тесно прижавшись к крышечке ячейки, она держит свои крылья плотно сложенными, а кончики антенн находятся в постоянном контакте с крышечкой ячейки. В этой позе пчелы могут сохранять неподвижность до получаса, пока вокруг них на сотах продолжает бурлить жизнь

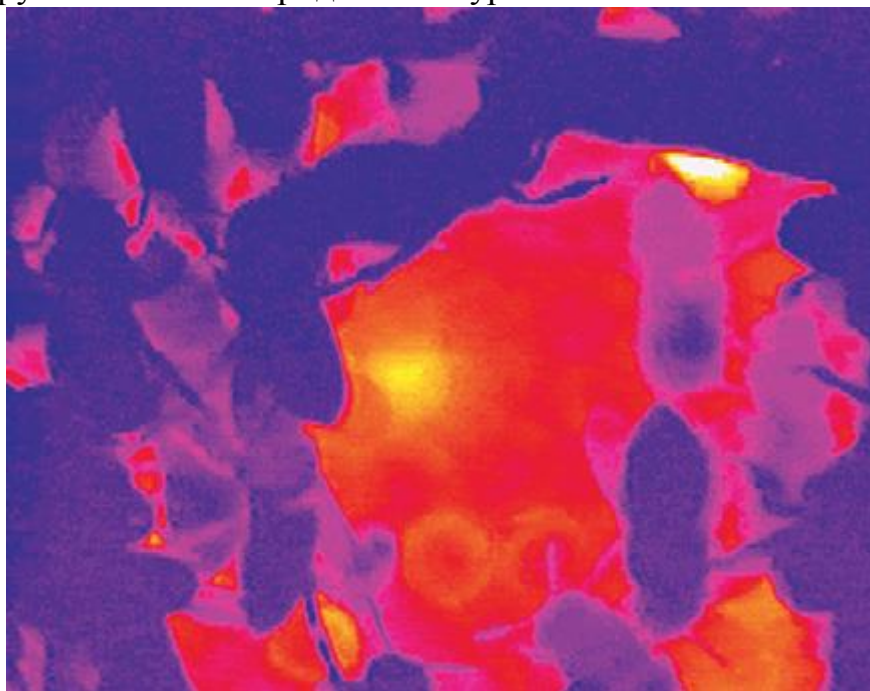


Рис. 8.5 Если отодвинуть в сторону пчелу, которая некоторое время прижималась к крышечке ячейки, термографическая камера обнаружит горячую

точку в том месте, где находилась грудь пчелы (заметна здесь как *желтая область в центре* изображения)



Рис. 8.6 Большинство пчел держится в области запечатанных расплодных ячеек. Пчелы-обогреватели, тела которых прижаты к сотам (здесь *белыми кругами* отмечены четыре пчелы-обогревателя, см. рис. 8.7), частично скрыты более многочисленными стоящими пчелами, не занятыми обогревом. Тела не занятых обогревом пчел образуют эффективный теплоизолирующий слой и помогают удерживать тепло расплода



Рис. 8.7 Увеличенное изображение (см. рис. 8.6) области с четырьмя пчелами-обогревателями, прижимающимися грудью к крышечкам ячеек для передачи тепла от своих тел



Рис. 8.8 Матка откладывает яйца не в каждую ячейку. По всей области разбросаны и пустые ячейки



Рис. 8.9 Пустые ячейки становятся заметными, когда начинают развиваться вылупившиеся личинки

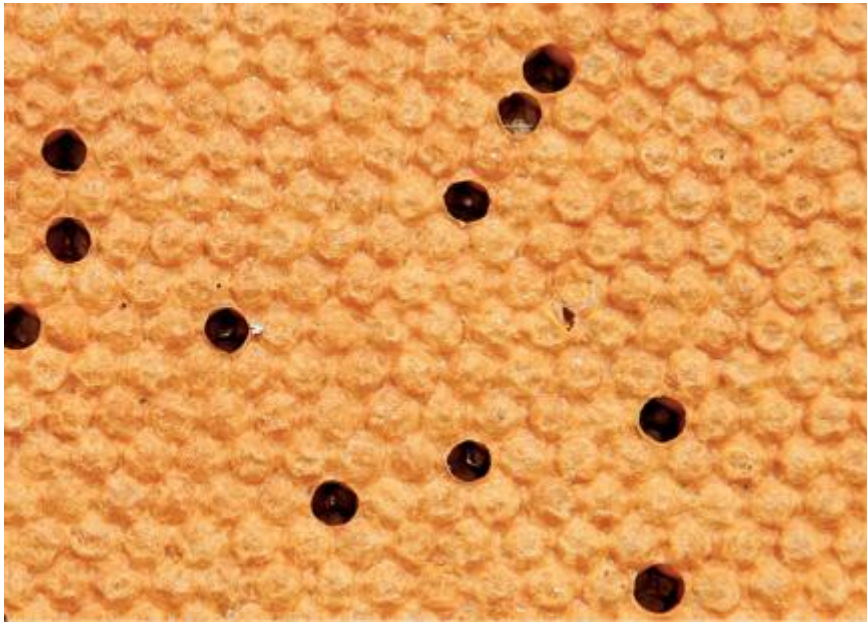


Рис. 8.10 Около 5–10 % ячеек в месте нахождения запечатанного расплода обычно пустует — это соотношение, которое идеально подходит для обогрева куколок



Рис. 8.11 Три рабочих особи, глубоко забравшиеся головой вперед в пустые ячейки в области запечатанных ячеек расплодного гнезда

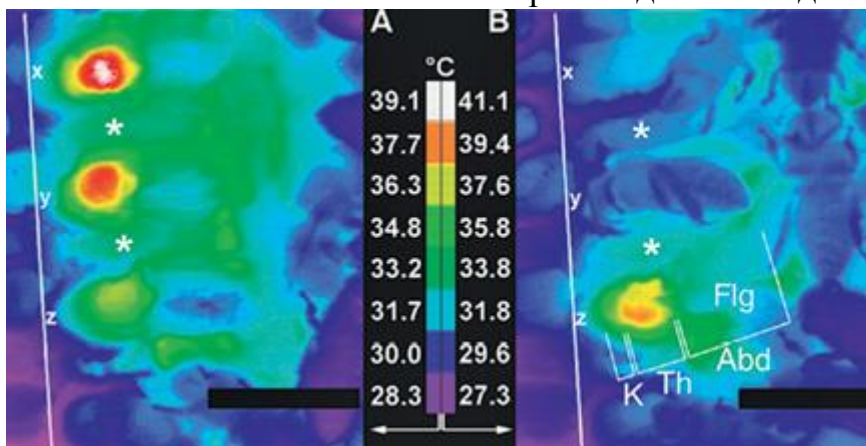


Рис. 8.12 Термограмма части расплодного гнезда, которая была разрезана вдоль ячеек. Четыре пчелы-обогревателя с различной температурой и отдыхающая пчела с температурой окружающей среды (здесь *синего* цвета рядом с буквой *у* в группе справа) занимают соседние ячейки. Буквы *x*, *у* и *z* отмечают дно этих шести ячеек. *Звездочки* указывают местоположение куколок. *Abd* — брюшко, *Flg* — крылья, *K* — голова, *Th* — грудь пчел. *Шкалы* показывают температурную калибровку термографической камеры

Пустующие ячейки можно обнаружить даже во вновь заложенном маткой расплодном гнезде (рис. 8.8), и, соответственно, после появления личинок (рис. 8.9). Однако интерес к их назначению возникает, когда начинаешь понимать, что эти выглядящие пустыми ячейки в действительности редко пустуют все время (рис. 8.10). Напротив, их часто занимают пчелы, лежащие в них головой вперед (рис. 8.11).

Это поведение было изначально описано как «очистка ячеек», или «отдых», потому что было невозможно определить, что пчелы делали в этих ячейках.

Все, что можно увидеть снаружи, — это брюшки пчел, кончики которых быстро выдвигаются и прячутся внутрь или показывают, что короткие периоды активности чередуются с длительными периодами отдыха. Быстрые «телескопические» движения обычны на всей площади, занятой расплодом, состояние отдыха наблюдается меньше. Осторожное вскрытие ячеек сбоку демонстрирует пчел, находящихся в ячейках с вытянутыми назад ногами. На стадии куколки они сходным образом лежат в ячейках, и их головы направлены наружу, но сейчас головы обращены внутрь. Со стороны пчелы выглядят находящимися в состоянии полного покоя, если не считать «качающих» движений брюшка. Термографическая камера, направленная на этих пчел, показывает большую разницу в температуре тела у особей из разных ячеек (рис. 8.12).

У интенсивно «качающих» пчел средняя температура грудного отдела тела достигает 43 °С, в отличие от пчел в состоянии покоя, которые имеют температуру окружающей среды. Старая трактовка этого явления как отдыха пчел справедлива лишь для малой части обитателей ячеек. Все остальные особи активно занимаются обогревом. Такое поведение представляет вторую стратегию обогрева, которая значительно эффективнее для передачи энергии, чем в случае, когда пчела прижимается к поверхности крышечек ячеек. Измерение температуры тела пчел перед тем, как они заползут в ячейки, показывает, что в пустые ячейки забираются лишь особи с высокой температурой тела, и они подготавливаются перед входом в ячейку. Изначально они обладают той же температурой, что и воздух в улье, но перед входом в ячейку быстро бегают по сотам, поднимая температуру груди до необходимого уровня. Спустя время, от трех минут до получаса, остывшие пчелы покидают ячейки. Усилия по поддержанию температуры тела на высоком уровне требуют огромного количества энергии, что объясняет ограниченное нахождение в ячейке. Резервы пчелы истощаются самое большее через полчаса.

Пчелы-обогреватели не занимаются обогревом с полной выкладкой в течение всего того времени, что они проводят в ячейках. Фазы активности продолжительностью до пяти минут чередуются с паузами; в это время пчелы позволяют температуре своего тела снижаться на 5 °С, затем снова поднимают ее, чтобы обогревать с максимальной интенсивностью. Такие температурные скачки

ожидаемы в управляемой системе, которая должна поддерживаться на определенном уровне. Выработка тепла прекращается, когда превышает желательная температура, и процесс возобновляется при ее падении ниже этого уровня. Это обогревающее поведение тесно связано с социофизиологическим контролем климата расплодного гнезда (см. главу 10).

Пчелы, исполняющие роль обогревателей, не относятся к особой возрастной категории. Возраст самых молодых пчел, которые выполняют эту работу, составляет три дня, самых старых — 27.

Сладкие поцелуи для горячих пчел

Пчелы получают энергию для обогрева из меда. Сильная колония может выработать в течение лета до 300 кг меда, хотя в любой момент времени в гнезде можно найти лишь малую часть этого количества, потому что его оборот происходит быстро. Мед — это не пища в привычном смысле, для обслуживания функций тела пчел; он используется главным образом для обогрева расплодного гнезда летом и для предохранения от замерзания в улье пчел, собравшихся в зимний клуб. Так что большие запасы меда у пчелиной колонии — не пища, а топливо. Вот некоторые сведения, относящиеся к данному вопросу.

- Содержание энергии в полном зобике нектара составляет 500 Дж (джоулей).
- Затраты энергии пчелы-сборщицы составляют до 6,5 Дж на километр полета. Из этого следует, что для среднего вылета ей будет нужно около 10 Дж. Следовательно, она приносит в гнездо в 50 раз больше энергии, чем затрачено на полет.
- За время средней продолжительности жизни пчела-сборщица приносит в гнездо 50 кДж.
- Силы сборщиц колонии (более 100 000 особей в течение лета, несколько миллионов вылетов за кормом) приносят в улей примерно 3–4 млн кДж энергии.
- Один миллиграмм меда содержит 12 Дж химической энергии, заключенной в сахаре. При сгорании килограмма меда выделяется 12 000 кДж.
- Пчела расходует 65 мДж в секунду, добываясь выделения тепла, необходимого, чтобы температура ее груди поднялась и поддерживалась на обычном для лета уровне 40 °С.
- После периода обогрева продолжительностью не более 30 минут такая пчела-обогреватель сожжет 120 Дж, полученных главным образом из сахара в ее гемолимфе.
- За весь период выведения потомства пчелы-обогреватели сожгут около 2 млн кДж, что составляет более двух третей всей энергии, используемой за лето.
- Тепловая энергия для контроля температуры расплодного гнезда эквивалентна непрерывному использованию мощности 20 Вт. Если бы пчелы сумели направить эту энергию в лампочку, они могли бы ярко освещать темный мир в своем гнезде.
- Также для обогрева зимнего клуба пчел в гнезде сжигается 2 млн Дж. Остающаяся пятая часть запасов энергии, собранной пчелами летом, обеспечивает их энергией для всех прочих видов деятельности.

Запасы меда в улье обычно располагаются на некотором расстоянии от нагретого расплодного сота. Пчелы с «заправочной станции» постоянно заняты тем, что экономят пчелам-обогревателям долгий путь к запасам меда, особенно в холодную

погоду, чтобы избежать малейших перебоев в деятельности по обогреву. Эта группа пчел целенаправленно ищет пчел-обогревателей и передает им мед прямо в рот в «сладком поцелуе». Прямая передача нектара или меда из одного пчелиного рта в другой носит название трофаллаксис (рис. 8.13).

Пчелы-заправщики должны разыскать в темноте улья истощенных пчел-обогревателей с низкой остаточной теплотой тела, и в этом поиске их направляют очень чувствительные к температуре рецепторы на антеннах. Члены этой команды передают друг другу концентрированный мед с максимальным содержанием энергии, а не незрелый мед или просто нектар, которыми в значительных количествах обмениваются между собой другие пчелы в улье.

Пчелы-заправщики «нагружаются» из открытых или уже запечатанных медовых ячеек, крышечки которых они вначале должны удалить (рис. 8.14), а затем отправляются на поиск пчел, которым нужна энергия.



Рис. 8.13 Пчела-донор (*внизу*) снабжает истощенную пчелу-обогревателя (*вверху*) трофаллактической «дозой энергии» в виде высококачественного меда



Рис. 8.14 Пчелы, в задачи которых входит снабжение и подпитка исчерпавших запасы энергии пчел-обогревателей в расплодном гнезде, показаны здесь вскрывающими запечатанные медовые ячейки

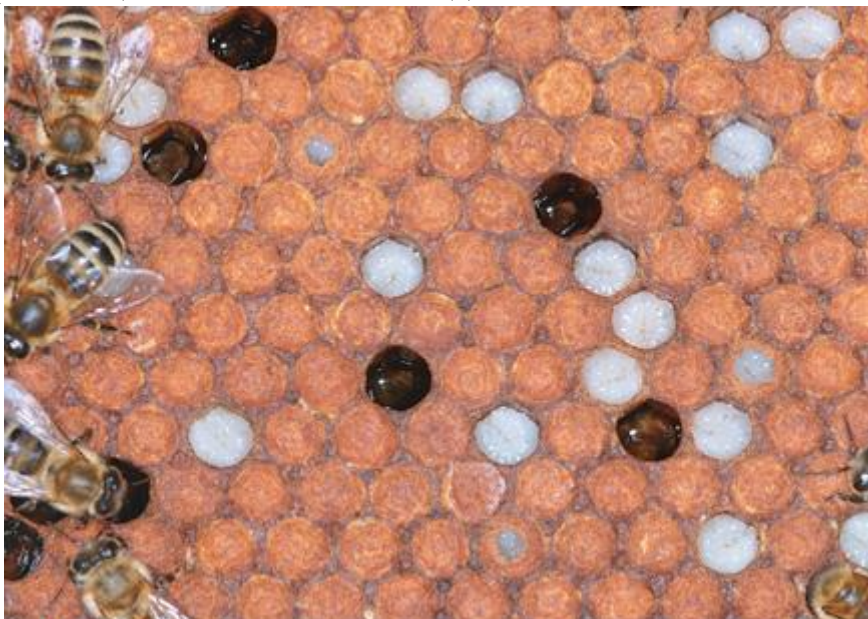


Рис. 8.15 Заполненные нектаром хранилища в расплодном гнезде



Рис. 8.16 Пчелы-обогреватели обслуживают себя сами из хранилищ в расплодном гнезде, когда они доступны для них. Такие ячейки недолго остаются заполненными и содержат просто «жиденький» нектар, а не мед

Такое поведение стимулирует более высокая температура воздуха в расплодном гнезде — это имеет биологическое значение, потому что обычно высокая температура воздуха в месте расположения выводка представляет собой результат деятельности многих пчел-обогревателей, которые, соответственно, ощущают голод после выполнения своей задачи. Также в местах нахождения расплода есть некоторое количество пищи для самообслуживания. Пустые ячейки в местах с запечатанным расплодом часто используются как хранилища и заполняются нектаром (рис. 8.15) лишь для того, чтобы быть опустошенными через короткое время. Эти ячейки служат местными складами для пчел, нуждающихся в энергии, но не содержат высококачественных «доз энергии», которые обеспечивает зрелый мед, передаваемый изо рта в рот.

Правильное сочетание пустых нагревательных ячеек среди расплода, заполненных ячеек-хранилищ и пчел-заправщиков находится в прямой зависимости от окружающей температуры. Если она долго остается низкой, появляется значительно больше пустых нагревательных ячеек; если она на какое-то время стала высокой, дополнительные ячейки используются не для обогрева, а как временные склады для нектара (рис. 8.16).

Пчелы, которые не заняты активным обогревом, образуют живой слой на поверхности сотов и вносят свой вклад в регуляцию температуры пассивной теплоизоляцией. Такая изоляция может способствовать как снижению потерь тепла изнутри, так и защите от перегрева извне.

Пчелы должны не только греть, но также и охлаждать, чтобы содержать куколок при оптимальной для них температуре. В Центральной Европе последнее требуется значительно реже, чем обогрев, но даже короткая волна жары может нанести ущерб чувствительному расплоду.

Метод, применяемый для охлаждения, — тот же, что используют люди в своих воздушных кондиционерах, — охлаждение через испарение.

В жаркие дни специализированные рабочие особи собирают воду с мокрой земли и с краев открытых прудов и рек (рис. 8.17).

Они переносят ее в улей и там распределяют в виде тонкой пленки по ребрам или крышечкам ячеек. Мартин Линдауэр (1918–2008), известный исследователь пчел, более 50 лет назад понял, что, когда пчелы проветривают какое-то место своими крыльями (рис. 8.18), воздушные потоки, вызванные этим «полетом на месте», испаряют влагу, заставляя температуру улья снижаться. Эти воздушные потоки создают пчелы, сидящие либо прямо на сотах, либо на входе в улей.

Пчелы-вентиляторщицы организуются в пространстве в определенном порядке и объединят свои маленькие индивидуальные усилия в очень эффективную вентиляцию всего гнезда, как только это потребуется (рис. 8.19).

Температура тела пчел-обогревателей и время, которое они проводят внутри ячеек, определяют значение температуры на небольших, ограниченных участках расплодного гнезда. И то и другое зависит от структуры области вокруг пустой ячейки.

Пустая ячейка используется для обогрева лишь в том случае, когда она соседствует по крайней мере с одной куколочной ячейкой, и тогда средняя температура пчелы-обогревателя составляет 33 °С. Пчелы-обогреватели повышают свою температуру до 41 °С, если пустая ячейка окружена геометрически ограниченным максимумом — шестью запечатанными куколочными ячейками. Промежуточные температуры используются, если с пустыми ячейками соседствует от двух до пяти куколочных ячеек.

Четкое соотношение существует также между окружением ячейки и продолжительностью нахождения в ячейке пчелы-обогревателя; те, что окружены пятью или шестью запечатанными куколочными ячейками, заняты пчелами-нагревателями практически все время; истощившие свои силы пчелы немедленно заменяются свежими особями.



Рис. 8.17 Пчелы ищут воду, которую они затем распределяют мелкими капельками и тонкой пленкой по поверхностям внутри улья, если в улье становится слишком тепло



Рис. 8.18 Когда сборщицы воды распылили повсюду тонкую пленку влаги, их соседи по гнезду берут на себя роль живых вентиляторов. Потоки воздуха, которые они порождают своими крыльями, испаряют влагу и охлаждают поверхности



Рис. 8.19 Если требуется капитальное проветривание улья, пчелы выстраиваются перед ульем в цепочку вентиляторщиц, чтобы удалить несвежий воздух, который либо слишком теплый, либо содержит избыток углекислого газа

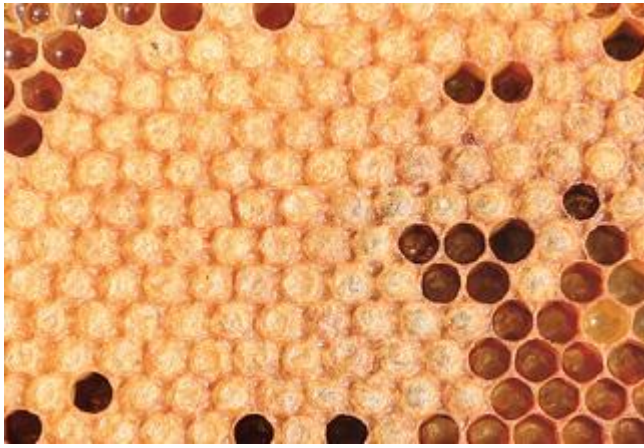


Рис. 8.20 Количество куколок, которые лежат по соседству с пустыми ячейками в расплодном гнезде, отчасти определяет время, в течение которого пчела-обогреватель будет занимать пустую ячейку. Чем больше куколок находится в непосредственной близости от ячейки, тем дольше она будет занята пчелами-обогревателями

Ячейки, которые расположены рядом лишь с одной куколочной ячейкой, заняты в течение 10 % любого времени наблюдения; те же ячейки, что граничат с тремя запечатанными, заняты пчелами-обогревателями до 70 % времени (рис. 8.20).

«Недопеченные» сестры, или «Генетика — это еще не все»

В меде большая часть энергии, происходящей из высокоэнергетических связей в сахаре растительного нектара, преобразуется в тепло (рис. 8.21). Это не обычная неизбежная потеря, которая сопровождает преобразование и перенос энергии, — в данном случае мед задействуется в обмене веществ со специальной целью высвобождения тепловой энергии.

Какова же фундаментальная причина этих огромных вложений сил и времени, которым подчинено так много сторон биологии пчел?

Можно рассмотреть два возможных объяснения высокой температуры расплодного гнезда медоносных пчел.

- Первое предположение. По окончании зимы высокая температура расплодного гнезда позволяет пчелам быстро включиться в работу весной и воспользоваться ресурсами рано цветущих растений, опередив своих конкурентов. Согласно этой гипотезе, чем выше температура расплода, тем меньше время развития и тем быстрее колония увеличит свою численность. Тем не менее в любой колонии в сезон размножения молодые пчелы появляются непрерывно и потому не следуют друг за другом настоящими поколениями. Следовательно, независимо от того, потребует ли отдельной пчеле на один или два дня больше или меньше времени для развития, ситуация остается той же в плане непрерывно пополняемой численности во всех колониях. По сравнению с температурой расплодного гнезда в 35 °С температура расплодного гнезда в 32 °С, при которой получают совершенно нормальные пчелы, позволила бы значительно сэкономить энергию. Так почему же температура расплодного гнезда такая высокая?



Рис. 8.21 Нельзя описывать цветы как кормовые участки пчел, а сбор нектара — как заготовку пищи. Их следует расценивать как источники энергии, а сбор взятка — как накопление энергии для улья. Изготовление меда в гнезде — это очистка сырья

- Время развития матки — самое короткое. Ее стадия куколки длится в среднем пять дней по сравнению с 10–13 днями у рабочей особи. Будет ли тогда температура маточной ячейки значительно выше, чем у рабочих пчел? Вовсе нет. Измерения показали, что температура маточной ячейки находится на уровне 35 °С, поддерживаемая пчелами, которые группируются вокруг нее.
- Существует положительная корреляция между продолжительностью развития и температурой куколок; это явление можно показать для всех насекомых, и оно имеет биохимическую основу. Однако, как уже объяснялось выше, этот аспект вряд ли станет движущей силой для эволюции обогревающего поведения.
- Второе предположение, касающееся использования нагревательной способности пчел, более убедительно, особенно в зонах умеренного климата: медоносные пчелы изначально появились в тропиках и эволюционировали, когда расплодные гнезда находились в условиях высокой и постоянной температуры. Преадаптированные благодаря усовершенствованной системе обогрева, они были хорошо подготовлены к вторжению в умеренные широты с их суровыми зимами. Здесь им удается удерживать температуру внешних слоев тесного зимнего клуба от падения ниже 10 °С — температурной границы,

ниже которой пчелы больше не могут двигаться. Поэтому под защитой зимнего клуба может раньше появиться новый расплод.

Второе предположение не отвечает на вопрос о том, почему температура расплодного гнезда на стадии куколки так точно регулировалась уже в тропиках. Если контролировать температуру куколок в тех местах, то охлаждение создаст больше проблем, чем обогрев. Тропические пчелы в своем жарком климате требуют меньше энергии, что означает меньшее количество меда и запасов.

Описанное ниже исследование свойств медоносных пчел, которые развивались на стадии куколки при разных температурах, дало понимание важности общественного обогрева у медоносных пчел.

Перед манипуляцией температурой куколок необходимо определить температурный режим, который оказывает воздействие на куколок в нетронутом расплодном гнезде.

Крохотные термопары, установленные в запечатанные ячейки без повреждения куколок, дали три интересных результата.

- Фактические температуры куколок в естественном расплодном гнезде постоянно держатся в определенном диапазоне, однако во многих ячейках слегка колеблются вокруг среднего значения. Продолжительность отдельных плавных изменений составляет от 30 минут до часа. Амплитуда изменений может составлять до 1 °С в любом направлении относительно среднего значения.
- Средняя температура куколок со временем остается постоянной для каждой отдельной куколки, за которой проводилось наблюдение.
- Средние температуры различных куколок варьируются от 33 до 36 °С.
- Направление изменения температуры в процессе медленных колебаний неодинаково для всех куколок, как в случае, если бы температура всего расплодного гнезда менялась как у единого неделимого целого. Температура отдельно взятой куколки может подниматься, в то время как у куколки в расположенной рядом ячейке она будет падать.



Рис. 8.22 Куколки в своих ячейках лежат на спине в идеальном порядке



Рис. 8.23 В принципе, каждая из медоносных пчел способна выполнять любую работу, которую можно наблюдать в улье. Однако качество работы и частота выполнения задач весьма сильно отличаются для разных особей. Специалисты привлекаются, когда нужно проветрить улей, чтобы загустел мед, испарилась вода для охлаждения или освежился воздух гнезда, в котором высока концентрация углекислого газа



Рис. 8.24 Сбор пыльцы ведут главным образом пчелы, специализирующиеся на этой задаче. Всего лишь около 5 % сборщиц приносят в улей и пыльцу и нектар



Рис. 8.25 Пчелы-сторожа не позволяют особям из других колоний и всем прочим пришельцам пройти в гнездо и будут преследовать любых чужаков, которые пробрались мимо них внутрь гнезда



Рис. 8.26 Возводя соты, пчелы образуют живые цепочки, функция которых неизвестна

Подведем итог. Куколки рабочих особей медоносных пчел (рис. 8.22) получают от пчел-обогревателей индивидуальную и различную «персональную» тепловую обработку.

Приводят ли эти различия в обработке к каким-либо последствиям для получающихся в итоге пчел?

Стадия куколки медоносных пчел длится около девяти дней для рабочих особей, около десяти дней — для трутней и около шести — для матки. В это время пчела превращается из личинки во взрослую особь. В процессе метаморфоза определяются основные характеристики взрослой пчелы. Они типичны для насекомых и отклоняются от общей исходной формы меньше, чем это бывает у многих насекомых, которые адаптировались к особым экологическим нишам.

Пластичность поведения — это отличительная особенность, которая стоит первой в списке у пчел. В течение своей жизни рабочие пчелы последовательно выполняют серию разных задач, зависящих от их возраста. Список задач, которые пчелы выполняют в непотревоженной колонии, очень длинный. Если расставить их в порядке возникновения, это будет чистка ячеек, запечатывание расплода, уход за расплодом, работа в свите матки, получение нектара, производство меда, уборка мусора, упаковка пыльцы, постройка сотов, вентиляция, охрана входа и

сбор взятка. Исследования в области поведения, использующие технологию, способную сконцентрировать внимание на отдельных особях пчел, расширили список, включив в него пчел-обогревателей и пчел-заправщиков, ответственных за обеспечение подпитки энергией пчел-обогревателей (рис. 8.23, 8.24, 8.25, 8.26).

Различные виды деятельности требуют различного поведения, а поведение определяется нервной системой. Поэтому нервная система медоносных пчел должна обладать высокоразвитой способностью к изменениям. С возрастом у пчелы увеличивается количество ювенильного гормона, что необычно для насекомых. Как подразумевает само его название, в норме количество ювенильного гормона самое высокое у молодых насекомых и уменьшается в течение жизни взрослой особи. Возрастающий уровень ювенильного гормона в течение взрослой жизни пчел может отвечать за то, что более старые пчелы-сборщицы способны учиться лучше, чем молодые ульевые пчелы. Пчелы посылают своих стариков в недружелюбный мир решать опасные и трудные задачи за стенами гнезда.

Каждая отдельно взятая пчела не всегда принимает участие во всех работах, указанных в списке выше. Например, для свиты матки или для охраны входа в гнездо необходимо лишь несколько пчел; пчелы, которые связаны с определенной задачей, выполняют ее часто, и их чувствительность к стимулам, которые заставляют браться за эту работу, очень высока. Особо чувствительные особи отзываются даже на слабые стимулы; нечувствительные пчелы реагируют только на сильную стимуляцию и проявляют меньшую активность (см. главу 10).

Можно составить список частоты, с которой каждая отдельная пчела участвует в различных видах деятельности; возраст и социальное окружение играют основную роль в определении ее текущей работы. Вносит свой вклад и генетическая составляющая, но еще большее влияние, чем прямой генетический вклад, оказывает температура, при которой куколки развиваются во взрослых пчел. Поскольку климат гнезда находится под контролем пчел-обогревателей, чье собственное поведение и генетическая предрасположенность определялись условиями, в которых они развивались, очень сложное взаимодействие окружающей среды и генома обеспечивает колонию высокими способностями к адаптации.

Искусственное выращивание пчелиных куколок при разных температурах, обычно существующих в непо потревоженном улье, показало, что частота проявления у них определенных форм поведения зависит от температуры, при которой они были выращены. Пчелы, появляющиеся из более холодных куколок, занимаются главным образом работами, которые отличаются от тех, что выполняют пчелы, выходящие из теплых куколок. Обмен информацией критически важен для успешного сбора взятка колонией, и пчелами, которые способны точно передавать свои сообщения, оказываются те, что развиваются при температурах, близких к 36 °С, — самых высоких из обнаруженных в расплодном гнезде. Эта группа пчел также обладает лучшими способностями к обучению и лучшей памятью, чем их более «холодные» сестры.

Температура, при которой выращены пчелы, также влияет на продолжительность их жизни. Взрослые пчелы-сборщицы обычно живут около четырех недель, и пчеловоды называют их летними пчелами. Особи, которые

переживают зиму (зимние пчелы) и вновь активны в следующем сезоне в роли сборщиц, могут жить до года. Куколки, выращенные при самых низких температурах в расплодном гнезде, с наибольшей вероятностью станут зимними пчелами.

Влияние температуры на метаморфоз известно по многим экспериментам на других насекомых. Для медоносных пчел уникально то, что они сами определяют температуру, при которой будут развиваться их сестры. Старая биологическая истина, гласящая, что окружающая среда и геном совместно определяют свойства организма, в данном случае расширена медоносными пчелами — они эксплуатируют непосредственную обратную связь между этими двумя формообразующими силами.



9. Зов меда и зов крови: насколько важна семья?

Тесные семейные отношения в улье — это результат, а не причина образования колонии.

Создание социальной формы колонии медоносных пчел как сложнейшего и высочайшего уровня организации из достигнутых миром живых организмов было предсказуемым шагом в эволюции (см. главу 1). Вопрос о том, когда фактически был сделан этот шаг, тесно связан с вопросом об условиях, при которых это вообще стало возможным. Само по себе теоретическое ожидание события не ведет к его реализации, если не доступны соответствующие условия. Квантовый эволюционный скачок к суперорганизму был связан со случайным возникновением «технической предпосылки», которая благоприятствовала возникновению этой формы жизни. Проведем аналогию: человек долгое время создавал теорию полета и хотел летать, прежде чем ввел это в практику. Заключительный шаг стал возможен только после того, как были подобраны материалы, необходимые для постройки функциональной летающей машины.

Но каковы «технические» условия для создания образующей колонии медоносной пчелы? Что же такое есть у медоносных пчел, чего нет у стрекоз, клопов или жуков, которые не породили суперорганизмы?

Великий эволюционный биолог Чарльз Дарвин не считал, что появление медоносных пчел, образующих колонии, было неизбежным; совсем напротив, он видел в существовании медоносных пчел проблему, которая могла угрожать всей его теории эволюции. В соответствии с его предположением, первое условие для эволюции состоит в том, что количество потомства должно быть больше, чем необходимо для поддержания численности популяции на постоянном уровне. Только в том случае, когда существует достаточное количество потомков и они обладают изменчивостью, может осуществиться следующий шаг — отбор. Медоносные пчелы предъявили ему организм, у которого самки целой колонии, кроме одной матки, совсем не производят потомства. В своей книге «Происхождение видов» он пишет, что в его теорию сложно включить рабочих особей медоносной пчелы. Они отличаются по форме и поведению от способных к размножению самцов (трутней) и самок (маток), но, предположительно, не могут передавать эти характерные отличия следующему поколению, потому что бесплодны. Но достаточно очевидно, что они делают это... вот только как?

Дарвин нашел решение, которое положило конец этим «неудобным» сложностям. Концептуальная проблема, обрисованная выше, была бы в значительной степени снята, если признать, что отбор мог бы действовать не только на особь, но и на всю колонию. Если рассматривать вопрос в этом свете, то целые колонии конкурировали бы за воспроизводство самого большого количества дочерних колоний, а не отдельных пчел.

Сейчас современная эволюционная биология рассматривает концепцию эволюции колоний как понятие группового отбора.

Дарвин, скорее всего, знал о «коллективном» представлении пчелиной колонии как единого целого, которое было сформулировано немецкими пчеловодами. Следовательно, существа такого рода должны были конкурировать со своими эквивалентами так же, как отдельные организмы.

Только вопрос, как получается, что отдельные рабочие особи медоносных пчел и их родственников, шмелей, ос и муравьев, не конкурируют друг с другом внутри колонии, остается нерешенным. Тем не менее именно отказ рабочих особей от выведения собственного потомства медоносные пчелы использовали в

качестве успешной стратегии для передачи собственного генома новым поколениям.

Особые генетические отношения между пчелами

Лучше всего необычную ситуацию можно понять в рамках концепции, которая приобрела популярность благодаря работе английского биолога Уильяма Д. Гамильтона (1936–2000).

Суть идеи Гамильтона следующая: определенные гены, расположенные в одном и том же месте у тех или иных организмов, которые влияют на один и тот же признак, называются аллелями. Аллели могут существовать в разных формах и являются основой изменчивости в гене. Аллели напрямую передаются потомству, а также их копии существуют у родных братьев/сестер и детей, двоюродных братьев/сестер, тетей, дядей и целых семей. Вероятность обнаружения одного и того же аллеля у индивидов тем меньше, чем отдаленнее родство индивида с исходным носителем аллеля. Носитель, у которого находится аллель, мало что значит для успеха, который проявляет та или иная форма гена при распространении в популяции в качестве конкурирующего аллеля. Например, поведение родственников, которые участвуют в выращивании молодняка, может давать преимущество и помощникам, и их аллелям, даже если у носителей нет собственного потомства. Тогда такая жертва не приносит ущерба, если аллели встречаются в семье достаточно часто.

Отбор родичей — теория, разработанная Джоном Мейнардом Смитом (1920–2004) и Уильямом Д. Гамильтоном и основанная на распределении аллелей в группах родственных организмов, — имеет очевидные последствия для появления кооперативного или, в крайних случаях, «альтруистического» поведения у животных. Эта теория предлагает объяснение для отдельных организмов, которые, как медоносные пчелы, в ходе своей эволюции преодолели порог между «одиночками» и общественными существами.

Аллели, которые оказываются наиболее успешными в ветвящейся семейной сети, существуют «эгоистично» за счет других аллелей. Ощущение, что аллели ведут себя эгоистично и стремятся лишь оставить как можно больше собственных копий в мире, убедительно объяснил Ричард Докинз (р. 1941) в своей книге «Эгоистичный ген». Перед наблюдателем аллели предстают как отдельные элементы, ведущие себя эгоистично и демонстрирующие то, что мы практически можем назвать «двигателем репродуктивного поведения» у медоносных пчел.

Медоносные пчелы, подобно всем остальным перепончатокрылым и многим другим видам насекомых, не образующих колонии, обладают необычным механизмом определения пола взрослых особей. Пчелы из неоплодотворенных яиц несут единственный набор хромосом — хромосомы в гаплоидном состоянии. Пчелы из оплодотворенных яиц обладают двойным набором хромосом, в диплоидном состоянии. У медоносных пчел есть единственный ген, служащий для определения пола, который может существовать в виде различных аллелей. Особь, которая гомозиготна по данному гену (аллели одинаковы), что должно наблюдаться у всех гаплоидных особей (они обладают только одним аллелем), разовьется в самца. Особь, которая гетерозиготна по данному гену (все аллели разные), развивается в самку. Диплоидные особи, гомозиготные по

определяющему пол гена (что бывает очень редко), являются диплоидными трутнями, и рабочие пчелы обычно убивают их на личиночной стадии.

Этот метод определения пола через количество наборов хромосом, или гаплодиплоидия, имеет необычные последствия.

- У самцов нет отцов, потому что они выводятся из неоплодотворенных яиц. Из этого следует, что у самцов нет и сыновей, не говоря уже о внуках.
- Если самец и самка производят дочерей, у этих дочерей будет больше общих аллелей друг с другом, чем с их собственными детьми.

Последовательное знакомство с концепцией позволяет лучше понять эти любопытные обстоятельства.

- В 1969 году французский биоматематик Гюстав Малек (1911–1998) обозначил генетическое родство как r , что представляет собой среднюю вероятность того, что определенный аллель, выбранный у индивида, будет также обнаружен у определенного индивида, которому он приходится родственником.
- Величина r имеет биологическое значение с точки зрения «расточителя» гена, потому что это определяет направление потока генов.
- Все аллели гаплоидного отца будут наверняка передаваться каждой из его дочерей. Вероятность появления аллелей отца у дочерей — 100 %, или, если выразить по-другому, $r = 1,0$. Поэтому отец вновь обнаружит каждый из своих аллелей у каждой дочери.
- Статистическая вероятность того, что одни и те же аллели диплоидной матери будут обнаружены у дочерей, составляет 50 %, или $r = 0,5$, потому что мать вносит ровно половину своих аллелей в каждую свою яйцеклетку. Поэтому мать вновь обнаружит в среднем половину своих аллелей у той или иной дочери.
- Вероятность того, что одни и те же аллели будут обнаружены при сравнении между полными сестрами, складывается из суммы факторов, относящихся к отцу и матери: половина генома самки пчелы получена от отца и идентична у всех полных сестер. В математическом выражении это означает, что 100 % из 50 % генов сестер идентичны. Другая половина генома получена от матери, и есть всего лишь 50 %-я вероятность того, что она будет идентична у сестер, потому что мать может предложить один из двух возможных разных аллелей для каждого из генов. Применительно ко всему геному это означает 50 % от 50 %, или 25 % идентичных генов.
- Если теперь сложить значения, полученные для аллелей отца и матери, и сравнить сестер друг с другом, получаем $50 \% + 25 \% = 75 \%$, или $r = 0,75$ для степени генетического родства.

Следовательно, статистическое среднее значение числа общих аллелей для сестер у медоносных пчел составляет три четверти. В действительности же это значение колеблется от 50 % общих аллелей (унаследованы только аллели от отцов) до 100 % (одинаковые аллели и от отца, и от матери).

Клонированные животные на 100 % генетически идентичны; степень их генетического родства $r = 1,0$. Человеческие дети на 50 % идентичны своим родителям; здесь степень генетического родства r составляет 0,5. Медоносные пчелы со своим $r = 0,75$ стоят между клонированными животными и людьми. С этой точки зрения лучшим, что пчелиная самка может сделать для распространения своих генов, будет отказаться от появления собственных детей, а

вместо этого помогать своей матери производить на свет как можно больше сестер.

Чтобы распространять свои аллели, бесплодные рабочие особи должны оказывать друг другу поддержку. Это как раз то, что происходит в пчелиных колониях, хотя здесь ситуация несколько сложнее.

Матка во время своего брачного вылета обычно спаривается примерно с 12 трутнями, и их сперма оплодотворяет яйца, из которых позже разовьются самки. У всех рабочих особей в пчелиной колонии общая мать, потому что все они происходят от одной и той же матки, но от многих отцов. Рабочие, которые появились от спермы одного и того же трутня, — полные сестры. Они полусестры тем особям, у кого другие отцы. У полных сестер больше общих аллелей, чем у полусестер (рис. 9.1), поэтому им стоило бы оказывать меньше поддержки полусестрам, чем другим полным сестрам. Если бы пчелы поддерживали своих ближайших родственников, можно было бы ожидать сложной игры взаимодействия между полными сестрами и конфликта между группами полных сестер, хотя такого рода взаимодействие зависело бы от их способности отличать полных сестер от полусестер.

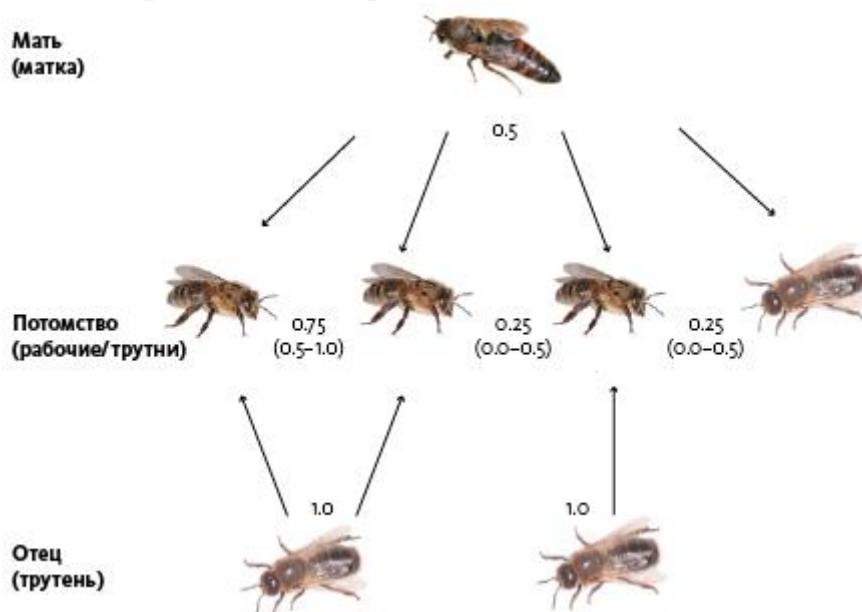


Рис. 9.1 Внутри суперорганизма пчелиной колонии существует много уровней генетического сходства, выраженных степенью родства r . Матка и все ее дети в любом случае обладают значением r , равным 0,5. Для полных сестер (имеющих одних и тех же мать и отца) величина r лежит в пределах от 0,5 до 1,0 при среднем значении 0,75. У полусестер (одна мать, разные отцы) значение r находится между 0,0 и 0,5, в среднем 0,25. Братья и сестры показывают значение r от 0,0 до 0,5, в среднем 0,25. Отцов и их дочерей объединяет значение r , равное 1,0. Чем больше число отцов пчел в колонии, тем разнообразнее становятся отношения. Если рабочие пчелы тоже начинают откладывать яйца и тем самым производят племянников, дальнейшая оценка значений r становится затруднительной.

Пчелы могут узнавать многое о своих сородичах при помощи обоняния. Решение о том, действительно ли принадлежит к колонии пчела, желающая войти в улей, чрезвычайно важно. Такую проверку осуществляют пчелы-сторожа на входе в улей (рис. 9.2), которые способны почуять запах вновь прибывшей особи

на расстоянии (см. рис. 7.29) и трогают ее своими антеннами, когда она садится. Хемочувствительные сенсиллы в антеннах позволяют им определить, принадлежит ли она к их гнезду, или является чужаком.



Рис. 9.2 Пчелы-сторожа обследуют прилетающих пчел на входе в улей, чтобы узнать, принадлежат ли они к колонии и их можно впустить, или это чужаки и их впускать не следует

Если запах дает сигнал «чужак», пришельца будут агрессивно изгонять. Однако есть возможность, что ему дадут войти, если он подкупит пчел-сторожей каплей нектара (см. рис. 7.30).

Эксперименты по выработке условных рефлексов показали, что пчелы способны отличать полных сестер от полусестер по запаху их кутикулы, тонкого слоя воска, который целиком покрывает насекомое и защищает его от обезвоживания. Используют ли они эту способность и если да, то в каких случаях она была бы важной применительно к отбору родичей?

В отношении отбора родичей запаховая идентификация была бы важна во время выращивания новых особей, способных к размножению, потому что будущее маток и трутней направлено на размножение. Выращивание новой матки определит направление изменения генома в новой колонии, и в этом моменте заложен высокий потенциал для конфликта между различными группами полных сестер в гнезде.

Фактически мы ничего не знаем о том, как колония решает, кто будет новой маткой. Происходят ли между полусестрами неуловимые конфликты и состязания, которые мы не выявили? Играют ли свою роль пока еще в целом неизвестные, но часто отмечаемые формы поведения рабочих пчел, молодых маток и трутней во время брачных вылетов? Многие из этого все еще остается совершеннейшей загадкой.

Когда сами рабочие пчелы начинают откладывать яйца, возникает дополнительная область потенциального конфликта. У европейских пчел это случается с вероятностью 1:1000. Такие яйца не оплодотворены, и из них выходят гаплоидные трутни. Поэтому в такой колонии могут появляться трутни, которые являются потомками матки и имеют степень родства с нею $r = 0,5$. Трутни, которые происходят от рабочих пчел, имеют степень родства $r = 0,5$ со своими матерями-рабочими. Степень родства между рабочей пчелой и ее братом $r = 0,25$, и это значение не зависит от числа спариваний матки, потому что мать передает собственные гены своим сыновьям в неоплодотворенных яйцах.

Ситуация становится действительно сложной, если подсчитывать степень родства между рабочей пчелой и ее племянником, сыном одной из ее сестер. Значения, которые получаются в этом случае, зависят от количества спариваний матки во время ее брачного вылета. Если бы произошло только одно спаривание, рабочая пчела имела бы степень родства $r = 0,375$ с сыновьями своих сестер (и в этом случае все рабочие пчелы будут полными сестрами). При двух возможных отцах степень родства с племянниками снижается до $r = 0,1875$, что ниже степени родства $r = 0,25$ между братьями. Если же матка спаривалась десять раз, это приведет к степени родства $r = 0,15$ между рабочими пчелами и их племянниками. Тогда чисто теоретически, учитывая обычные многократные спаривания матки, рабочие пчелы получали бы генетическое преимущество, убивая сыновей своих сестер, но не собственных братьев и никоим образом не своих сыновей со степенью родства $r = 0,5$.

Следовательно, рабочие пчелы должны уничтожать племянников, которые генетически далеки от них, и поэтому поедают яйца других рабочих особей (рис. 9.3). Они должны защищать собственные яйца и яйца своих полных сестер, одновременно уничтожая яйца полусестер, но пока еще не ясно, могут ли пчелы отличать друг от друга яйца своих полных сестер и полусестер. Рабочие пчелы могут также «для полной уверенности» просто поесть все яйца, которые отложены не маткой.

Количественное определение генетического родства между членами пчелиной колонии закладывает фундамент для смелой теории. Рассчитанная степень родства r — статистическая средняя величина, которая находится между далеко отстоящими друг от друга крайностями (см. рис. 9.1). Когда медоносная пчела встречается другую пчелу, куколку, личинку или разного рода яйца, она сталкивается не со статистическим средним значением r , а с конкретным и единственным r . Может ли медоносная пчела определять это значение при встрече с другой особью?

Уничтожение рабочими особями гаплоидных трутневых яиц показывает, что они могут различать яйца матки и своих сестер. Однако случайное распределение аллелей будет приводить к ситуациям, когда рабочая особь может наткнуться на

гаплоидное яйцо матки, с которым у нее не будет ничего общего в плане генетики, или же на яйцо одной из своих сестер, с которым ее роднит максимально возможное количество общих аллелей.

В поддержку теории следует сказать, что действие, которое должна совершить рабочая особь, определяет не происхождение яйца, а природа генома.

Но насколько хорошо медоносные пчелы способны распознавать и использовать степени родства — это еще предстоит узнать.

В случае уничтожения яиц рабочих пчел рабочими же пчелами есть и более простое объяснение: поедание яиц могло быть чисто гигиенической предосторожностью (см. рис. 9.3). Очень немногие личинки рабочих пчел доживают до линьки, а эмбриональное развитие или не начинается, или эмбрион попросту гибнет. Здесь, в отличие от определения степени генетического сходства, рабочие пчелы сталкиваются с гораздо более простой задачей — отличать мертвые яйца от живых. Также весьма вероятно, что яйца матки могут быть распознаны по защитному запаху, которым она их снабжает во время кладки. Пока же остается без ответа множество вопросов.

Определение пола у перепончатокрылых (*Hymenoptera*) в форме гаплодиплоидии запустило эволюцию суперорганизмов и дает объяснение причин смены образа жизни с одиночного через жизнь в ассоциациях к социальности и эусоциальности [8].

* * *

8 Эусоциальность— высшая форма социальной организации у животных. Для эусоциальных животных характерны высшие касты с репродуктивной социализацией (наличие в колонии плодовитых и бесплодных особей).



Рис. 9.3 Рабочие пчелы поедают яйца, отложенные не маткой, или любые яйца, которые повреждены или показывают признаки неправильного развития. Чтобы сделать эти фотографии, яйца в ячейках были слегка повреждены острой иглой. Несколько минут спустя они были извлечены из ячеек рабочими пчелами (*вверху, в белом кружке*) и съедены (*внизу*)

Реальное положение дел у ныне живущих суперорганизмов не поддерживает теорию о том, что биология пчел объясняется исключительно родством. Сложности, связанные с огромным разбросом значений r вокруг статистической средней величины, уже упоминались ранее. Положение дел усложняется еще больше, если при вычислении степеней родства учесть многократные спаривания матки. Количественные идеи Гамильтона были бы верны только в том случае, если все пчелы в колонии происходили бы от одной матери и одного отца, но из-за того, что свой след в колонии пчел оставляют многие отцы, это неприменимо к пчелиным колониям, которые мы видим в наше время. Рабочие особи колонии обладают меньшим генетическим сходством с себе подобными, чем могли бы быть с собственными дочерьми.

Возможно, в случае применения теории отбора родичей к медоносным пчелам мы сталкиваемся с ситуацией, заслуживающей замечания Т. Гексли (1825–1895): «...вечная трагедия науки: уродливые факты убивают красивые гипотезы». Тем не менее здесь ситуация не настолько серьезна. В процессе эволюции отбор родичей и гаплодиплоидия были необходимы пчелам и другим перепончатокрылым, чтобы

они нашли свой путь к суперорганизмам. Следовательно, при устройстве гнезд сестры могли бы помогать друг другу в выращивании молодняка, как мы наблюдаем сегодня у ос. Но что же пока удерживает медоносных пчел на этом уровне в наше время, если отбор родичей больше не считается существенным основанием?

Сотрудничество — это всегда хорошо

Какие же преимущества получают колонии пчел от своего поведения и от того, что рабочие особи в них происходят от различных отцов вследствие многократных спариваний матки?

Поскольку близкое семейное родство между всеми членами пчелиной колонии, способное привести к исчезновению одиночных организмов, явно отсутствует, точкой притяжения, предотвращающей крах суперорганизма, должны быть какие-то другие аспекты.

Как только на основе отбора родичей были сделаны первые шаги по пути к суперорганизму, произошли и другие изменения, давшие преимущества, которые с избытком компенсировали дрейф генов, и именно это удерживает организмы в составе их суперорганизмов, несмотря на сильный разброс степени родства в их составе.

Как каждый одиночный организм обладает своей физиологией, так и суперорганизм обладает суперфизиологией, которая проистекает из свойств и взаимодействия членов колонии. Именно эта социофизиология суперорганизма, словно круглые скобки, удерживает членов колонии вместе, и именно их свойства оцениваются в конкурентном отборе, идущем среди суперорганизмов. Признаки всей группы — это тот фенотип, с которым работает отбор. Если особь принадлежит к долговечной группе, она находится на стороне победителей. Такие рабочие особи выживали и распространяли аллели своих геномов, пусть даже всего лишь косвенно, через своих матерей и братьев.

Существенная причина для обширного генетического конфликта внутри пчелиной колонии — это множественные спаривания матки. Так какую же пользу получает суперорганизм от этих множественных спариваний, если в результате возникает внутренний конфликт?

Многочисленные отцы означают множество различных аллелей, и это подразумевает появление рабочих с соответствующим большим количеством различных характеристик.

Различия между пчелами включают их изменчивую чувствительность к разнообразным стимулам окружающей среды. Одни отцы производят чувствительных пчел, а другие — нечувствительных. Следствие этого — значительный диапазон интенсивности, с которой колония реагирует на внешние или внутренние изменения условий. Некоторые особи начнут обогрев даже после очень небольшого снижения температуры расплодного гнезда. Другие присоединятся к ним, только если температура снижается сильнее, а третьи — при еще более низких температурах (см. рис. 10.6). Так колония как единое целое поэтапно дает оптимальный ответ на нарушения ее состояния, и объем мобилизуемых усилий точно соответствует амплитуде этих нарушений. Широкий диапазон чувствительности пчел от очень чувствительных до нечувствительных

особей автоматически вызывает появление у колонии реакции точно отмеренной интенсивности.

Многочисленные отцовские линии в улье, ведущие в итоге к появлению разнообразия признаков у членов колонии, влияют не только на регулирование климата, но и на все аспекты жизни пчелиных колоний.

Уязвимость пчелиной колонии к инфекции снижается вместе с увеличением количества отцов, из дочерей которых она состоит, хотя вопрос о том, почему такие колонии менее восприимчивы к болезни (по сравнению с однократно искусственно оплодотворенными матерями), еще не понят, если принимать во внимание сопротивляемость болезни у отдельных особей. Возможно, генетически гетерогенная колония способна более эффективно реагировать на различные стрессы, вызываемые инфекцией. Для будущих исследований этих аспектов биологии пчел еще найдется немало интересных вопросов.



10. Круг замыкается

Суперорганизм пчелиной колонии — это больше чем просто сумма всех ее частей. Он обладает свойствами, которые нельзя найти у пчел поодиночке, хотя многие из свойств отдельно взятых пчел определяют и оказывают влияние на свойства колонии в целом в рамках ее социофизиологии.

Суперорганизм пчелиной колонии, сложная адаптивная система

Отношения и порядок действий в пчелиной колонии в высшей степени сложны, потому что тысячи особей одновременно и непрерывно добавляют свои маленькие поведенческие строительные блоки к коллективному поведению колонии.

Сложные биологические системы адаптируются к значимым показателям окружающей среды за короткий срок благодаря своей пластичности или за долгий срок — в процессе эволюции.

Общее описание свойствам сложных систем с адаптивными способностями (их можно найти во многих областях природы и техники) дал в своем определении специалист по информатике Джон Г. Холланд (1929–2015): это динамическая сеть с многими участниками (это могут быть клетки, виды, особи, фирмы или общенациональные представители), которые действуют непрерывно и в соответствии с работой других аналогичных элементов системы. Управление в случае сложной адаптивной системы имеет тенденцию к распределению и децентрализации. Если требуется интегрированное поведение системы, то оно должно возникнуть как результат конкуренции и кооперации ее участников. Поведение системы в целом — это результат большого количества решений, которые проистекают от множества отдельных агентов.

С точки зрения исследователя пчел, это увлекательное и многообещающее определение, которое следует тщательно рассмотреть для оценки всех его аспектов. Оно дает нам теоретическую основу для включения феномена медоносной пчелы в структуру других сложных систем и подтверждает интуитивное впечатление, полученное при работе с медоносными пчелами. Исследователь пчел, пытающийся описать специфическую природу суперорганизма пчелиной колонии, повторил бы буква в букву определение Холланда: «Пчелиная колония — это сложное адаптивное сообщество животных, состоящее из многих тысяч особей, которые постоянно сохраняют активность и реагируют на условия своего окружения и на присутствие сородичей. Здесь нет центральной власти, и поведение колонии в целом является результатом сотрудничества и конкуренции между пчелами».

Сложные адаптивные системы вроде пчелиной колонии демонстрируют способность к самоорганизации и эмерджентность. Другие важные свойства сложных адаптивных систем — это обмен информацией (описан для пчел в главе 8), организация в пространстве и времени (см. главу 7) и воспроизводство (см. главу 2).

Как же в пчелиной колонии выражены самоорганизация и эмерджентность?

Поддержание равновесия

Жизненно важные процессы в здоровом организме должны оставаться в равновесии. Для достижения этого необходимы механизмы, которые активно

восстанавливают равновесие, если оно нарушено внешними или внутренними факторами. Значения, которые опускаются ниже заданного уровня, должны быть подняты, а если они слишком высоки, то снижены. Такие регулирующие процессы действуют посредством отрицательных обратных связей, которые соединяют различные компоненты системы с внешним миром и поддерживают гомеостаз. В биологическом организме вроде пчелиной колонии гомеостаз — это сохранение равновесного состояния путем саморегуляции. Термин «равновесие» может означать мир и покой. Однако равновесное состояние пчелиной колонии вовсе не «застывшее». Значения заданных уровней постоянно меняются и регулируются посредством непрерывной деятельности колонии — такую ситуацию два чилийских первопроходца, Франсиско Варела (1946–2001) и Умберто Матурана (р. 1928), описывают скорее как гомеодинамическую, чем как гомеостатическую.

Регулируемые биологические системы демонстрируют две основные особенности.

- Первая: целое — это больше чем простая сумма частей; у него появляются свойства, которые отсутствуют на уровне составных частей.
- Вторая: целое, в свою очередь, определяет поведение составляющих его частей.

Взаимосвязанное состояние целого и его частей — это один из фундаментальных принципов биологии организмов. Для лучшего понимания сложных явлений живых организмов, их функций и биологических целей следует предпринять попытку всеобъемлющих исследований для оценки взаимозависимости отдельных частей друг от друга и от единого целого. Медоносные пчелы особенно хороши для данного подхода, потому что эти две гипотезы о свойствах живых систем — целое больше, чем простая сумма частей, и целое влияет на свойства частей — отчетливо демонстрируются в колониях медоносных пчел.

Первая основная особенность

Колонии медоносных пчел — в высшей степени сложные системы, несущие возможности для существования множества петель обратной связи. В суперорганизме пчелиной колонии мы обнаруживаем гомеостаз на уровне жизнедеятельности отдельных пчел, а также общественный гомеостаз на уровне целой колонии. С точки зрения жизнедеятельности отдельно взятая пчела сбалансирована так же, как любое другое здоровое живое существо. Сбалансированные состояния в колонии достигаются только путем коллективных действий всех членов колонии. Здесь уместно вспомнить строительство сотов, управление климатом гнезда и гигиену. Способности и свойства, которые возникают только как коллективное усилие и недостижимы для отдельных особей, — это признак социофизиологии суперорганизма.

Вторая основная особенность

Социофизиология колонии оказывает существенное влияние на свойства отдельных пчел, как в случае «разведения» отличительных признаков отдельных пчел (см. главу 8) или постройки сотов (см. главу 7).

Все оказывается связанным со всем остальным, что делает выделение и изучение отдельных систем регулирования очень трудным делом.

Поддержание температуры расплодного гнезда — хороший пример систем регулирования в суперорганизме пчелиной колонии.

Не слишком тепло, не слишком холодно

Под управлением мы подразумеваем исправление (в любом направлении) отклонений системы от заданного значения. У пчел были выявлены соответствующие инструменты для регулирования температуры (регуляторный механизм): доставка влаги и вентиляция для снижения температуры и выделение тепла летательными мышцами для ее повышения. Тепло, вырабатываемое пчелами, эффективнее всего передается куколкам из ячеек внутри расплодных сотов.

Здесь также играет свою роль архитектура расплодного гнезда — оно устроено особым способом, гарантирующим нахождение расплода в постоянных и энергетически оптимальных условиях. Для любой окружающей температуры на участках с запечатанным расплодом складывается оптимальная плотность незанятых ячеек, используемых для нагрева изнутри (рис. 10.1). Если оставлено слишком большое или же недостаточное количество доступных пустых ячеек, эффективность обогрева снижается. Доля незанятых ячеек в расплодных гнездах здоровых пчелиных колоний составляет 5–10 %. Количество пустых ячеек, которые находятся между запечатанными куколочными ячейками, может также изменяться в зависимости от средней окружающей температуры. Действие неблагоприятных условий, которые сами по себе не участвовали бы в регулировании климата гнезда, может привести к тому, что в запечатанной части оказывается пустыми до 20 % расплодных ячеек. Например, высокая частота появления диплоидных трутневых личинок (см. главу 9), которые уничтожаются рабочими пчелами и удаляются из ячеек, может привести к тому, что расплодное гнездо будет иметь весьма «дырявый» вид.

Средняя температура, при которой развиваются куколки, влияет на признаки получающихся в итоге взрослых особей и, возможно, на их способности обогревать расплод или строить расплодные соты. Это, в свою очередь, воздействует на природу следующего поколения куколок. В расплодных гнездах тесно переплетаются большие и малые системы регулирования.

Петли обратной связи можно найти в пчелиных колониях во многих формах. На уровне отдельных пчел и внутри суперорганизма существуют быстро и медленно действующие реакции обратной связи. Между отрицательными обратными связями имеются сильные и слабые корреляции, а также возможность противодействия нарушениям состояния.

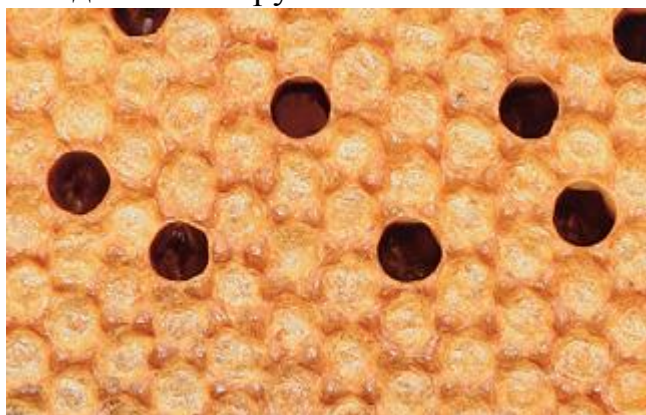


Рис. 10.1 Расплодное гнездо — это наглядный пример социального гомеостаза и результат коллективной работы всех пчел в колонии. Энергетически оптимальный обогрев куколочных ячеек — следствие архитектурных

особенностей расплодного гнезда, в котором пчелы-обогреватели могут пускать производимое ими тепло на обогрев, используя 5–10 % пустых ячеек, разбросанных по запечатанной области

Петли обратной связи действуют быстро или постепенно в зависимости от времени, которое необходимо для определения значения того или иного параметра, и скорости, с которой информация об этом значении может распространяться в ходе информационного обмена. Если медоносные пчелы извлекают информацию непосредственно из сигнала в окружающей их среде, противодействие ему обычно происходит быстрее, чем в случае, когда информация передается опосредованно через сигналы информационного обмена. В отличие от индивидуально ощущаемой информации деятельность, запущенная и скоординированная сигналами информационного обмена, имеет преимущество в том, что конечный ответ не будет зависеть от индивидуального опыта каждой пчелы. Классический пример здесь — обмен информацией во время танца. В поведении при обогреве расплодного гнезда также обнаруживается явление, детали которого еще неизвестны, но которое, похоже, работает посредством какой-то системы информационного обмена: если тщательно удалить у сотен пчел-обогревателей конечный сегмент антенны, который несет термочувствительные рецепторы, изменений в их поведении заметно не будет, но они больше не станут обогревать запечатанный расплод. Если же добавить к этой большой группе нечувствительных к температуре пчел некоторое количество неповрежденных пчел-обогревателей, то в итоге они все принимают участие в обогреве. Поврежденные пчелы не способны напрямую измерять снижение температуры и реагировать на него, но совместное обогревающее поведение может начаться путем мобилизации и какой-то формы обмена информацией. Небольшое число неповрежденных пчел способно вдохновить на обогрев расплода целую толпу пчел с ампутированными антеннами.

Оптимальное значение контролируемых показателей для любого определенного организма устанавливается в ходе эволюции через процесс изменений и отбора. Самые высокоразвитые системы могут не только соблюдать долгосрочные ограничения в ходе эволюции, но также способны в краткосрочной перспективе менять заданные значения параметров контролируемых схем и непрерывно приспосабливаться к новым условиям.

Заданные значения параметров в пчелиной колонии вроде оптимального размера расплодного гнезда или величины запаса пыльцы могут значительно меняться от сезона к сезону, а способность суперорганизма непрерывно приспосабливаться к этим изменениям — это внешнее проявление его пластичности.

У суперорганизма есть три вида реакции в случаях появления новых потребностей или если масштабы текущей деятельности необходимо расширить:

- особи, уже прилежно занятые выполнением задачи, могут приложить еще больше усилий;
- особи, занятые выполнением других задач, могут быть перенаправлены на осуществление новой деятельности, хотя это может привести к конфликтам, затрагивающим исполнение двух различных видов деятельности;

- могут быть задействованы особи из «скрытых резервов».

Медоносные пчелы обычно реагируют путем активации скрытых резервов, содержание которых они могут себе позволить благодаря высокой численности.

Контрольный цикл притока нектара и потребления меда

В пчелиной колонии существуют многочисленные предпочтительные ценности. Томас Д. Сили (р. 1949) в книге «Мудрость улья» (The Wisdom of the Hive) описывает изучение эксплуатации пчелиной колонией источников пищи. На оптимальный размер запасов меда в колонии пчел оказывает влияние целый список факторов. Доступность пространства для хранения меда в сотах и темп его потребления пчелами — два основных фактора.

Масштабное использование меда для обогрева расплодного гнезда необходимо уравнивать поступлением нектара. Это работа пчел-сборщиц. Управление сборщицами должно включать два следующих аспекта: активацию сборщиц, когда количество запасов в улье снижается и есть хороший взятки в поле, и свертывание сбора взятка, когда в улье накоплены достаточные запасы, или если обычные кормовые участки истощены. В обоих случаях обратная связь срабатывает посредством механизмов информационного обмена.

Танцы активизируют скрытые резервы колонии; малоактивные пчелы-приемщицы на сотах оказывают противоположное действие и снижают интенсивность сбора пищи. Такие обратные связи позволяют колонии давать быстрый ответ на каждую специфическую новую ситуацию.

Особенности процесса управления таковы: если запасы нектара в поле хорошие, пчелы-сборщицы исполняют круговой или виляющий танец. Их соседи по гнезду, занятые приемом взятка, вынуждены забирать нектар в усиленном режиме. Увеличение поступления нектара происходит не потому, что сборщицы трудятся старательнее, а потому, что увеличивается количество самих сборщиц. Для этого в пчелиной колонии присутствуют значительные скрытые резервы в виде бездействующих пчел, которые мобилизуются виляющим танцем. Точную картину деятельности отдельной пчелы по сбору корма можно получить при помощи пчел, снабженных с рождения микрочипами (RFID = радиочастотная идентификация; см. рис. 3.10). Они записывают каждый вылет за кормом, который пчелы предпринимают на протяжении своей жизни (рис. 10.2), и показывают, что в среднем типичная пчела-сборщица совершает от трех до десяти вылетов в день.

Пчелы-приемщицы, ответственные за прием нектара от сборщиц, или больше не освобождают их от ноши, если все доступные места хранения в гнезде заполнены, или заставляют их ждать. В это время сборщицы исполняют дрожащие танцы и сигнализируют другим сборщицам, что дальнейший сбор корма не нужен.



Рис. 10.2 «Прозрачные пчелы»: маленький микрочип, закрепленный на груди пчел, появляющихся из куколок, позволяет идентифицировать отдельные особи и непрерывно отслеживать их деятельность в течение всей их жизни

Сборщицы тоже определяют, когда кормовой участок истощается или когда его посещает слишком много пчел, из-за чего возникают очереди и задержки. По возвращении в гнездо эти сборщицы прижимаются к другим сборщицам и издают короткий гудящий сигнал высокого тона (рис. 10.3).

Этот тон звукового сигнала оказывает модулирующее воздействие на исполнителей виляющего и дрожащего танцев. «Осигналенные» пчелы, исполнявшие виляющий танец, перестают танцевать. Вне территории танцплощадки «гудок» и дрожащий танец мобилизуют на работу больше пчел-приемщиц, чтобы увеличить способность колонии по обработке корма. Дрожащий танец одновременно замедляет сбор корма и активизирует его приемщиц. Виляющие и дрожащие танцы и «гудки» стабилизируют весь приток нектара и его переработку в улье, и их результат — меньшие отклонения в интенсивности обоих процессов по сравнению с теми, что могли бы возникнуть, если бы поведение сборщиц управлялось исключительно колебаниями количества запасов корма в поле (рис. 10.4).

Распределение деятельности колонии по сбору корма в пространстве и времени — результат значительных усилий пчел по управлению старыми и новыми кормовыми участками. Поток информации, используемой для развертывания рабочих сил колонии, зависит от танцев и поведения пчел-приемщиц, которые постоянно сравнивают вкус корма из различных источников. Тем самым распределение сборщиц в поле может быть оптимально приспособлено к имеющимся ресурсам.



Рис. 10.3 Пчелы-сборщицы, которые посетили источники корма и сочли их непривлекательными, удерживают других танцующих сборщиц в улье и «осигналивают» их высокочастотными звуками. Те немедленно прекращают танцевать. Если же подобным образом будут «осигналены» бездействующие пчелы-приемщицы, они активизируются и примут нектар у сборщиц

Индивидуальные схемы управления также связаны друг с другом. Схема управления сбором нектара переплетена с системой управления постройкой сотов. Если принимающие нектар пчелы, которые освобождают сборщиц от их ноши, а затем помещают ее в ячейки, не могут найти места для хранения нектара, их восковые железы начинают производить большее количество строительного материала. Это запускает новую волну строительства сотов и создания дополнительных хранилищ, если только полость, в которой устроено гнездо, делает возможным такое расширение.

Температура расплодного гнезда представляет собой особую заданную величину в колонии. Если она слишком высокая, пчелы приносят в улей воду и мелко разбрызгивают ее по краям и крышечкам ячеек, а другие особи на сотах в это время создают своими крыльями охлаждающий воздушный поток (рис. 10.5).



Рис. 10.4 Два различных типа поведения представляют собой «регулировку громкости» для управления поступлением нектара в гнездо. Виляющий танец мобилизует больше сборщиц и тем самым увеличивает поступление нектара (*вверху*). Дрожащий танец «отговаривает» сборщиц от дальнейших вылетов и потому уменьшает поступление нектара (*внизу*)

Если становится слишком холодно, что обычно происходит в расплодном гнезде, в действие вступают пчелы-обогреватели (рис. 10.6). Мы наблюдаем два очень разных типа поведения с противоположным эффектом, которые запускаются изменениями заданной величины.

Но по какой причине не только направление изменений (охлаждение или нагрев) всегда оказывается соответствующим ситуации, но и устанавливается точное значение заданной температуры? И как получается, что активизируется строго определенное количество пчел, необходимое для исправления нежелательных изменений температуры?

Решение этой проблемы простое, но очень эффективное. Различные особи пчел обладают разными порогами чувствительности к подсказкам и сигналам, запускающим данное поведение. Некоторые пчелы начинают вентиляцию крыльями даже после очень небольшого повышения температуры. Если эта первая группа охладителей сумеет сдержать перегрев, то все будет в порядке. Если они не справятся и температура поднимется еще выше, то пчелы, стоящие сразу за ними

по степени чувствительности к температуре, также начнут вентилировать помещение своими крыльями (рис. 10.5) и т. д. Когда становится прохладнее, особи с самым высоким порогом чувствительности к температуре, которые последними начинали вентиляцию, будут первыми, кто перестанет это делать. Процесс идет очень эффективно, потому что задействованное усилие точно соответствует степени нарушения условий. Скрытые резервы не состоят из пчел с близкой пороговой чувствительностью к стимулам или со сходными способностями — они разнородны. Эта смесь пчел, обладающих множеством различных способностей, позволяет колонии реагировать соответствующим образом на нарушения условий любого рода.

Пороговые значения раздражителя, запускающие ту или иную форму поведения особей, определяются геномом лишь отчасти, а в остальном являются результатом многократных спариваний пчелы-матки. Различные отцы порождают неодинаковых дочерей с различными пороговыми значениями в поведении и потому с широким диапазоном чувствительности. Чем шире этот диапазон, тем точнее количество задействованных в работе пчел может быть согласовано со степенью нарушения условий и тем выше точность регулирования в колонии.

Пороговые значения для определенных действий также могут быть подвержены влиянию условий в расплодном гнезде. В противоположность генетической составляющей, это медленная петля обратной связи, которая явно управляется самими пчелами через процесс индивидуального развития и играет решающую роль.

Гибридизация европейской медоносной пчелы *Apis mellifera carnica* африканской медоносной пчелы *Apis mellifera scutellata* привела к появлению так называемых африканских пчел-убийц. В отношении поведения эта гибридизация проявляет себя в виде отсутствия плавной регулировки ответа колонии на тревогу. В отличие от обмена информацией в танце, происходящего в узком кругу сородичей, сигнал о появлении врага должен задействовать большое количество членов любой пчелиной колонии, даже в этом случае соответствуя степени угрозы. «Сошедшая с рельс» тревожная сигнализация в колониях пчел-убийц действует по методу «все или ничего». Легчайший след сигнального вещества изопентилацетата, выделившегося из жалящего аппарата пчелы, заставляет всю колонию вырваться из улья, чтобы принять участие в нападении, зачастую со смертельным исходом для жертвы.



Рис. 10.5 Если температура запечатанного расплодного гнезда лишь слегка превышает нужную температуру, работой заняты немногие пчелы-вентиляторщицы (*вверху*, помечены белыми кругами); если же температура существенно превышает необходимое значение, в работу включается множество пчел (*внизу*)

Болезнь как неточность в настройках

Болезнь может создавать трудности как для отдельных пчел, так и для целых колоний. Болезни пчел вызываются патогенами или паразитами. Грибки, бактерии и вирусы также могут рассматриваться как источники инфекции для медоносных пчел. В этом отношении паразиты вроде клеща *Varroa* не только представляют собой прямую угрозу, но и могут переносить возбудителей болезней.

Медоносные пчелы живут в невероятной скученности и в постоянном контакте друг с другом, поэтому неудивительно, что в процессе эволюции были изобретены разнообразные механизмы, которые используются для успешного предотвращения болезни.

Для начала возбудителям болезней трудно проникнуть сквозь наружные покровы пчелы — кутикулу с тонким восковым слоем. Патогены, преодолевшие этот барьер, сталкиваются с иммунной системой, которая основана на защитных клетках в гемолимфе, обладающих наследственными молекулярными

механизмами защиты. Эти препятствия также обнаружены в аналогичной или сходной форме у одиночных насекомых. Однако в колонии медоносным пчелам доступны возможности, которых лишены одиночные виды, в частности гигиена гнезда, тщательно поддерживаемая при помощи множества особых форм поведения.

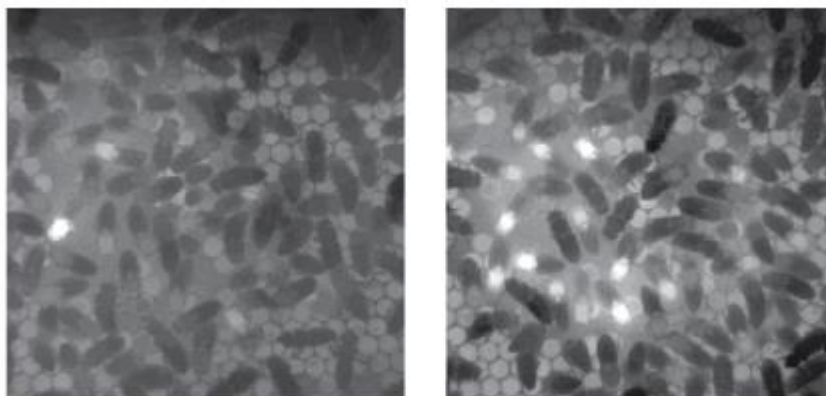


Рис. 10.6 В расплодном гнезде, где температура чуть ниже необходимой, активны совсем немногие пчелы-обогреватели (*слева*); множество их проявляет активность там, где температура падает значительно ниже необходимого уровня (*справа*)



Рис. 10.7 Если помнить о той скученности, в которой живут пчелы, то чистка рабочими особями друг друга является существенной предосторожностью, препятствующей вспышке массовых заразных болезней

Рабочие пчелы часто принимают участие во взаимной чистке (рис. 10.7), а самый ценный член колонии, матка, подвергается непрерывной очистке пчелами из ее свиты (рис. 10.8).

Будущая детская полностью вычищается, прежде чем будет отложено яйцо (рис. 10.9).

Если в улье погибает пчела, труп удаляется из колонии как можно быстрее (рис. 10.10, 10.11).

Больные члены колонии распознаются ульевыми пчелами (неясно, по каким признакам) и подвергаются энергичному лечению. Возможно, этих особей

замечают по измененному поведению или из-за различий в химической природе поверхности их тела.

Для защиты от инфекций пчелы также используют чужеродные вещества. Прополис, смола, которую пчелы собрали с почек растений и включили в состав сотов, обладает антибактериальным и противогрибковым действием. Пчелы навещают аптекаря из мира растений и получают у них свои лекарства.



Рис. 10.8 Матку (помечена *белым кругом*) почти непрерывно очищают пчелы из ее свиты. В колонии она меньше всех может позволить себе заболеть



Рис. 10.9 Тщательная очистка пустых ячеек, в которые матка будет откладывать яйца, — это особенность поведения, важная для здоровья колонии



Рис. 10.10 Мертвые личинки или куколки быстро обнаруживаются и удаляются из улья



Рис. 10.11 Взрослые пчелы, умирающие в гнезде, запускают чистящее поведение у других пчел, которые выступают в роли могильщиков, выбрасывая трупы из улья



Рис. 10.12 По сравнению с дикими популяциями культурные пчелиные колонии содержатся вблизи друг друга ради удобства. Это может привести к быстрому распространению болезни среди колоний

Однако болезни могут также изменять поведение. В Средние века во время эпидемий люди покидали города и уходили на открытую местность — это была стратегия, которая замедляла распространение болезни. Медоносные пчелы также демонстрируют изменения в поведении после начала болезни. Инфекции или заражение паразитами, которые влияют на способность ориентироваться у отдельных пчел, смертельны для них. Больные пчелы не могут найти обратный путь в свои колонии после вылета на сбор корма. Они остаются в поле и гибнут там.

Этот метод самоочищения колоний может вызвать проблемы, если пчеловоды размещают их близко друг к другу и больные пчелы находят не собственные, а другие ульи по соседству, в которые проникают (рис. 10.12). Тогда механизм,

созданный природой для изоляции болезни, становится способом распространения инфекции на соседние ульи. Деятельность пчел-сторожей в какой-то степени снижает остроту проблемы, но не решает ее полностью.

Разделение труда, децентрализованное управление и явление эмерджентности

Разделение труда (см. главы 2 и 8) — это один из секретов успеха насекомых, образующих колонии. У медоносных пчел оно появляется как результат возрастных предпочтений в выполнении тех или иных задач. Очевиднее всего распознается деятельность более старых пчел в роли сборщиц, но, хотя это в принципе справедливо для большинства специальных задач в колонии, в таком разделении существует высокая степень гибкости. Если убрать из колонии всех молодых пчел, некоторые из старых пчел «омолодятся» и у них разовьются действующие железы, выделяющие питательные вещества, и даже активные восковые железы. Удаление всех старых пчел приводит к тому, что молодые особи очень быстро становятся сборщицами. Эта способность системы к адаптации опирается на генетический компонент, выражая себя в преднамеренном выращивании узких специалистов в непропорциональных количествах.

Присутствие специализированных особей не гарантирует их исключительной занятости по профилю в сообществе. Похоже, медоносные пчелы любого возраста и специальности знают, что именно, а также когда, где и сколько необходимо сделать. Последовательность связанных с возрастом занятий в жизни медоносной пчелы образует лишь общую схему, в пределах которой колония пчел может удовлетворять все свои потребности. Объем и характер работ в пчелиной колонии настолько тесно связаны с количеством энергии, затраченной на их выполнение, что можно задать вопрос о том, каким образом деятельность пчел соответствует потребностям. Кто же отдает приказы и кто гарантирует, что приказы выполняются правильно?

Ответ выглядит простым. Матка-«королева», как понятно из ее названия, возглавляет колонию. Однако невозможно выявить ни одной иерархической цепочки, начинающейся с матки, за одним исключением: плодовитая матка выделяет из своих верхнечелюстных желез так называемое маточное вещество, которое распределяется среди всех пчел улья посредством трофаллаксиса и предотвращает развитие яичников у рабочих особей. Это гарантирует ее репродуктивное господство в улье, за исключением появления очень редких яйцекладущих рабочих особей.

Эта ситуация представляет собой не командную структуру в плане принятия решений, а лишь физиологическую реакцию пчел на феромоны, хотя большое количество пчел, на которых оказывается влияние, создает впечатление правящего монарха.

Колонии не организованы иерархическим путем. Коллективное поведение пчел децентрализовано. Каждая пчелиная особь ведет себя так, как если бы она сама решила что-то сделать. Результаты этих решений — небольшие локальные изменения в колонии. Эти изменения, в свою очередь, становятся стимулами для других пчел, которые приспосабливаются к новой локальной ситуации и принимают собственные решения. Видимое макроповедение колонии складывается из этих многочисленных малых решений. Роевание, строительство и

использование сотов, исследование окрестностей улья — все это представляет собой такие формы макроповедения колонии (рис. 10.13, 10.14, 10.15, 10.16).

Качественно новые свойства, которые возникают вследствие взаимодействия участников такой системы, определяются как эмерджентность. Макроповедение системы возникает как эмерджентный результат множества маленьких шагов снизу вверх, а не сверху вниз.

Эмерджентные свойства, которые не дают системе преимуществ, бесцельны, словно чудесно эмерджентные узоры снежного кристалла. Естественный отбор среди пчелиных колоний гарантирует, что их макроповедение является адаптивным и полезным для колонии.

Поведение суперорганизмов может показаться стороннему наблюдателю разумным, потому что кажется, будто они находят подходящие решения для задач и проблем. Это поведение суперорганизмов названо коллективным разумом.

Изучение коллективного разума суперорганизмов преподносит биологам поразительные догадки, а также продолжает быть предметом значительного интереса со стороны многих математических и технических субдисциплин. В случае с суперорганизмами маленькие элементы с ограниченными способностями, взаимодействующие со своим окружением и находящиеся среди других сходных элементов, приходят посредством этих микродействий к микрорешениям, закладывая основу для «искусственного интеллекта» машин, к которому относится особый случай «роевого интеллекта».



Рис. 10.13 Образование роя у медоносных пчел привело к появлению термина «роевой интеллект»



Рис. 10.14 Строительство сотов — материальное выражение коллективной деятельности членов колонии



Рис. 10.15 Использование сотов оптимизировано путем обоюдного взаимодействия между пчелами



Рис. 10.16 Обмен информацией — это основа координации поведения

Догадки математиков и инженеров, которые занимаются сложными компьютерными системами, заставили и биологов искать механизмы с формальными принципами и правилами, которые природа успешно заложила в собственные сложные суперорганизмы.

Медоносные пчелы — это не только интереснейший и важный фактор природной среды. Их системы управления, объединенные в сеть, позволяют наблюдать процессы решения сложных задач, которые могут послужить образцовыми моделями в технике, — это еще один захватывающий аспект феномена медоносной пчелы.



 GAGACGGGTC AAGGGACCGAAGATATCGATCATCCTGAT
 ACTATCCACGACGTAGGGATCGTCGGCAGCGTTTTTTTCT
 TGTTTCGTCGTGTGTCCCTCCCCCGTTGCTCGGGGATCG
 CCGGGCACTTTGGTTACCGAAGAAGAAGGAGGAGAAGGGA
 AGCGTAGGAGGGAGGAATCGAGGGGGAAAGGGAATCGGGGT
 TAGGTTTACGGGAATCGATGCGTGGCCCCCATGGTTGGTCC
 GTCGGACGCTTGACTCGGGGATTTGAAACTTAACCCCTGCG
 TTCTCTTTTTTCCCCCGCGAGCATTTCGGTGAAAAATTT
 GTATTCGTATCGACCTATTTTCGATCCGATTCAAAATATCG
 ATAAGAAGGAAAGATTCCGGATAATTTCGAANAAAATAAAGA
 CTCGAGCGAAGGATGGATCCCCGACGAATTCACCGATTC

TTCATCATTTTATCTTCCAAA	ACTTCAGAAGCAAATCCAC
TCGAAG	:GCAACCC
CGCGAT	:ATTCCG
CGAGAT	:CGGGTT
TCTCCT	:TTCTTCT
CGGAAC	:GAAGCA
CAATCC	:GTTAAA
TTTCTT	:ATAATT
TTCCAC	:GATGAA

Геном медоносной пчелы был расшифрован полностью. Буквы обозначают азотистые основания аденин (А), гуанин (G), цитозин (C) и тимин (T), а последовательность букв — это текст, который переводится в белковые строительные блоки. На этой странице воспроизведена часть генома, и используемая медоносным и пчелами для создания элементов маточного молочка, хранящегося в их верхнечелюстных железах (см. главу 6).

TTTGAAATTC AAATGTATATCCGTTTCTCTTTGTTTTTCT
 TATTATTAGATTCGTCCTCGTTCAACTATACATATCTTTTA
 ATAATCCSTTGCTGAATAATTTTACACGATTCCTCTA

TTCATCAAATTTTTCAAATGGGGGAGAGAATTTTCAAAA
 GTTTTCGTGACGGATACTTATACCGATGCAGTGAAAATCA
 CTCACSTTACGATGTATCGTGATATTATACGTTGAGGAAT
 AAAAATAAGGAGGAGGAGGAATTGATAAAAATAAGGAGGA
 GAANNGANAAAAAGAANGATTTTTTTTTTAANAAAAGGGAT
 GTTGGGAGAGGGAGGAGGGGTATTGGGGAATTGGATTAG

Эпилог

Будущее для пчел и человечества

Интерес человечества к медоносным пчелам очень древний, и пчелы были важны для наших предков главным образом из-за меда и воска. В современную эпоху интерес к пчелам переживает настоящее возрождение по самым разным причинам. Говорят, что Альберт Эйнштейн (1879–1955) сказал: «Когда на Земле исчезнут пчелы, человечеству останется жить лишь еще четыре года; нет пчел, нет опыления, нет растений, нет животных, нет людей. . .» [9] Эту фразу не следует принимать слишком буквально (по крайней мере, когда речь идет о времени), но в этом утверждении заключено не так уж и мало правды. Пчелы — это чувствительные индикаторы ненарушенной окружающей среды, и как ключевые виды, непрерывно определяющие ее облик, обладают значением, которое невозможно переоценить.

- Мы все больше и больше понимаем, насколько важны медоносные пчелы для поддержания биологического разнообразия. Даже если эстетически прекрасный и красочно цветущий луг не станет хорошим аргументом для некоторых людей, тот факт, что деятельность пчел простирается вплоть до бифштекса на наших тарелках, должен заставить нас задуматься. Качество говядины улучшается в присутствии медоносных пчел, потому что

они гарантируют разнообразие растений на полях. Это лишь один пример далеко простирающегося влияния медоносных пчел на естественные и искусственные экосистемы.

- Без медоносных пчел в наших широтах управление все более и более важными возобновляемыми ресурсами окажется невозможным. Человечество и медоносные пчелы зависят друг от друга, и стабильное сельское хозяйство не может существовать без медоносных пчел.
- Здоровье медоносных пчел используется как индикатор состояния созданной человеком окружающей среды, в которой он должен жить.
- Медоносные пчелы вызывают восхищение и стимулируют интерес молодых людей к сложным биологическим взаимосвязям, чтобы со временем они смогли взять на себя ответственность за принятие окружающей среды в свои руки и поддержание ее в пригодном для жизни состоянии.
- В фундаментальных исследованиях медоносная пчела — это неисчерпаемый источник, из которого можно брать идеи для применения в технике и который дает представление о внутренней организации биологически успешных суперорганизмов.
- Медоносные пчелы предлагают нашему вниманию целый перечень возможностей для теоретических исследований в биомедицинской области: изучение их иммунной системы открывает перспективы получения важных для людей знаний и хорошо подходит для исследования фундаментальных проблем. Резко выраженные отличия в продолжительности жизни у пчел с одинаковым набором генов, когда они подвергаются действию различных условий окружающей среды, открывают возможности для исследований в области старения. Оптимальная температура для выращивания куколок пчел, которая замечательно близка к температуре нашего собственного тела, ставит множество интересных вопросов.

Экология и экономика многих регионов нашей Земли всецело зависит от массового и повсеместного присутствия здоровых медоносных пчел. Содействие этому присутствию станет возможным только в том случае, если мы поймем внутреннюю жизнь и функционирование суперорганизмов пчелиных колоний настолько хорошо, что окажемся в состоянии целенаправленно поддерживать и защитить их в случае необходимости. Более тесное сотрудничество между ведущими исследователями и практикующими пчеловодами жизненно необходимо, а целостный подход к биологии организмов предлагает нашему вниманию общую схему, в рамках которой мы сможем понять медоносных пчел, используя самые современные методы физики и молекулярной биологии.

Помогая медоносным пчелам, мы помогаем самим себе.



* * *

9 [] Существуют большие сомнения в подлинности данного высказывания. Эти слова, приписываемые Эйнштейну, стали известны лишь через много лет после его смерти. Вероятнее всего, автор книги невольно повторяет один из многих мифов, окружающих личности великих людей.

Литература

- Barth F.G.* Biologie einer Begegnung: Die Partnerschaft der Insekten und Blumen. Stuttgart: Deutsche Verlags-Anstalt, 1982.
- Bonner J.T.* Life cycles. Reflections of an evolutionary biologist. Princeton: Princeton University Press, 1993.
- Camazine S., Deneubourg J.L, Franks N.R, Sneyd J., Theraulaz G., Bonabeau E.* Self-organization in biological systems. Princeton: Princeton University Press, 2001.
- Dawkins R.* The extended phenotype: Oxford University Press, 1982. — Рус. изд.: *Докинз Р.* Расширенный фенотип. М.: Астрель, 2011 (серия «Библиотека фонда “Династия”»).
- Frisch K. von.* Tanzsprache und Orientierung der Bienen. Berlin; Heidelberg; N.Y.: Springer, 1965.
- Frisch K. von, Lindauer M.* Aus dem Leben der Bienen. Berlin; Heidelberg; N.Y.: Springer, 1993. — Рус. изд.: *Фриш К.* Из жизни пчел. М.: Мир, 1980 (перевод издания 1977 года).
- Gadagkar R.* Survival strategies. Cooperation and conflict in animal societies. Cambr. Mass.: Harvard University Press, 1997.
- Johnson S.* Emergence. The connected lives of ants, brains, cities, and software. N.Y.; L.: Simon & Schuster, 2002.
- Lewontin R.* The triple helix. Cambr. Mass.: Harvard University Press, 2001.
- Lindauer M.* Verständigung im Bienenstaat. Stuttgart: G. Fischer, 1975.
- Maynard Smith J. M., Szathmary E.* The major transitions in evolution. Oxf.: Oxford University Press, 1995.
- Michener C. D.* The social behavior of the bees. Cambr. Mass.: Belknap Press of HUP, 1974.
- Moritz R. F. A., Southwick E. E.* Bees as superorganisms. An evolutionary reality. Berlin; Heidelberg; N.Y.: Springer, 1992.
- Nitschmann J., Hüsing O. J.* Lexikon der Bienenkunde. Wien: Tosa, 2002.
- Nowotnick C.* Die Honigbiene. Die neue Brehm-Bücherei. Magdeburg: Westarp Wissenschaften, 2004.
- Ruttner F.* Naturgeschichte der Honigbienen. München: Ehrenwirth, 1992.
- Seeley T. D.* Honey bee ecology. Princeton: Princeton University Press, 1985.
- Seeley T. D.* The wisdom of the hive. The social physiology of honey bee colonies. Cambr. Mass.: Harvard University Press, 1995.
- Turner J. S.* The extended organism. The physiology of animal-built structures. Cambr. Mass.: Harvard University Press, 2000.
- Wenner A. M., Wells P. H.* Anatomy of a controversy: The question of a dance «language» among bees. N.Y.: Columbia University Press, 1990.
- Wilson E. O.* The insect societies. Cambr. Mass.: Harvard University Press, 1971.
- Winston M.* The biology of the honey bee. Cambr. Mass.: Harvard University Press, 1987.

Фотоматериалы

Все фотографии принадлежат Хельге Р. Хайльманн за исключением следующих:

Brigitte Bujok, BEEgroup: стр. 26 иллюстрированного путеводителя, рис. 1.1, 8.5, 10.6.
Brigitte Bujok, Helga Heilmann, BEEgroup: рис. 4.16–4.21, 4.23.
Marco Kleinhenz, BEEgroup: рис. 4.22, 8.12.
Marco Kleinhenz, Brigitte Bujok, Jürgen Tautz, BEEgroup: рис. 3.3.
Barrett Klein, BEEgroup: рис. 7.16.
Axel Brockmann, Helga Heilmann, BEE-group: рис. 4.9.
Mario Pahl, BEEgroup: рис. 4.11.
Rosemarie Müller-Tautz: рис. 4.3, 4.7 (*внизу*).
Thermovision Erlangen and BEEgroup: фотография в начале главы 8 (стр. 196), рис. 1, 8.2.
Jürgen Tautz, BEEgroup: рис. 5.6 (*вверху*).
Olaf Gimple, BEEgroup: рис. 6.15, 6.16 (*слева*).
Rainer Wolf, Biozentrum Universität Würzburg: рис. 4.5.
Fachzentrum Bienen, LWG Veitshöchheim and Helga Heilmann: рис. 4.7 (*вверху*).
@thka/shutterstock.com

Указатель

Номера страниц курсивом относятся к иллюстрациям (в случае единичного упоминания).

А

агрегационное поведение

адаптация

адаптивная система

аденин

аллели

«альтруистическое» поведение

антенны

антибактериальный

аппарат

– жалоносный / жалящий

– половой

Аристотель

архитектура сотов / гнезда

африканские медоносные пчелы

Б

бактерии

бананы

безжалые пчелы

Бернар К.

бесплодные самки

бессмертие

болезни

брачный вылет *см.* вылет брачный

брачное поведение
бронзовки
бульон первичный
В
Варела Ф.
вентиляция
верность цветкам
вертикальные соты
верхнечелюстные железы
вещество маточное
взаимная чистка *см.* чистка взаимная
вибрация
визуальный одомер *см.* одомер
вливающий танец
волны электромагнитные
воск
восковые
– железы
– зеркальца
– крышечки
– чешуйки
воспроизводство
время поколения
«всесотовая сеть»
вторичный рой
выживание
вылет
– брачный
– разведывательный
Г
газообмен
Галилей Г.
гаметы
Гамильтон У.-Д.
гаплодиплоидия
гаплоидный
Гексли Т.
гемолимфа
генетическое родство (r) *см.* родство генетическое (r)
геном
генотип
генофонд
гены
гераниол
гетерозиготный
гибридизация

гигиена
глобализация
глоточные железы
гнездование
гнездовой участок
гнездо расплодное
гомеодинамический
гомеостаз
гомозиготный
гравитация
гравитация нулевая
гравитационные органы
Грассе П.-П.
гроздь роевая
гуанин
«гудящие полеты»
Д
Дарвин Ч.
девственные матки
действия коллективные
дефензин
децентрализованный
деятельность коллективная
«диалекты»
динамическая сеть *см.* сеть динамическая
диплоидные трутни
дисбаланс по количеству самок и самцов
Докинз Р.
дочерние колонии *см.* колонии дочерние
дрожащий танец
дрожь мышечная
Е
естественный отбор
Ж
жало
жалоносный / жалящий аппарат
железы
– верхнечелюстные
– восковые
– глоточные
– Насонова
– слюнные
– ядовитые
жизненный цикл *см.* цикл жизненный
З
защитные клетки

зеркальца восковые
зимний клуб
знак спаривания
зрелость половая
зрение
зрительные рецепторы
И
иерархический
изготовление меда
изоляция
изопентилацетат
иллюзия оптическая
иммунитет
иммунная система
импульсы
инбридинг
индивидуальность
индийские пчелы
инкубатор
инфекция
информационный обмен
К
каемки
«кваканье»
Кеннон У.-Б.
Кеплер И.
кислота
– фосфорная
– нуклеиновая
кладка
клетки
– защитные
– нервные
– половые
– рецепторные
– сенсорные
– соматические
клещ
климат гнезда
«клон»
колебания
коллективная
– деятельность
– работа
коллективное поведение
коллективные действия *см.* действия коллективные

коллективный разум
колонии дочерние
колония материнская
коммуникационное поведение
компас солнечный
конкуренция
«конкуренция спермы»
контроль климата
конфликт
кооперация
копии
кормовой участок
кристаллоподобный
круговой танец
крышечки восковые
куколка
культурные растения
кутикула
кутикулярный
Л
ландшафт
лепестки
Линдауэр М.
линии отцовские
личинки
М
магнитное поле Земли
макромолекулы
макроповедение
Малеко Г.
массовые ориентировочные облеты *см.* облеты массовые ориентировочные
материал
– наследственный
– строительный
материнская колония *см.* колония материнская
матки
– девственные
– молодые
– свищевые
маточники
маточное
– вещество
– молочко
маточные ячейки
Матурана У.
Мейнард Смит Дж.

Меринг Й.
метаморфоз
микроклимат
микрочип
мини-рой
млекопитающее
многоклеточный
мобилизация
могильщики
молодые матки
молочко маточное
монополизация
мумификация
мутации
мыльные пузыри *см.* пузыри мыльные
мышечная дрожь *см.* дрожь мышечная
Н
нарушение условий
насекомые
– опылители
– строители
наследственный материал
Насонова железы
нектар
неоднородность фенотипическая
нервная система
нервные клетки
нуклеиновые кислоты
нулевая гравитация *см.* гравитация нулевая
О
облеты массовые ориентировочные
«обманный туннель»
обмен
– веществ
– генетическим материалом / половыми продуктами
– информацией
– пищей
обогрев
обогревающее поведение
обоняние
обратная связь отрицательная
обратной связи петли *см.* петли обратной связи
обучение
«общественная матка»
одноклеточный
одомер

оптическая иллюзия *см.* иллюзия оптическая
опыление
– ветром
органы
– гравитационные
– половые
– ротовые
– чувств
ориентация
«осигналенные» пчелы
острота зрения
осы и шмели
отклонения характер
отношения половые
отрицательная обратная связь *см.* обратная связь отрицательная
отцовские линии *см.* линии отцовские

П

Папп Александрийский
паразиты
первичный
– бульон
– рой
перегрев
перепончатокрылые
петли обратной связи
пища-созидатель
пластичность
поведение
– агрегационное
– «альтруистическое»
– брачное
– коллективное
– коммуникационное
– обогревающее
– половое
– роевое
подушечки чувствительных волосков
позвоночные
познавательные способности
полное превращение *см.* превращение полное
полные сестры *см.* сестры полные
половая зрелость *см.* зрелость половая
половое
– отверстие матки
– поведение
– размножение

половой аппарат
половые
– клетки
– органы
– продукты
– отношения
полусестры
поляризация света неба
пополнение запасов
пороговая чувствительность *см.* чувствительность пороговая
потомство
превращение полное
продукты половые
промежуточные температуры
прополис
противогрибковый
пузыри мыльные
«пульсирующие» ячейки
пустые ячейки
«пчелиный волк»
пчелы
– безжалые
– заправщики
– индийские
– няньки
– обогреватели
– «осигналенные»
– разведчицы
– сборщицы
– сторожа
– строители
– убийцы
пыльца
Р
работа коллективная
равновесие
радуга
разведение
разведывательные вылеты
разделение труда
размножение половое
разум коллективный
расплод
расплодное гнездо *см.* гнездо расплодное
расплодные
– соты

– ячейки
растения
– культурные
– цветковые
расы
резервы скрытые
Ремнант Р.-А.
репродуктивный
рецепторные клетки
рецепторы
– гравитационных органов
– зрительные
– сенсорные
– термочувствительные
родство генетическое (г)
роевая гроздь *см.* гроздь роевая
роевое поведение
«роевой интеллект»
роение
рой
– вторичный
– первичный
ромбоиды
ротовые органы
С
самки бесплодные
самоорганизация
самоочищение
сахар
свита
свищевая матка
семяприемник
сенсиллы хемочувствительные
сенсорные
– клетки
– рецепторы
сестры полные
сеть динамическая
«сигнал – шум»
сигналы точного времени
Сили Т.-Д.
система
– адаптивная
– иммунная
– нервная
скрытые резервы *см.* резервы скрытые

скученность
слюнные железы
смертность
солнечный компас *см.* компас солнечный
соматические клетки
соседи по гнезду
соты
– вертикальные
– расплодные
социофизиология
спаривание
спаривания знак *см.* знак спаривания
сперма
сперматозоиды
специализация
способности
– познавательные
– распознавать движение
– распознавать цвета
старые
– матки
– пчелы
стенки ячеек
стигмергия
строительный материал
суперорганизм
схемы управления
Т
тандем
танец
– виляющий
– дрожащий
– круговой
танцплощадка
телефонная
– линия
– сеть
температура
– промежуточная
– сотов / гнезда
– тела
терморегуляция
термочувствительные рецепторы
тимин
«тихая революция»
топливо

тревога
трофаллаксис
трутни
«тюканье»
У
Уилер У.-М.
укрытие
урегулирование климата
урожай
уход за расплодом
участок
– гнездовой
– кормовой
Ф
фенотип
фенотипическая неоднородность *см.* неоднородность фенотипическая
ферменты
физиология
филант
фоновый шум *см.* шум фоновый
фосфорная кислота
Фриш К. фон
Х
характер отклонения
хемочувствительные сенсиллы *см.* сенсиллы хемочувствительные
Холланд Дж.-Г.
хранилище
– памяти
– химической памяти
хромосомы
Ц
цветковые растения
цикл жизненный
цитозин
Ч
чешуйки восковые
чистка взаимная
чувствительность пороговая
чужаки
Ш
шестигранные ячейки
шлейф
шмели и осы *см.* осы и шмели
Шпренгель Х.-К.
шум фоновый
Э

эгоистичный
Эйнштейн А.
электромагнитные волны см. волны электромагнитные
эмерджентность
эндофаллус
эусоциальность
Я
ядовитая железа
яйцеклетка
ячейки
– маточные
– «пульсирующие»
– пустые
– расплодные
– шестигранные

