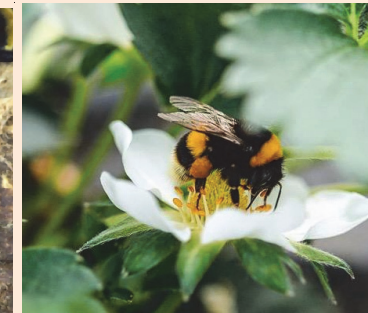


А.Г. Маннапов, С.Н. Храпова

**БИОЛОГИЯ, ФИЗИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ
ШМЕЛЯ И ОСОБЕННОСТИ ИХ
БОНИТИРОВКИ**



Москва 2021

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
РОССИЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ –
МСХА ИМЕНИ К.А. ТИМИРЯЗЕВА

А.Г. Маннапов, С.Н. Храпова

**БИОЛОГИЯ, ФИЗИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ ШМЕЛЯ
И ОСОБЕННОСТИ ИХ БОНИТИРОВКИ**

Рекомендовано НМС при Федеральном учебно-методическом объединении по укрупненной группе специальностей и направлений подготовки высшего образования «Ветеринария и зоотехния» в качестве учебного пособия для студентов вузов, обучающихся по направлению подготовки «Зоотехния».

Москва
РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева
2021

УДК 632.799; 591.1:591.4; 636.082.22

ББК 46.94

М 23

Рецензенты: профессор кафедры морфологии и ветеринарно-санитарной экспертизы РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева, д.б.н.

***В.П. Панов**; профессор кафедры зоологии ФГБОУ ВО «Кубанский государственный университет», д.б.н. **Л.Я. Морева**.*

М 23 **Маннапов, А. Г.** Биология, физиология, морфология шмеля и особенности их бонитировки : Учебное пособие / А. Г. Маннапов, С. Н. Храпова ; Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К. А. Тимирязева. – Москва : РГАУ-МСХА имени К. А. Тимирязева, 2021. – 107 с.

ISBN 978-5-9675-1795-2

Для управления жизнедеятельностью шмелиных семей необходимо знать жизнедеятельность отдельных особей, ее составляющих. Биологические, физиологические проявления жизнедеятельности шмелиной семьи обуславливаются морфофункциональными свойствами отдельных особей: шмелиной матки - основательницы гнезда, рабочих шмелей и трутней. Поэтому глубокие знания анатомии и физиологии шмелей позволяют лучше понять закономерности общественной жизни шмелиной семьи, имеющие первостепенное значение для использования в сельскохозяйственном производстве по опылению, как культур защищенного грунта, так и трудноопыляемых энтомофильных культур естественной среды.

В настоящем учебном пособии подробно освещены биология, физиология, морфология шмеля, их виды и особенности бонитировки. Все рисунки по морфологии и бонитировке шмелей воспроизведены из препаратов, приготовленных лично авторами данного учебного пособия.

Учебное пособие рекомендовано студентам высших учебных заведений, обучающихся в магистратуре по направлению «Зоотехния», специализация «Биоресурсы», а также для студентов биологических факультетов вузов, специалистов по энтомологии и шмелеводству.

Рекомендовано к изданию методической комиссией факультета зоотехнии и биологии ФГБОУ ВО РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева (протокол № 103 от 25.09.2020г.).

© А.Г. Маннапов, С.Н. Храпова, 2021

© ФГБОУ ВО РГАУ-МСХА

имени К.А. Тимирязева, 2021

Учебное издание

Маннапов Альфир Габдуллович
Храпова Светлана Николаевна

БИОЛОГИЯ, ФИЗИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ ШМЕЛЯ И ОСОБЕННОСТИ ИХ БОНИТИРОВКИ

Подписано в печать 9.03.2021 г. Формат 60×84 1/16.
Усл.печ.л. 6,75. Тираж 100 экз. Заказ 4.

Издательство РГАУ-МСХА
127550, Москва, Тимирязевская ул., 44
Тел. 8 (499) 977-40-64

Оглавление

| | |
|--|-----|
| Введение | 3 |
| Глава 1. Биология и физиология шмеля | 8 |
| 1.1. Биологические особенности шмелей | 8 |
| 1.2. Физиологические особенности шмелей | 17 |
| Глава 2. Происхождение социального образа жизни | 27 |
| 2.1. Гипотезы о механизме возникновения каст | 27 |
| 3. Биоморфологические особенности шмелей | 31 |
| 3.1 Морфология шмеля | 31 |
| 3.2 Выделение воска и образование гнезда. | 40 |
| Глава 4. Видовое разнообразие шмелей в России | 42 |
| Глава 5. Ареал обитания и особенности в жизнедеятельности шмелей | 49 |
| Глава 6. Опылительная способность шмелей | 52 |
| Глава 7. Особенности феромонных коммуникаций шмелей | 62 |
| Глава 8. Фуражировочная активность шмелей | 64 |
| Глава 9. Методика проведения испытаний на отличимость, однородность и стабильность: шмель земляной (<i>Bombus terrestris</i> L. 1758) | 66 |
| Глоссарий | 90 |
| Биографический список | 103 |

Введение

Свободноживущие перепончатокрылые играют заметную роль в поддержании устойчивости и увеличения продуктивности естественных и искусственных биоценозов, в том числе и агроценозов. При этом шмели составляют группу активных опылителей растений. Благодаря некоторым особенностям строения тела, шмели прекрасно опыляют самые разнообразные сельскохозяйственные растения в естественной среде и выращиваемых культур в защищенном грунте. Выполнению данной важной биологической работы способствует потребность шмелей в сборе пыльцы, являющейся для них и выращиваемого ими расплода белковой пищей. Поэтому шмели очень важны для садоводов и полеводов. Густой волосистой покров и длинный хоботок (от 7,8 до 13,4 мм) позволяет шмелям опылять цветки и во время похолоданий.

Вопросами одомашнивания шмелей ученые занимались с давних времён. Однако такая работа проводилась с весны до осени, так как жизненный цикл шмелиной самки (матки – основательницы гнезда) в наших условиях позволяет существовать шмелиному гнезду только в течение одного сезона.

Первые попытки искусственного разведения шмелей были связаны с необходимостью опыления красного клевера, так как это важная сельскохозяйственная культура, при возделывании на больших площадях испытывает недостаток в естественных природных опылителях.

Шмелеводство, как наука, зародилось в странах Бенилюкса (Нидерланды, Бельгия, Люксембург), размеры которых и высокая антропогенизация ландшафтов заставили местных жителей искать нестандартные способы взаимодействия с природной средой при возделывании растений из семейства бобовых.

С 2001 года шмелеводство быстро начало распространяться в такие страны как Израиль, Канада, США, Япония, Австралия и Новая Зеландия. Когда европейские народы начали переселяться в Южную Австралию и Новую Зеландию, климат которых напоминает европейский, население этих территорий стало пытаться выращивать для скота красный клевер. Он давал достаточно богатые укусы, прекрасно цвел, но семян не было. Далее выяснилось, что в таких странах как Австралия и Новой Зеландии, не обитают шмели, которые в Европе и в Северной Америке опыляют эту культуру. Когда же сюда завезли из Европы два вида шмелей, после чего они акклиматизировались, клевер красный стал давать богатые урожаи семян.

семян.

В настоящее время шмели по праву считаются лучшими опылителями этой ценной кормовой культуры. Попытки по искусственному разведению – доместикации шмелей неоднократно предпринимались с начала XIX века. Учёный Хьюбер, из Англии, в 1802 г. поместил шмелиную семью в специально изготовленный деревянный домик. Однако, заставить шмелиную самку основать гнездо в искусственных условиях удалось только Хофферу в 1882 г.

Основоположниками шмелеводства считают Ф. Слэйдена (1912) и Е. Линдхарда (1912), которые в результате многолетних экспериментов добились основания шмелиными самками развитых полноценных семей.

Непосредственно, их работы были положены в основу искусственного разведения шмелей. А.Ф. Губин в своей книге «Медоносные пчёлы и опыление красного клевера (1947) указывает на то, что в нашей стране Б.А. Бергман, управляющий имением Бобринского в Тульской губернии, также производил работы по заселению шмелями искусственных гнездовий, но положительного результата при этом достигнуто не было.

Учёный Р. Шовен в статье «Новое о пчёлах» упоминает о том, что «уже получило развитие «шмелеводство», стремящееся к промышленному разведению этих крупных «насекомых». В первые годы становления Советского государства, было объявлено о переходе к более интенсивным и современным формам землепользования. Страна, на тот момент, испытывала острую потребность в семенном материале, в том числе, клевера, который имеет важнейшее значение для сельского хозяйства, прежде всего, как кормовая культура.

Значение вида шмелей, как насекомых-опылителей в получении урожая семян клевера было хорошо известно. Поэтому были развернуты широкомасштабные работы по опытному изучению влияния шмелей на урожайность клевера, для разработки в дальнейшем рекомендаций по их охране и распространению. Однако, здесь речь шла об искусственном разведении шмелей в этот период развития отечественной и мировой аграрной науки по разведению полезных насекомых. В конце 1940-х – начале 1950-х годов, в СССР выходит некоторое количество литературы, которая посвящена проблеме опыления клевера. Такие авторы, как А.Ф. Губин и И.А. Халифман (1958), В.В. Попов (1950), Э.К. Гринфельд (1954), Г.С. Вовейков (1954), в

20. Goulson Homing ability of the bumblebee *Bombus terrestris*. / Goulson, D. and Stout, J.C.. // *Apidologie* 32. 2001. –P.105-112.

21. Hines, H.M. Nest architecture and foraging behavior in *Bombus pullatus* (Hymenoptera: Apidae), with comparisons to other tropical bumble bees. / Hines, H.M., Cameron, S.A. and Deans, A.R. // *Journal of the Kansas Entomological Society* 80: 2007. –P.1-15.

22. Martin, A.P. A modular system for trapping and mass-marking bumblebees: applications for studying food choice and foraging range. / Martin, A.P., Carreck, N.L., Swain, J.L., Goulson, D., Knight, M.E., Hale, R.J., Sanderson, R.A. and Osborne, J.L.. // *Apidologie* 37: 2006. –P.341-350.

23. Raine, N.E.. Adaptation, genetic drift, pleiotropy, and history in the evolution of bee foraging behaviour. / Raine, N.E., Ings, T.C., Dornhaus, A., Saleh, N. and Chittka, L.. // *Advances in the Study of Behavior* 36: 2006. –P.305-354.

24. Williams P.H. Unveiling cryptic species of the bumblebee subgenus *Bombus* s. str. worldwide with COI barcodes (Hymenoptera: Apidae)/ Williams P.H., Brown M. J.F., Carolan J.C., An J., Goulson D., A. Aytekin M., Best L.R., Byvaltsev A.M., Cederberg B., Dawson R., Huang J., Ito M., Monfared A., Raina R.H., Schmid-Hempel P., Sheffield C.S., Šima P., Xie Z.. // *Systematics and Biodiversity*. Vol. 10, Iss. 1. 2012. - P. 21-56.

25. Williams P.H, *Bombus cullumanus* – an extinct European bumblebee species?/ Williams P.H, Byvaltsev A., Sheffield C., Rasmont P.. // *Apidologie*. Vol. 44. 2013. - P. 121–132.

11. Определитель насекомых европейской части СССР. Т. III. Перепончатокрылые. Первая часть. (В серии: Определители по фауне, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР. Вып. 119). Л., «Наука», 1978. -584 с.
12. Экология шмелей рода *Bombus* (Latr.) и использование шмелей для опыления сельскохозяйственных культур закрытого грунта./ В.А. Пономарев — Иваново, 2004. — С. 143.
13. Радченко В.Г. Биология шмелиной семьи./ Радченко В.Г. — Киев, 1989. -55 с.
14. Damgaard, C. Prediction of pollen-mediated gene flow between fields of red clover (*Trifolium pratense*)./ Damgaard, C., Simonsen, V. and Osborne, J.L.// *Environmental Modelling and Assessment* 13: 2008. —P. 483-490.
15. Free, J.B.. *Insect Pollination of Crops*, 2nd edn./ Free, J.B.. // Academic Press, London. 1993
16. Free, J.B. Foraging of bees on oil-seed rape (*Brassica napus* L.) in relation to the flowering of the crop and pest control./ Free, J.B. and Ferguson, A.W. // *Journal of Agricultural Science, Cambridge* 94: 1986. —P.151-154.
17. Free, J.B., Williams, I.H., Pickett, J A, Ferguson, A.W. and Martin, A.P. 1982a. Attractiveness of (Z)-n-eicosen-i-ol to foraging honeybees. *Journal of Apicultural Research* 21. —P.151-156.
18. Frehn, E. and Schwammberger, K. 2001. Social parasitism of *Psithyrus vestalis* in free-foraging colonies of *Bombus terrestris* (Hymenoptera: Apidae). *Entomologia Generalis* 25. —P.103-105.
19. Fussell, M. and Corbet, SA. 1991. Forage for bumble bees and honey bees in farmland: a case study. *Journal of Apicultural Research* 30. —P.87-97.

которых на шмелей указывают учёные, как на лучших опылителей клевера. При этом А.Ф. Губин говорил именно о том, что в условиях послевоенных лет, когда требовалось быстро и гарантированно получить высокие урожаи клевера, надеяться только на шмелей было нельзя. Именно в этот период, в сельском хозяйстве активно используются пчёлы, и отрасль - пчеловодство получает необходимую помощь и поддержку от государства. В это же время, эксперименты по искусственному разведению шмелей масштабно не проводились. Но всё же А.Ф. Губин не прекращал свои исследования, даже во время войны, и ему удалось разработать со своими сотрудниками приёмы по дрессировки шмелей на посещение клевера с помощью ароматизированного сиропа.

В 1954 году выходят книги Э.К. Гринфельда и Г.С. Вовейкова, в которых содержатся практические рекомендации по разведению шмелей. Однако, в этот период, в среде отечественных учёных бытует мнение, что шмели вида *B. terrestris* и *B. lucorum*, которых называли шмелями-операторами, являются бесполезными и даже вредными, именно потому, что они добывают нектар из цветков клевера, прокусывая венчик и при этом не касаясь пыльников и рыльца цветка. Уже более поздние исследования опровергли взгляды на вредность этих шмелей «операторов». Оказалось, что на самом деле, шмели этих видов действительно прокусывают венчик цветка, не касаясь пыльников и рыльца. Но пыльцу, необходимую для выкармливания личинок, шмели достают через венчик (М. Belinski, 1970). В 1970-х – 1980-х годах эксперименты по вопросам доместикиции, привлечению и охране шмелей были продолжены такими учеными, как С.В. Гребенников, Т.П. Гребенникова, О.В. Гребенникова (С.В. Гребенников, 1984), именно они положили в основу рекомендуемых ими агротехнических приёмов усиления лётной активности опылителей, разработкам членкорреспондента ВАСХНИЛ проф. А.Н. Мельниченко. С.В. Гребенников провёл очень большую работу по созданию сети микрозаповедников для шмелей. Этими работами продолжают заниматься его ученики и в настоящее время.

Для решения практических вопросов промышленного разведения пород шмелей необходимо было преодолеть диапаузу, в которую впадали шмелиные матки, находящиеся в естественных условиях. Это стало возможным лишь только после выяснения действия углекислого газа на овогенез маток шмелей (Л.И. Бондарчук, 1982), позволившее

круглогодично и управляемо получать от них потомство (В.Г. Радченко, 1989; В.Г. Радченко, А.Ю. Песенко, 1994).

Таким образом, в начале 90-х годов двадцатого века, с решением проблемы преодоления диапаузы у маток шмелей при помощи углекислого газа, появилась возможность получать у шмелей потомство круглый год в условиях лаборатории. На этой основе в некоторых странах Западной Европы начали разрабатываться технологии промышленного разведения шмелей в коммерческих целях, в связи с большой потребностью интенсивно развивающейся отрасли закрытого грунта в опылителях сельскохозяйственных культур, выращиваемых в теплицах.

Сейчас имеются две голландские, четыре бельгийские, две израильские, три американские и 11 новозелландских фирм, занимающихся разведением шмелей. Эти фирмы поставляют до 300 тыс. шмелиных семей в год в страны, где они наиболее востребованы. Оборот денежных средств этих двадцати двух компаний составляет 30 млрд. долларов. В России же на сегодняшний день есть всего 2 хозяйства, в которых промышленно разводят шмелей: совхоз «Московский» работает для опыления собственных культур, и ООО «Компас» - бывшее подразделение агрофирмы «Белая дача».

Все фирмы, занимающиеся промышленным воспроизводством шмелей для их кормления, используют искусственные корма, основу которых составляют инвертированный сироп и свежемороженая пыльца. От качества корма зависит развитие семьи. В условиях рыночной конкуренции производители шмелей стремятся улучшить качество производимых ими семей, а потому предъявляют к кормам вполне определённые требования, поскольку они должны:

- за счет своей полноценности обеспечивать биологическое развитие шмелей;
- быть свободными от возбудителей заразных болезней;
- сохранять свои питательные свойства длительное время при температурах, складывающихся в теплицах.

Из культурных растений шмели опыляют томат, сладкий и горький перец, баклажан, огурец, дыню, тыкву, арбуз, кабачок, рапс, репу, землянику, малину, ежевику, красную и чёрную смородину, крыжовник, клюкву, чернику, голубику, яблоню, грушу, персик, вишню, абрикос, сливу, апельсин, лимон, киви, подсолнечник, хлопок, фасоль, бобы, вику, люцерну, клевер, донник, сою, люпин и другие энтомофильные сельскохозяйственные культуры. Размер плодов земляники, дыни и киви зависит

Библиографический список

1. Березин М.В. Видовое разнообразие шмелей (Hymenoptera, Apidae, Bombus) большого города (на примере Москвы)/ М.В. Березин, В.Б. Бейко // Науч. иссл. в зоол. Парках. 1998. вып. 10. -С. 246-252.
2. Богатырев Н.Р. Влияние антропогенной нагрузки на численность и видовой состав шмелей в парках Новосибирска/ Н.Р. Богатырев // Антропогенные воздействия на сообщества насекомых. Новосибирск, 1985, -С.128-134.
3. Бывальцев А.М. Материалы к изучению фауны шмелей (Hymenoptera, Apidae, Bombini) Омского Прииртышья/ А.М. Бывальцев., С.А. Князев., К.Б. Пономарев., В.Ю. Теплоухов, Т.Ф. Кошелева // Омская биологическая школа. № 6. 2010.- С.27–30
4. Гребенников В.С. Шмели опылители клевера./В.С. Гребенников — М., 1984. -120 с.
5. Губин А.Ф. Медоносные пчелы и опыление красного клевера./ А.Ф. Губин — М., 1947. - 280 с.
6. Лопатин, А.В. Фуражировочная активность шмелей и пчел при опылении огурца в теплицах / А. В. Лопатин, Н. В. Солдатова, Н. А. Вилкова // Пчеловодство. - 2007. - N 9. - С. 56-59.
7. Маннапов А.Г. Шмели и их содержание/ А.Г. Маннапов// Пчеловодство. 1996. №4. -С.57
8. Маннапов А.Г., Туктаров В.Р. Шмели и их содержание/ А.Г. Маннапов, В.Р. Туктаров // Пчеловодство. — 1996.-№5.-С. 54
9. Маннапов А.Г. Шмели и освещенность в теплице/ А.Г. Маннапов, А.С. Кочетов, С.А. Сазонова// Пчеловодство. 2007. №9. -С. 58-59.
10. Мельниченко А.Н. Шмели-опылители клевера и возможности управления их жизнедеятельностью в хозяйственных целях./ А.Н. Мельниченко // Бюл. Мое. общ. испыт. природы. М., 1948. Т. 56. Вып. 6. - С. 13.

пе. Д. П. повышает урожайность семян опыляемой культуры и медосборы, а также позволяет сократить семей пчел, используемых на опылении примерно в 5 раз. Д. п. дает большой эффект, когда семей пчел подвозят к массивам опыляемой культуры.

Рецепторы, специальные чувствительные образования, преобразующие раздражения воспринимаемым извне или из внутренней среды организма в нервное возбуждение, передаваемое в соответствующие структуры нервной системы и вызывающие ее специфическую активность. Рецепторы имеют различное строение. В зависимости от характера раздражения различают механо-химо-фото-термо-гидро-рецепторы.

Самки-основательницы гнезда – перезимовавшие шмелиные самки-основательницы гнезда.

Спаривание, введение трутнем спермы в половые органы неплодной самки (матки). Происходит в воздухе во время брачного вылета матки, на высоте 5 — 30 м, в радиусе до 15 км от пасеки, чаще в местах скопления трутней. Плодная матка привлекает трутней острым запахом половых аттрактантов (*см. Феромоны*). За время брачного вылета она спаривается с 9 — 10 трутнями (за несколько вылетов). Спермы переходят в парные яйцеводы, а в течение 10 — 20 час. сперматозоиды перемещаются в семяприемники. На 3 — 4 сутки после спаривания матки становится плодной и начинает откладывать оплодотворенные яйца.

Факультативный клептопаразитизм – захват более крупными самками гнезда своего или других видов шмелей с убиванием матки.

Шмелеводство - наука, изучающая биологию, физиологию и разведение шмелей для опыления сельскохозяйственных культур с целью повышения их урожайности.

Шмели́ (лат. *Bombus*) — это род перепончатокрылых насекомых из семейства настоящих пчёл (лат. *Apidae*).

Шмели сторожа - охрана гнезда осуществляется шмелями-сторожами, которые по запаху отличают членов своей семьи от других особей своего вида. Шмель может жалить много раз, так как жало не застревает в коже позвоночных животных. Шмели, а именно их самки, менее агрессивны, чем медоносные пчелы, и обычно жалят только при разрушении гнезда или риске для жизни.

от числа оплодотворённых яйцеклеток и образовавшихся семян. В условиях теплиц использование *Bombus terrestris* гарантирует максимальный размер плодов и удваивает число товарных плодов земляники. Опыление шмелями обеспечивает повышение урожайности овощных и плодовых культур, кормовых трав и технических культур, повышение качества плодов, улучшение товарного вида и сроков хранения, снижение трудозатрат и повышение рентабельности растениеводческих хозяйств.

Мировая фауна шмелей насчитывает около 300 видов. Интерес к изучению этих насекомых постоянно возрастает. Прежде всего, потому, что шмели являются более предсказуемыми в поведении, менее агрессивны, способны работать при гораздо более широком диапазоне климатических параметров (температура и влажность воздуха, освещенность, и т.п.) по сравнению с пчелами. Вследствие большей массы тела и длины хоботка они являются активными опылителями сельскохозяйственных растений, трудно доступных для пчёл: клевера и люцерны - в открытом грунте, овощных культур семейства пасленовых (томаты, перцы, баклажаны) - в закрытом грунте. Нередко шмели являются единственными опылителями при получении семян многих сельскохозяйственных растений (например, клевера). Поэтому шмели являются необходимым компонентом в поддержании баланса естественной среды.

Начиная с 1994 г., многие тепличные комбинаты г. Москвы и Московской области начали активно использовать семьи шмелей *Bombus terrestris* (земляной шмель) для опыления различных культур в закрытом грунте, таких как томаты, сладкий перец, баклажаны, огурцы в период с января по октябрь. Для этой цели семьи шмелей в основном импортируются из Бельгии, Голландии и Израиля, но в последние годы началось их разведение и в двух лабораториях в Московской области.

ГЛАВА 1. БИОЛОГИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ ШМЕЛЯ

1.1 Биологические особенности шмелей

Шмели́ (лат. *Bombus*) — это род перепончатокрылых насекомых из семейства настоящих пчёл (лат. *Apidae*). Схожий вид с медоносными пчёлами. Около 300 видов шмелей обитают в Северной Евразии, Северной Америке и Африке и в горах других регионов. Отличительными чертами этого рода от других, из семейства настоящих пчёл являются следующие:

- задние голени самки снаружи блестящие, полированные, слегка вдавленные, а по краям с длинными волосками, которые образуют собирательные емкости, напоминающие «корзиночки»;

- шестой стернит брюшка самки, не уплощённый по бокам;

- брюшко не подогнуто на вершине;

- гениталии самца защищены хитином и тёмного цвета.

В мире известно около 300 видов шмелей и примерно 40 подродов.

Научная классификация:

- Домен – Эукариоты;
- Царство - Животные;
- Подцарство - Эуметазои;
- Надтип – Многоsegmentные;
- Тип – Членистоногие;
- Подтип – Трахейнодышащие;
- Надкласс – Шестиногие;
- Класс – Насекомые – *Insecta*;
- Подкласс - Крылатые насекомые *Pterygota*;
- Отряд - Перепончатокрылые (*Hymenoptera*);
- Подотряд -Жалящие перепончатокрылые (*Aculeata*);
- Надсемейство - Стебельчатобрюхие (*Apoidea*);
- Семейство - Пчелиные (*Apidae*);
- Род – Шмели.
- Международное научное название (лат. *Bombus*).

К особенностям строения и физиологии шмелей относится то, что насекомые средних и крупных размеров – перепончатокрылые. Самки крупнее самцов. Длина тела самки от 13 до 28 мм, а самца — от 7 до 24 мм.

Шмели являются одним из самых холодостойких видов насекомых.

Рабочие шмели – особи с недоразвитыми яичниками, мельче маток основательниц гнезда, не способны к спариванию с самцами. Функции рабочих особей зависят от размеров: мелкие выполняют внутригнездовые работы, более крупные – фуражируют.

Рефлекс — реакция организма на раздражения рецепторов. Возникающие раздражения передаются центральной нервной системе, а затем к различным органам. Рефлексы различают безусловные и условные. Безусловные рефлексы (инстинкты), одна из особенностей которых — врожденность, отсутствие обучения для их осуществления. Например, расширение или суживание зрачка в зависимости от силы освещения, сосание груди матери новорожденным. У пчел: на стук по стенке улья отвечают гудением, в ответ на окуривание дымом — наполняют зобики медом. Инстинкты у пчел служат для выработки более сложных рефлексов.

Условные рефлексы в жизни шмелей и пчел занимают особое место. Например, собирая нектар, шмели и пчелы ориентируются по цвету, запаху и форме цветков. Пчелы и шмели летят за нектаром в силу безусловного рефлекса. Когда пчела или шмель найдет корм в цветке с определенным сочетанием цвета, запаха и формы, то эти признаки для нее становятся условным сигналом. В данном случае у пчелы и шмеля вырабатывается условный рефлекс на эти признаки. Этот условный рефлекс приобретен пчелой и шмелем в процессе их жизни. Если это растение перестает выделять нектар, тогда условный рефлекс угасает, тогда он может образоваться на другое растение. Выработка условных рефлексов связана с воздействием двух факторов — раздражителя и пищевого подкрепления. Важную роль при этом играют зрение и обоняние. Изучение условных рефлексов позволило разработать приемы дрессировки пчел и шмелей на энтомофильные культуры (*см. Рецепторы*).

Для выработки условного рефлекса на запах определенного растения, например: клевера красного, в 30% сахарный сироп, охлажденный до 20 - 25°C поздно вечером или рано утром за 1,5 — 2,0 часа до начала лета пчел погружают венчики цветков растения, на которое желают направить пчел (в данном случае клевера). Объем цветков — не менее 1/4 объема сиропа. Ежедневно, с появления первых цветков клевера и в течение 20 дней, рано утром, до начала вылета пчел из ульев, семьям раздают по 100 г ароматизированного сиропа. Количество венчиков можно сократить в 5 — 8 раз, если их предварительно растереть в сту-

оплодотворения. Из неоплодотворенных яйцеклеток развиваются самцы — трутни, а из оплодотворенных — самки (рабочие пчелы и матки). Таким образом, трутень наследует только признаки матери. При скрещивании матки одной породы пчел с трутнями другой породы их матки и рабочие пчелы окажутся гибридами, а трутни — чистопородными. Установлены (чаще у южных пчел) случаи, когда из неоплодотворенных яиц развиваются не только самцы, но и особи женского пола — пчелы и даже матки.

Полиморфизм насекомых - существование нескольких внешне отличающихся форм у одного и того же вида. Данные формы часто приспособлены к выполнению особых функций в популяциях или семьях данного вида.

Полиморфизм половой - насекомые характеризуются дифференциацией особей на несколько форм: самцов, самок, рабочих (являются бесплодными самками). Порой при данном типе полиморфизма встречается появление дополнительных форм рабочих особей, специализированных на выполнение определенных функций. С целью обозначения различных форм таких полиморфных видов часто употребляют термин «каста». В пределах касты рабочих особей порой выделяют *полиэтические группы* — группы особей, занятых выполнением определенного круга обязанностей. В пределах одной полиэтической группы может быть несколько *функциональных групп* особей, выполняющих задачи, разные по конкретному содержанию, но сходные по типу поведения исполнителей.

Репелленты (от латинского — репелленс — отталкивающий, отвращающий), природные и синтетические вещества, отпугивающие животных.

Присутствие репеллента в растениях тормозит пищевую реакцию насекомых, при содержании Р. в высоких концентрациях, растения не используются ими в пищу. Действие Р. видоспецифично: растения определенного вида может быть Р. для одних видов насекомых и аттрактантом для других. По способу восприятия Р. могут быть дистантными (действующие на расстояние) и контактными. Действие дистантных Р. обусловлено запахом пищи, которые воспринимаются обонятельными органами пчел, а контактные Р. воспринимаются органами вкуса пчел расположенных на ротовых придатках, усиках и ножках пчел. Репелленты, подавляющие пищевые реакции пчел, могут быть использованы для защиты растений от вредителей-насекомых.

Они способны быстро и часто сокращая мышцы груди, ускоренно разогревать своё тело до необходимых температур в 40 °С. Именно это позволяет им вылетать рано утром и собирать первый нектар, когда воздух ещё недостаточно прогрет. К тому же быстрое повышение температуры тела даёт шмелям определённое конкурентоспособное преимущество перед другими видами насекомых.

Окраска шмелей, как правило, жёлто-чёрная, чаще всего в полоску. Кроме того, встречаются виды шмелей с красными или оранжевыми полосами, а некоторые виды даже окрашены в сплошной чёрный цвет.

Строение организма самки имеет свои морфологические особенности. Голова ее слегка удлинённая, достаточно широко закруглённая на затылке. Верхняя губа прямоугольная, жвалы очень сильно изогнутые и при сближении перекрываются, наружная их поверхность с тремя выпуклыми бороздками. Брюшко не подогнуто на вершине, шестой брюшной стернит без валиков по бокам. Наружная поверхность задних голеней блестящая и гладкая, образует «корзиночку» для сбора пыльцы — площадку, окружённую жёсткими прямыми, щетинистыми волосками.

У самцов голова треугольная или почти округлая, с тонким пунктиром, который особенно заметен на лицевой части и темени. Брюшко совсем не подогнуто на вершине, второй стернит брюшка без срединного возвышения. Гениталии сильно хитинизированы тёмно-коричневого цвета. Задние голени обычно расширены на вершине, наружная поверхность варьирует по выпуклости и густоте опушения, дистальная треть обычно гладкая и менее волосистая, слегка блестящая.

Особенности в строении жалоносного аппарата. Матка шмеля и рабочие шмели могут сильно жалить. Шмели по своей биологической природе и этологическом плане не агрессивны, но могут жалить при защите своего гнезда, или если им был нанесён сильный вред. В отличие от пчелиного, жало шмеля не имеет зазубрин, поэтому насекомое может многократно жалить противника, не причиняя себе вреда. И по этой же причине после ужаления жало не остаётся в ране. Внутри жало шмеля пустотелое и при ужалении шмель также впрыскивает небольшое количество своего яда, тремя основными компонентами которого являются такие вещества, как бомболитин, фосфолипаза А2, сериновые протеазы.

Развитие личиночных стадий. У шмелей существует четыре стадии развития личинок. Личинки развиваются непосредственно от 10 до 14 дней, затем они плетут шёлковый кокон, где они и окукливаются. Куколка

развивается примерно 14 дней. Общее развитие инфраимагональных стадий продолжается 4-5 недель, которые зависят от температуры окружающей среды и качества и достатка пищи.

Поведение шмелей. Шмели — это общественные насекомые. У них присутствует разделение самок на более крупных, плодящих маток и мелких - бесплодных рабочих, они же выполняют все основные работы в гнезде. Обычно в крупных шмелиных гнёздах бывает от 100 до 200 шт. и более особей.

Гнездо. Бомбидарий или гнездо шмели устраивают в почве, подстилке, дуплах, или брошенных гнёздах грызунов и птиц.

Сельскохозяйственное значение. Шмелиные семьи являются прекрасными опылителями, то есть имеют хозяйственное значение именно, как опылители. Их используют для опыления сельскохозяйственных культур выращиваемых в теплицах (огурцы, томаты, баклажаны) и оранжереях, а также трудноопыляемых кормовых культур, и, в частности красного клевера.

Особенности в репродуктивности шмелиной семьи связано с основанием гнезда. Обычно весной, после зимовки, матки шмелей в течение довольно продолжительного периода питаются на цветках растений и занимаются поиском подходящего для строительства гнезда укрытия.

Излюбленные места поселения различных видов шмелей, в основном - это гнезда других видов животных - норы грызунов, старые, а иногда обитаемые гнезда птиц, скопления растительных остатков, дупла и другие полости. Шмели – примитивно-эусоциальные насекомые, в отличие, к примеру, от продвинуто-эусоциальных пчел, которые размножаются роением. Гнездо шмелей, как правило, начинает строить одна единственная самка-основательница, а далее воспроизводятся её дочери, которые выполняют в семье шмелей функции рабочих особей.

Внутри готовой полости матка сооружает из имеющегося в ней гнездового материала камеру. Её стенки строятся из сухих растений, мха, перьев, и шерсти животных, скрепленных нектаром и воском с добавлением пыльцы. Затем самка формирует комок из смеси пыльцы с нектаром, строит на нём восковую выводковую камеру до 6-16 яиц длиной 3-4 мм и диаметром 1мм. Для питания матки во время инкубации потомства и при неблагоприятной погоде используется медовый горшок из воска (рис.1).

Норма высева 25 — 30 кг/га, а при широкорядном посеве — 10 — 12 кг/га. Семена легко осыпаются, поэтому до созревания следует срезать соцветия вместе со стеблем и просушивать в тени. Всему растению присущ запах свежих огурцов. Огуречная трава является не только медоносом, но имеет лекарственное значение, а молодые листья используются в пищу для приготовления салатов.

Огуречная трава, однолетнее растение семейства бурачниковых, цветет с начала лета до осени. Пчелы посещают растения в течение всего дня собирая нектар и пыльцу, даже в прохладную погоду. Общая медопродуктивность колеблется от 110 до 200 кг/га.

Одиночные пчелы не образуют сообществ или колоний, живут одиночно, каждый вид представлен только самкой и самцом, рабочих пчел не бывает. В мире свыше 20 тыс. видов. Оплодотворенная самка роет гнездо в почве или использует естественные пустоты. Гнездо состоит из нескольких ячеек, каждую из них заполняет кормом и откладывает яйцо и запечатывает ячейки. Личинки развиваются до взрослого состояния питаясь запасом корма. Одни делают гнезда в глиняных стенах в виде каналов. Черная крупная пчела (называют шмелем — плотником) свои ходы прокладывает в гнилом сухом дереве. Устраивают гнезда также в песчаной почве или внутри стеблей растений. Одиночные пчелы хорошие опылители, однако их численность резко сокращается.

Одуванчик лекарственный, общеизвестное многолетнее растение сем. астровых. Цветет с весны до осени, период массового цветения — конец весны и начало лета — до 25 — 30 суток. Важный источник пополнения засов нектара и пыльцы в гнезде пчел. Нектаропродуктивность до 50 кг/га. При благоприятных условиях показания контрольного улья за день доходит до 1,5 — 2 кг.

Окраска шмелей и пчел зависит от пигментов черного (меланина) и желтого (кутикулина) в наружном скелете — от их соотношения. Окраска пчел признак породный а у шмелей - видовой. При скрещивании пчел с разной окраской доминирует желтый цвет. В одной и той же семье в течение лета могут встречаться пчелы с разной окраской в результате спаривания матки с несколькими трутнями разных пород. Среднерусские пчелы — темно-серые до черных, у итальянских и желтых кавказских пчел преобладает желтый цвет, а у остальных пчел преобладает серый различных оттенков.

Партеногенез — одна из форм полового размножения, при котором развитие женских половых клеток (яйцеклеток) происходит и без

Нектар основной углеводистый корм для пчел. Пройдя ряд превращений под действием ферментов сначала в медовом зобике пчелы, а затем в ячейках сотов и теряя часть воды, нектар превращается в мед. Нектар состоит в основном из раствора различных Сахаров, содержит около 60 — 70% воды, а также органические кислоты, азотистые вещества, эфирные масла, минеральные соединения и т. д. Качество меда, его вкус, аромат и цвет зависит от качества нектара. Пчелы предпочитают нектар, содержащий 30 — 50% сахара, а нектар содержащий сахара менее 5% не берут, а свыше 70% не доступен пчелам из-за его высокой вязкости. У насекомоопыляемых растений нектар служит средством привлечения насекомых, а после опыления и оплодотворения цветка нектар перестает выделяться.

Обножка — цветочная пыльца, собранная шмелями и пчелами и уложенная в виде комочков в углубления с наружной стороны голени (корзиночки) задних ножек рабочих особей. Шмели и пчелы формируют обножку из множества пыльцевых зерен цветков, смачивают нектаром или медом, отрываемым из медового зобика. Следовательно, по химическому составу обножка представляет собой смесь растительного и животного происхождения.

Для собирания пыльцы с цветков и формирования обножки шмели и пчелы пользуются ротовыми органами, ножками. Формирование обножки и перенос ее в корзиночки задних ножек — сложный процесс, который продолжается во время полета или отдыха шмелей и пчел на цветках. За один вылет пчела приносит в двух своих обножках от 250 тыс. до 50 млн. пыльцевых зерен общим весом от 12 до 20 мг. Прилетев в улей, пчела складывает обножки в пустые ячейки, а сама вылетает за взятком. Ульевые пчелы своими головками утрамбовывают обножки в ячейках, добавляют нектар, мед, слюну, а когда ячейки заполнены на 2/3, сверху покрывают слоем меда. Во время хорошего медосбора эти ячейки пчелы полностью заливают медом и запечатывают. На пасеке, при усиленном поступлении обножки и достаточном количестве перги в гнезде можно отбирать обножку при помощи пыльце-уловителя. Отобранные обножки немедленно сушат — при температуре 40°C до влажности 10 — 12%. До сушки обножки можно хранить в течение до 2 суток при температуре 6°C, слоем 2 — 3 см. Допустимый срок хранения сухой обножки 2 года.

Огуречная трава встречается как сорняк в огородах и вокруг жилья. Высевают ее как специальный медонос на при-пасечных участках.

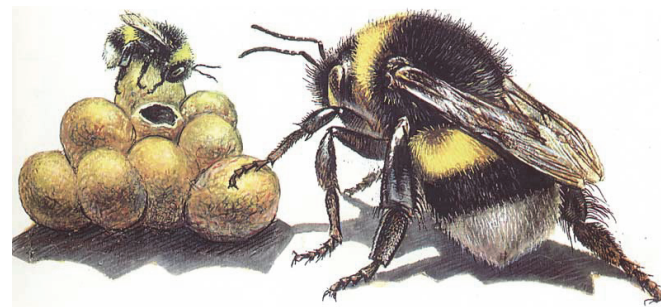


Рис.1. Выводковая камера и восковой горшочек с медом

Для многих гнездостроящих видов шмелей характерен факультативный клептопаразитизм. Более крупные самки часто захватывают гнезда своего или других видов шмелей и убивают матку.

Семья шмелей состоит из самки-основательницы (матка) и её дочерей, выполняющих функции рабочих особей. В первых выводках рождаются самые мелкие рабочие особи. С ростом численности семьи количество рабочих особей со средними размерами увеличивается. Рабочие шмели обычно мельче матки, имеют неразвитые овариумы, поэтому не спариваются с самцами. Наиболее крупные рабочие особи примерно в три раза превосходят самых мелких шмелей по линейным размерам и в 10 раз по живой массе. Длина брюшка и масса взрослого шмеля могут изменяться в зависимости от наполненности зобика и кишечника, а также степени развития жирового тела и овариумов. Поэтому размеры взрослых особей оценивают по ширине головы или груди, длине крыла и другим параметрам. Функции рабочих особей зависят от размеров: мелкие выполняют внутригнездовые работы, более крупные — фуражируют. Опушение покрова тела шмеля постепенно стирается. По степени его сохранности определяется относительный возраст особи. Наиболее старые рабочие шмели и матки могут быть почти полностью лишены опушения.

Охрана гнезда осуществляется сторожами, которые по запаху отличают членов своей семьи от других особей своего вида. Для человека ужаление шмелем, менее болезненно, чем медоносной пчелой. Шмель может жалить много раз, т.к. жало не застревает в коже позвоночных животных. Шмели, а именно их самки, менее агрессивны, чем медоносные пчелы, и обычно жалят только при разрушении гнезда или риске для жизни.

После отрождения первого выводка (поколения) рабочих особей, рост численности семьи ускоряется. Гнездо может 10-кратно увеличиться по массе в течении 3-4 недель. После появления значительного числа рабочих особей, матка прекращает фуражирование и занимается в основном откладкой яиц. С ростом объема гнездовых построек, гнезда постепенно увеличиваются. В нижней части гнезда располагаются наиболее старые пустые коконы, в верхних – куколки и выводковые камеры.

Развитие потомства и продолжительность строительства гнезда.

Личинки шмелей во время развития имеют 4 возрастных стадии, которые разделяются линьками. Длительность развития преимагинальных фаз, зависит от различных факторов, и, в первую очередь таких как: кормление, температура гнезда. Ювенильный гормон контролирует линьку личинок. Фаза яйца продолжается от 2 до 5 суток. Из яйца рождается червеобразная личинка.



Рис. 2. Преимагинальные фазы шмеля *Bombus terrestris*: яйцо, личинки различных возрастов

Из-за возможной нехватки питательных веществ матка приносит дополнительные порции пыльцы и нектара.

По мере роста организма, личинки растягивают стенки выводковой камеры. При этом появляющиеся трещины матка и рабочие особи шмелей заделывают воском. Воск продуцируют и матки, и рабочие особи. Выводковая камера увеличивается в размерах и постепенно распадается на ячейки, содержащие по одной личинке. В благоприятных условиях развитие протекает довольно быстро. Через 6-14 суток личинка прекращает питание и плетет шелковый кокон. Только после этого она выделяет экскременты. Взрослые шмели собирают воск с поверхности коконов и используют его повторно. На коконах строятся новые выводковые камеры.

Внутри кокона личинка превращается в куколку, по форме напоминающую взрослую особь, продолжительность развития куколок зависит от их размеров и варьирует от 5 до 19 суток.

нет другого вещества, которое оказывало бы подобный эффект на развитие, продолжительность жизни и продолжение рода. Поэтому началось всестороннее изучение состава маточного молочка, его свойства и возможности применения в медицине.

Медовый горшочек – восковый горшочек с кормом для питания матки во время инкубации потомства и при неблагоприятной погоде.

Медоносные растения — растения, образующие нектар и пыльцу. Служат источником естественных кормов для пчел и обеспечивают медосбор.

Напрыск — свежепринесенный нектар в ячейках сотов, еще не переработанный шмелями.

Наследственность, свойство организмов обеспечивать материальную и функциональную преемственность между поколениями. Осуществляется в процессе наследования, т. е. передачи от родителей к детям материальных единиц наследственности — генов, ответственных за формирование признаков и свойств организма, включая поведение.

Насонова железа, пахучая железа пчел, расположена между пятым и шестым спинными тергитами. Пахучий секрет, выделяемый клетками железы, накапливается в особой камере. У пчелы в обычной позе камера не имеет выхода, а когда пчела после окончания облета опускается у леткового отверстия головой к нему и слегка выгибает брюшко, камера выпячивается и выход из нее открывается. За счет движения крыльев рабочих пчел запах секрета быстро распространяется и насыщает воздушный поток. Этот запах облегчает нахождение улья пчелами. Когда изменяется положение улья или летка, рабочие пчелы, как отмечает В. И. Лебедев, интенсивно начинают выделять пахучие вещества. Посещая растения, обильно выделяющие нектар высокой концентрации, пчелы насыщают воздух запахом Н. Ж., что способствует привлечению пчел к этим растениям. Открыл и описал пахучую железу в 1882 г. советский зоолог, академик Насонов Н. В. (1855— 1939).

Незрелый мед, незапечатанный в сотах мед с содержанием воды свыше 20%. Выкачанный незрелый мед не выдерживает длительного хранения, т. к. быстро закисает, превращается в продукт, непригодный в пищу и для зимовки пчел. Незрелый мед по питательности, бактерицидности и лечебным свойствам уступает меду зрелому.

Нектар — сладкая сахаристая жидкость, выделяемая нектарниками (органами/железами растения, преимущественно цветками).

к 4 мм² грудного отдела своей матки достаточно, чтобы предотвратить отстраивание свищевых маточников.

Маточное молочко — сметанообразная, непрозрачная масса молочно-белого или слабо-кремового цвета, слегка жгучего, кисло-сладкого вкуса и специфического аромата. Химический состав: вода — 60 — 70%, сухое вещество — 30 — 40%, белки — 10 — 18%, сахар — 9 — 15%, жиры — 1,5 — 7%, минеральные вещества — 0,7 — 1,5%. Маточное молочко — очень сложное и комплексное по химической структуре вещество. В его составе выявлено более 110 соединений, в том числе: 9 ферментов, 21 аминокислота, в том числе гаммоглобулин, две нуклеиновые кислоты (РНК, ДНК), 20 карбоновых и оксикарбоновых кислот, 15 микроэлементов, витамины комплексов В, витамины С, К, РР.

Маточное молочко — это секрет слюнных и верхнечелюстных желез у пчел-кормилиц в возрасте от 5 до 13 — 15 дней. Этот продукт используется для кормления пчелами личинок всех трех особей при выращивании маток, рабочих пчел и трутней. Развитие в стадии яйца у всех трех особей продолжается 3 дня, а личиночная стадия у матки 5 дней, рабочих пчел — 6, у трутней — 7 дней. Личинок будущих рабочих пчел и трутней в течение трех дней вскармливают молочком, а далее — смесью меда и пыльцы. В ячейках, где развиваются рабочие пчелы и трутни, молочко не остается. Однако личинку будущей матки в течение 5 дней пчелы обильно кормят только молочком. Например, в конце третьего дня развития маточной личинки накапливается до 150 — 500 мг маточного молочка. Как известно, трутни развиваются из неоплодотворенных яиц. Матки и рабочие пчелы развиваются из личинок, вышедших из оплодотворенных яиц. Однако, когда личинка в течение 5 дней питается обильно и только маточным молочком, она развивается в самку с хорошо развитыми половыми органами, способными спариваться с трутнями, и живой массой, превышающую живую массу рабочих пчел, в два-три раза. Имеются высказывания о различии в составе молочка, которым пчелы кормят личинок будущих рабочих пчел и будущих маток.

О специфических свойствах маточного молочка говорят и следующие данные. За 6 дней, питаясь молочком, медом и пыльцой, личинки рабочих пчел увеличиваются в массе в 1300 — 1400 раз, а маточная личинка за 5 дней — в 2800 раз. Рабочие пчелы летом живут 35 — 40 дней, а зимой — 6 — 8 месяцев, а матки — до 4 — 5 лет. Матки, питаясь только молочком, в сутки могут откладывать до 2,5 — 3,0 тыс. яиц, вес которых превышает живую массу самой матки. В биологии и медицине

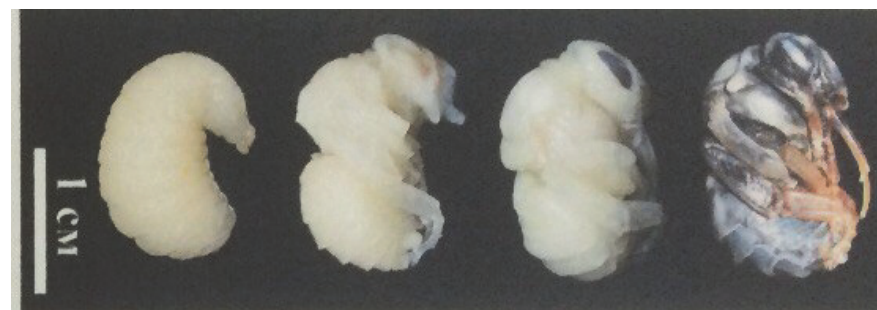


Рис. 3. Предкуколка и куколки шмеля *Bombus terrestris*

Крупные куколки развиваются дольше, чем маленькие. Продолжительность развития поздних поколений (выводков) дольше. Наиболее длительное развитие характерно для маток — самых крупных особей колонии. С возрастом куколка внутри кокона темнеет, начиная с глаз. Отродившиеся взрослые шмели имеют, в основном, светлые, а окончательная, характерная для данного вида окраска, формируется через сутки. Пустые коконы используются для хранения меда.

Увеличение численности семьи и социальное поведение шмелей.

По способу кормления личинок виды шмелей разделяют на две группы: делающих и не делающих карманы. У видов, использующих карманы, из-за конкуренции личинок за корм могут получаться особи разных размеров, а у не использующих — наоборот, из-за регулирования подачи корма пчелами — воспитателями выводков, примерно, одинаковых размеров.

Воспроизводство репродуктивных особей и распад семьи. У шмелей гапло-диплоидный механизм определения пола. Поэтому из неоплодотворенных гаплоидных яиц развиваются самцы, а из оплодотворенных, диплоидных яиц — самки. Самка основательница (матка) может управлять полом её потомков. Матка шмелей подавляет развитие ovaries рабочих особей при помощи феромонов. Но часть рабочих особей всё же откладывают неоплодотворенные яйца. Обычно к размножению приступают более старые и крупные внутригнездовые рабочие самки, но, как рабочие особи, так и матка поедают яйца, отложенные другими членами семьи. В случае гибели матки-основательницы многие рабочие шмели начинают откладывать яйца, и в семье производится десятки трутней (самцов). Происходит это вследствие нарушения социальной структуры семьи или репродуктивных функций матки.

Как правило, репродуктивное потомство производится на заключительном этапе существования семьи шмелей. При этом репродуктивные особи начинают выращиваться при достижении семьей определенной стадии развития, обычно после отрождения нескольких партий рабочих особей. Выведение половых форм – это заключительный этап в жизни семьи, после которого она никогда больше не возвращается к производству рабочих особей.

До настоящего времени неясно, чем определяется начало переключения семьи на выращивание репродуктивных особей. Многие авторы (например: O.Richards, 1946; Cumber, 1949; P.Rseler, 1970, и др.) связывают появление развитых самок, которые обычно отличаются от рабочих особей более крупными размерами тела, с прогрессивным увеличением количества корма, получаемого личинками, за счет сдвига соотношения рабочие/личинки в сторону первых. Так, в семьях *B. rasilogum* при выращивании репродуктивных самок на каждую личинку приходится не менее одной рабочей особи. У *B. hypogum* самки, имеющие размеры маток, начинают появляться при отношении рабочие/личинки равном 0.56, а когда это отношение достигает 1, все молодые особи имеют такие размеры.

Однако размеры тела не всегда являются точным показателем каст. Иногда крупные особи ведут себя как рабочие шмели, тогда как отдельные мелкие особи проявляют поведенческие характеристики репродуктивных самок. Этот факт в некоторых исследованиях, связанных с выяснением особенностей доминантного поведения самок, мог недостаточно приниматься во внимание.

Гибель матки, основавшей гнездо, стимулирует рабочих особей к выращиванию из личинок новых репродуктивных самок, которые при этом появляются намного раньше в жизни семьи, чем обычно (Free, Butler, 1959).

Изучение физиологии личинок некоторых видов шмелей показало, что образование репродуктивных самок происходит в результате изменения не только количества, но и качества получаемой личинками пищи (P.Rseler, 1981; P.Rseler, Rseler, 1974).

Считается, что все оплодотворенные яйца шмелей не имеют кастовой детерминации. Касты формируются за счет эпигенетической регуляции морфогенеза, которая зависит от особенностей питания личинок. Механизм этого процесса еще неясен, однако основную роль в нем сейчас приписывают прилежащим телам *corpora allata*. Так, разделение по-

только сильные шмелиные и пчелиные семьи и только через 3 — 4 дня после начала цветения. Обязательно применяют те же способы усиления опылительной деятельности пчел и шмелей, что и на семенниках клевера красного.

Люцерна посевная. Многолетнее растение из семейства бобовых. Ценная кормовая культура, хороший медонос, засухоустойчива, требовательна к почве, не выносит кислых и тяжелых почв. Возделывается в основном на Украине, Северном Кавказе, Казахстане, Средней Азии. На Урале она зацветает во второй декаде июня. Цветение семенников продолжается около 30 дней. Нектаропродуктивность 50 — 100 кг с 1 га. Химическую борьбу с сорняками и вредителями люцерны надо проводить с соблюдением инструкций — не применять их в период бутонизации и цветения.

Мальпигиевы сосуды — органы выделения вредных для организма шмелей и пчел веществ (мочевой кислоты и ее солей, щавелевокислого и углекислого кальция и др.). Расположены на границе средней и тонкой кишок в виде 100 — 150 длинных и тонких трубочек.

Мандибулярные железы (или верхнечелюстные железы). Расположены в голове у основания верхних челюстей (мандибул). Хорошо развиты у матки, слабо — у рабочих пчел, а у трутней не развиты. У рабочих особей м. ж. активно секретируют в период от 2 до 20 суток, затем дегенерируют. У молодых рабочих самок-кормилиц секрет м. ж. входит в состав молочка, которым пчелы и шмели кормят личинок. Позже, когда кормление личинок прекращается, м. ж. выделяют секрет, растворяющий воск, облегчающий отстройку восковых ячеек. Этот секрет легко испаряется и воск затвердевает. У неплодной матки м. ж. выделяют ароматический секрет, привлекающий трутней, во время брачного вылета. У плодной матки секретируются особое маточное вещество, которое служит сигналом о наличии в семье плодной матки.

Маточное вещество — секрет плодной самки (матки), продуцируемый челюстными железами плодной матки, пропитывающий покровы ее тела. Пчелы и рабочие шмели окружающие матку слизывают маточное вещество и при обмене кормом передают другим особям, что является сигналом о наличии матки в семье. Отсутствие маточного вещества (при гибели матки) или его резкое уменьшение стимулирует воспитание новых маток и переход семьи в роевое состояние. Запах маточного вещества привлекает пчел, по нему они легко находят матку. В. И. Лебедев отмечает, что доступ пчел только к трем ножкам и примерно

ной и средней полосе Европейской части. Медовая продуктивность около 100 кг с 1 га.

Клевер красный или луговой, важнейшее многолетнее, кормовое и почвоулучшающее растение. Цветет во второй половине июня и июля, иногда вторично в сентябре. Из-за глубокого залегания нектарников (8 — 12 мм) нектар трудно доступен пчелам, а поэтому пчелы заготавливают не более 20 — 25 кг меда с 1 га. Клевер красный нуждается в пчело- и шмелеопылении семенников. Имеются и другие виды клевера.

Клевер розовый или гибридный, цветет с середины июня по август. Медопродуктивность 100 — 130 кг с 1 га.

Кровеносная система — система сосудов и полостей, по которым в теле пчел и шмелей циркулирует гемолимфа. Кровеносная система у шмелей и пчел не замкнутая. Гемолимфа проходит по сосудам (сердцу и аорте) только часть пути — от брюшка к голове, а затем свободно изливается в полость тела, смывая внутренние органы и участвуя в обмене веществ. Движение гемолимфы обеспечивается пульсацией сердца и поддерживается работой спинной и брюшной диафрагм. Сердце пчелы и шмеля — длинная трубка с мышечными стенками, проходящая в спинной части брюшка, имеет 5 сообщающихся камер, задняя камера замкнута. Между камерами имеются клапаны.

Леток — отверстие в шмелином улье, через которое шмелиные особи выходят из улья и заходят в улей, а также через которое осуществляется вентиляция улья.

Линия шмелей — ряд поколений шмелиных семей, происходящих от одной матки родоначальницы (улучшательницы).

Лучшими опылителями люцерны являются дикие одиночные пчелы и шмели. Их около 150 видов, но для каждой зоны характерны 5—10 основных опылителей. Поэтому семенные посевы люцерны необходимо размещать вблизи естественных мест гнездования диких опылителей. Нужно иметь в виду, что дикие пчелы летают от гнезда более чем на 300 м. Нужно оберегать и защищать природные колонии диких опылителей, и в частности шмелей.

Люцерна — особенно трудноопыляемая культура и дает семена только при перекрестном опылении. Чтобы произошло опыление, цветки должны быть раскрыты принудительно и только насекомыми. При раскрытии цветков механическими средствами (с помощью веревок, волокуш) происходит самоопыление. Цветки люцерны опыляются только один раз — в момент раскрытия. Подвозить к семенным участкам надо

томства *B. hypogum* на будущих рабочих особей и репродуктивных самок происходит у личинок 4-го возраста. При этом будущую репродуктивную самку определяет потребление личинкой ювенильного гормона (P.Rseler, Rseler, 1974). У *B. terrestris* такое разделение имеет место уже в течение первых 3,5 сут. их жизни.

Рабочие особи шмелиных семей не могут развиваться в репродуктивных самок при любом питании и даже при введении ювенильного гормона личинкам 4-го возраста (P.Rseler, 1975). Предполагают, что прилежащие тела обуславливают задержку метаморфоза личинок будущих репродуктивных особей, которые, например, у *B. terrestris*, развиваются на 3 сут. дольше, чем личинки будущих рабочих особей, очевидно, за счет повышенной концентрации ювенильного гормона (P.Rseler, 1977). Слэйден (Sladen, 1912) и Фрайсон (Frison, 1928) также указали на более длительное развитие личинок будущих репродуктивных самок. Однако в опытах Фри (Free, Butler, 1959) самки и рабочие формы развивались примерно одинаковое время.

Однако, следует отметить, что эти исследователи работали с разными видами шмелей.

Плоурайт и Джей (Plowright, Jay, 1968, 1977) считают, что, по крайней мере у *B. perplexus*, *B. terricola*, *B. ternarius* и *B. rufocinctus*, ювенильный гормон не является решающим фактором в образовании полностью развитой самки; касты личинок у этих видов в основном определяются соотношением числа рабочих особей и личинок в гнезде. Так, при искусственном вскармливании личинок *B. rufocinctus*, взятых из колоний, которые уже приступили к выведению репродуктивных самок, установлено, что детерминация каст происходит на последнем этапе развития личинок. Личинки растут тем быстрее, чем чаще их кормят, а при частом получении пищи они выделяют меньше шелка для кокона, что позволяет им расти дальше и развиваться в репродуктивных самок. У личинок, которых кормят редко, выделяется больше шелка и образуется прочный кокон, мешающий их дальнейшему питанию и росту; в результате из них выводятся рабочие особи. Авторы (Plowright, Jay, 1977) делают вывод, что различия в кастах у *B. rufocinctus* определяются частотой кормления, но не качеством пищи.

Этот вывод, на наш взгляд, нуждается в дальнейшей проверке и уточнении. В частности, описанный выше опыт проводился на семье, которая приступила к выведению репродуктивных самок, поэтому не исключено, что для развития личинок в репродуктивных самок уже име-

лись физиологические предпосылки, которые могли еще только в качестве дополнительного условия требовать усиленного питания.

Выведение самцов. Одновременно с репродуктивными самками в семьях шмелей начинают выводиться и самцы, хотя иногда они появляются значительно раньше. Рёзелер (P. Rseler, 1968) отметил, что откладка маткой неоплодотворенных (самцовых) яиц вызывается определенным порогом плотности рабочих особей в семье. Вместе с тем в гнездах *B. terricola*, содержавших, очевидно, здоровых и сильных маток, самцы иногда производились во 2-м выводке, т.е. из яиц, отложенных еще перед отрождением 1-й партии рабочих особей (Plowright, Laverty, 1984). В развитых семьях этого вида матки, приступив к откладке неоплодотворенных яиц, не возвращались к выведению самок, даже когда они экспериментально помещались одиночно или с 12 молодыми рабочими особями.

Таким образом, факторы, определяющие начало откладки неоплодотворенных яиц, начинают действовать очень рано в развитии семьи или генетически закодированы (Plowright, Laverty, 1984).

Большую роль в производстве самцов играют яйцекладущие рабочие особи. Например, у *B. atratus* такие рабочие производят 80% всех самцов (Zuchi, 1973; цит. по: Sakagami, 1976). За счет наличия яйцекладущих рабочих, соотношение полов, выводимых в семьях шмелей, бывает отчетливо сдвинуто в сторону самцов, как это, например, наблюдается у *B. terricola* и *B. melanopygus* (Owen et al., 1980). В то же время у отдельных видов, в частности у *B. terrestris*, вклад рабочих особей в производство самцов может быть незначителен (De Jonghe, 1986; иные данные см.: Honk et al., 1981a; Blom, 1986; Duchateau, Velthuis, 1989).

Самцы репродуктивных выводков появляются одновременно с матками или немного позже.

Молодые матки вылетают из гнезда только для набора жировой массы, путем поедания пыльцы для того, чтобы перезимовать и повторить цикл собственного гнезда. Спариваются молодые матки приблизительно через 2-3 недели после рождения.

Ближе к августу семьи распадаются. Рабочие-самки и самцы из-за не приспособленности к зимовке погибают, а молодые матки впадают в диапаузу. Матки зимуют в природных или антропогенных условиях, а при прогревании температуры до 6-8 градусов постепенно просыпаются. Данный цикл позволяет создавать диапаузу в лаборатор-

В пчеловодстве межвидовая гибридизация, напр., между медоносной и средней индийской пчелами положительных результатов не дала. Межпородная Г. применяется широко.

Диапауза – это пассивный период жизненного цикла насекомых и клещей, обеспечивающий им переживание неблагоприятных условий. Во время этого состояния организмы мало нуждаются в энергии, но их жизнедеятельность продолжается, хоть и с гораздо более медленным протеканием обменных процессов; для того, чтобы пережить период диапаузы и не погибнуть, они расходуют заранее накопленные жировые ресурсы.

Донник белый - двухлетнее засухоустойчивое, зимостойкое растение. Зацветает в условиях средней полосы России в начале июля, продолжительность цветения более 30 дней. Нектаровыделение обильное и устойчивое, один из ценнейших медоносов. В период цветения донника (сеянного) показание контрольного улья доходит до 5 — 7 кг, а сильные пчелосемьи могут собирать до 50 кг и больше меда.

Донники — кормовые и медоносные растения, семейства бобовых. Донник желтый и лекарственный — двухлетнее растение. Растет повсеместно. Отлично переносит холод и засуху. Цветет в течение 40 -г 45 дней, нектаровыделение устойчивое. Нектаропродуктивность дикорастущего около 200 кг с 1 га.

Дрессировка пчел и шмелей — прием искусственного усиления лётной деятельности пчел и шмелей на опыляемой культуре. Дрессировка пчел и шмелей основана на создании у них условных рефлексов на запах, цвет, форму и местоположение опыляемой культуры. Метод дрессировки пчел разработан профессором А. Ф. Губиным для улучшения опыления таких культур, как клевера красного, люцерны, огурца в теплицах и др., слабо посещаемых пчелами.

Если семенные участки на больших площадях, то за 2 — 3 дня до расстановки ульев с пчелами внутри массива через каждые 500 — 600 м делают поперечные прокосы. Пчелиные семьи размещают вокруг семенного поля и на прокосах группами, обеспечивая встречное опыление.

Клевер — род многолетних, реже однолетних, травянистых растений, семейства бобовых. Клевер белый, или клевер ползучий, — один из важнейших медоносов. Цветет все лето, массовое цветение — начало лета, более 30 суток. Выделяет много нектара при температуре 24 — 28°C и достаточной влажности. Один из важнейших медоносов в север-

молекулы ДНК (реже — РНК), управляют всеми химическими реакциями, определяют его признаки. Гены ответственны за все, что является у организмов врожденным и наследственным. Каждый из генов контролирует наследование одного, а иногда и нескольких признаков.

Генетика шмелей. Генетика — наука, которая изучает два основных свойства организма — наследственность и изменчивость. Основные закономерности наследственности и изменчивости изучает общая генетика, а специфические закономерности, присущие отдельным видам — частная генетика. Генетика является теоретической основой селекции. Вместе с тем селекция имеет свои задачи, предмет и методы исследования.

Генотип — совокупность всех генов организма, контролирующей развитие, строение и жизнедеятельность отдельных шмелиных особей и шмелиной семьи. Генотип не механический набор генов, а сложная система, где любой ген взаимодействует с остальными генами и внешней средой. Внешнее проявление признака или совокупность свойств и признаков организма наз. фенотипом. Признаки и свойства шмелиной семьи или ее фенотип — это результат взаимодействия генотипа с определенными условиями внешней среды. Например, если шмелиные семьи с одинаковым генотипом будут находиться в разных медосборных условиях, то и опылительная и продуктивная деятельность их будет не одинаковой.

Гетерозис - от греческого слова — изменение, превращение. Известно, что при скрещивании разных видов, рас, пород животных и сортов растений гибриды первого поколения по ряду признаков и свойств часто превосходят исходные родительские организмы... Это явление в селекции наз. гибридной мощностью. При скрещивании разных естественных пород и популяций у медоносных пчел и шмелей гибриды первого поколения по ряду признаков и свойств (например, повышение продуктивности по меду) превосходят своих родителей. Однако: 1) Гибридная мощность проявляется не в одинаковой степени в зависимости от исходных скрещиваемых пород, популяций и линий пчел и шмелей. 2) Во втором и последующих поколениях, при скрещивании гибридов между собой или гибридов одной из исходных пород, гибридная мощность затухает, продуктивность и жизнеспособность шмелиных семей снижается.

Гибридизация — спаривание или скрещивание разнородных в наследственном отношении животных. В зависимости от степени родства родителей различают Г. межвидовую и внутривидовую (межпородную).

ных условиях и разводить шмелей в промышленных объемах в зависимости от сезона.

1.2 Физиологические особенности шмелей

Поведение молодых самок и самцов. Отродившиеся молодые репродуктивные самки некоторое время помогают семье в кормлении развивающегося потомства и защите гнезда, иногда они также производят воск (Frison, 1928) и участвуют в фуражировке (Sakagami, 1976). При этом многие самки не возвращаются в гнездо уже после первого вылета, обычно происходящего через 28 сут.

Обычно шмелиные семьи распадаются во 2-й половине лета.

Самки копулируют с самцами через 2-3 недели после отрождения (P.Rseler, 1974). В естественных условиях самки большинства изученных видов (*B. hortorum*, *B. humilis*, *B. lapidarius*, *B. lucorum*, *B. pascuorum*, *B. pratorum*, *B. sylvarum*, *B. terrestris* и др.), как правило, спариваются только один раз, за исключением *B. atratus* и *B. hypnorum*, самки которых копулируют до 3 раз (Garfalo et al., 1986; P.Rseler, 1973). В искусственных условиях отмечено многократное спаривание самок *B. terrestris* (De Jonghe, 1982), а у *B. hypnorum* оно достигало 9 раз (P.Rseler, 1967).

Отродившиеся самцы не выполняют никаких работ внутри гнезда, кроме помощи в инкубации потомства (Cameron, 1985), и вскоре (через 35 дней) покидают гнездо. Они проводят свою жизнь, которая длится до 1 месяца, открыто вне гнезда, ночуя на растениях. Брачное поведение самцов отличается у разных видов. Так, самцы *B. distinguendus*, *B. ruderarius*, *B. subterraneus* и *B. fervidus* караулят самок у входа в гнездо и копулируют с вылетающими самками (Вовейков, 1954; Free, Butler, 1959; Hobbs, 1966). Самцы *B. hortorum*, *B. lapidarius*, *B. lucorum* и *B. terrestris* имеют определенные маршруты полетов с остановками в одних и тех же точках (Haas, 1949, 1967; Вовейков, 1954; Stein, 1963; Svensson, 1979). При этом в маршруты *B. humilis*, *B. pomorum* и *B. ruderarius* входят гнезда их видов, как одна из остановочных точек (Haas, 1967). Самцы *B. confusus*, *B. griseocollis*, *B. nevadensis* и некоторых других видов метят определенные территории, которые они охраняют от вторжения других самцов (Plath, 1934; Hobbs, 1965; Schremmer, 1972; Alcock, 1983).

В качестве меток самцы используют секреторные вещества, выделяемые мандибулярными (Calam, 1969) или лабиальными железами (Bergstrm et al., 1968, 1981, 1985). Исследованиями секретов лабиаль-

ных желез у видов шмелей обнаружено 13 компонентов мевалогенинов и 29 компонентов ацетогенинов, при этом каждый вид имеет свой набор компонентов. Например, у самцов *B. terrestris* выделены следующие компоненты: 2,3дигидробтрансарфат незол; 2,3дигидрофарнезил ацетат; геранилцитронеллол; гексадеканол; этилдекоанат; этилтетрадекоанат (Bergström et al., 1981). У самцов *B. sylvarum* основными компонентами лабиальных желез являются 7 гексадецилацетат (65%) и 7-гексадецинол (Bergström et al., 1985). Все эти летучие компоненты, очевидно, используются для мечения охраняемых территорий и одновременно являются половыми феромонами, привлекающими самок к копулированию.

Видоспецифичность феромонов самцов обеспечивает изоляцию, препятствующую межвидовому скрещиванию (Blum, 1981), хотя состав феромонов может отличаться и у подвидов, например, у *B. monticola* (Bergström, Svensson, 1973), и даже у разных форм одного вида, например, у *B. lucorum* (Bergström et al., 1981).

Кроме того, самцы видов, имеющих сходное строение гениталий, занимают для патрулирования территорий разные ярусы растительности или разные подзоны обитания (Svensson, 1979; Bergström et al., 1981).

Распад семьи и перезимовка самок. Размеры семьи. В средних широтах численность шмелиной семьи невелика, хотя и отличается у разных видов. Обычно она не превышает 100-200 развитых особей (Малышев, 1963). В отдельных случаях, например, у *B. sylvarum*, семья достигает 600 особей (Hoffer, 1882). Ньюман (Newman, 1851) описал гнездо (отнесенное им к *B. terrestris*), которое имело 800 рабочих особей [согласно Смитту (F. Smith, 1851), гнездо принадлежало *B. lucorum*].

Прослеживается зависимость величины семей как от географической широты, так и от физиологических особенностей отдельных видов. Так, по наблюдениям Ричардса (K. Richards, 1975; цит. по: Plowright, Laverty, 1984), поздние вылетающие виды имеют тенденцию к выведению большого числа рабочих особей в 1-м расплоде и производят намного меньше полового потомства, чем более рано вылетающие виды.

Тропические виды шмелей характеризуются выведением малого числа особей в каждом выводке, но за счет более длительного существования семьи производят намного больше особей, чем виды в других районах. Так, самые крупные семьи шмелей обнаружены в Мексике, где одно гнездо *B. medius* содержало 2183 особи (Michener, LaBerge, 1954), и в экваториальной Бразилии, где в одной семье *B. transversalis* выве-

пыльца, которую пчелы собирают с растений, приносят в улей в виде обножки, складывают в ячейки. Ульевые рабочие шмели утрамбовывают обножки, добавляют к ним мед и в результате молочно-кислого брожения образуется перга. Пыльца и перга содержит до 20 — 25% белка, а также углеводы, жиры, витамины и минеральные в-ва. При недостатке ее происходит белковое голодание шмелей, снижается выращивание расплода, ухудшается качество рабочих шмелей и маток, а при отсутствии ее прекращается развитие семьи, и она погибает. Поэтому очень важно, чтобы в радиусе 2 — 3 км вокруг от мест гнездования шмелей и одиночных опылителей были пыльценосы.

Биология шмелиной семьи (от греч. биос — жизнь, логос — учение) — наука о жизни шмелиной семьи, изучающая состав ш. с, строение, развитие, поведение отдельных особей семьи, взаимоотношения между особями, устройство гнезда, жизнь семьи в течение года и др. Биология ш. с. является основой всей шмелеводной науки. Каждому, кто занимается шмелеводством или хочет стать шмелеводом, не только желательно, но обязательно изучение биологии ш. с. пользуясь рекомендованной литературой.

Бомбидарий - гнездо шмелей устраиваемое в почве, подстилке, дуплах, или брошенных гнёздах грызунов и птиц.

Бонитировка шмелей – комплексная оценка шмелиных семей для установления породной принадлежности.

Выводковая камера - её стенки строятся из сухих растений, мха, перьев, и шерсти животных, скрепленных нектаром и воском с добавлением пыльцы. Затем самка формирует комок из смеси пыльцы с нектаром, строит на нём восковую выводковую камеру до 6-16 яиц длиной 3-4 мм и диаметром 1мм.

Гемолимфа — жидкость, циркулирующая в кровеносной системе у шмелей. Состоит из жидкой части (плазмы) и плавающих в ней клеток (гемоцитов). Выполняет те же функции, что кровь и лимфа у позвоночных животных. Однако гемолимфа не содержит эритроцитов, а поэтому не выполняет дыхательную функцию, т. е. доставку кислорода к тканям и клеткам организма. Кроме того, гемолимфа не свертывается из-за отсутствия фибриногена, а при повреждении хитинового покрова шмель может потерять много гемолимфы и погибнуть.

Ген (от греческого генос — род, происхождение) — материальная единица наследственной информации. Каждый ген занимает свое определенное место в одной хромосоме. Гены представляют собой участки

ГЛОССАРИЙ

Акация белая — дерево высотой до 20 — 25 м семейства бобовых. Распространена в южных районах России, в Ср. Азии. Разводят в населенных местах как декоративное растение, используется в озеленении и защитных лесонасаждениях. Отличный медонос. Цветет в конце мая и начале июня, обеспечивает главный медосбор. Медовая продуктивность — 600 — 700 кг с 1 га. Цветение продолжается 10 — 15 дней. Показание контрольного улья у сильных семей за день доходит до 8 — 10 кг. Мед с белой акации — один из лучших, с тонким ароматом, в жидком виде прозрачный, в осевшем — белый. Б. акацию разводят семенами, глубина заделки семян — 1,5 — 2,0 см. Еще лучше разводить 1 — 2 летними сеянцами.

Акация желтая — довольно высокий кустарник — медонос, обеспечивает поддерживающий медосбор. Встречается в садах, парках и скверах в Европейской части России, в зоне Урала и Сибири. Цветет в конце мая, хорошо посещается пчелами. Шмели и пчелы собирают нектар и пыльцу. Медовая продуктивность в условиях Урала около 100 кг с 1 га.

Акация представляет хорошую кустарниковую примесь в полезном лесоразведении на всех почвах, при этом она хорошо использует верхний слой почвы, т. к. корневая система ее располагается в верхнем слое горизонта.

Акклиматизация — приспособление человека, животного, насекомого или растения, к новым, непривычным, преимущественно климатическим и географическим условиям. Акклиматизация насекомых (шмелей, пчел) — приспособление их к новым природно-медо-сборным условиям, когда они попадают в другие географические зоны при их естественном расселении или в результате завоза человеком. Способствуют акклиматизации шмелей и пчел создание хороших условий кормления, содержания, племенной отбор и подбор.

Анатомия шмеля — наука о наружном и внутреннем строении шмелиных особей. Строение тела шмелиных особей представляет замечательный пример приспособлений насекомых к условиям существования.

Анемофильные растения — растения, опыляемые с помощью ветра.

Белковые корма — источник белка в питании рабочих шмелей и трутней. Основным белковым кормом для шмелей служит цветочная

лось 3056 особей (Dias, 1958). Напротив, в условиях Арктики самки шмелей обычно выращивают всего одну партию рабочих особей перед выведением половых форм. Интересно, что даже при благоприятных условиях жизни в более южных районах у северного вида *B. balteatus* производится только один выводок рабочих особей (Hasselrot, 1960).

Имевшиеся ранее многочисленные указания, широко вошедшие в научную и популярную литературу (SparreSchneider, 1906; Friese, 1923; Малышев, 1931; Downes, 1965; Осичнюк, 1970, и др.) о том, что отсутствие рабочих форм у *B. hyperboreus* является адаптацией к жизни в Арктике, где он ведет одиночный образ жизни, оказались ошибочными. Этот вид узурпирует гнезда других видов шмелей: *B. arcticus* (Milliron, Olivier, 1966), *B. jonellus* (Bergwall, 1970) и *B. polaris* (Pape, 1983). *B. hyperboreus* является факультативным клептопаразитом, так как в отдельных случаях, и особенно в более южных районах, у него наблюдаются касты рабочих особей (Скориков, 1937).

Сезонные ритмы активности. В умеренной зоне большинство видов шмелей выращивает только 1 репродуктивную генерацию, которая появляется ближе к концу сезона. По данным Мейделла (Meidell, 1968), *B. jonellus* в Норвегии имеет 2 генерации. В середине июля молодые самки копулируют с самцами и основывают новые гнезда. Такое поведение иногда наблюдается и у других видов, например, у *B. bifarius*, *B. frigidus*, *B. hortorum* и *B. pratorum* (Hobbs, 1967; Plowright, 1967; Douglas, 1973; Alford, 1975). Лемензик и Штайн (Lehmensick, Stein, 1958) обнаружили в верхнем изолированном отделении улья медоносных пчел полигонное гнездо *B. hypogum*, содержавшее 30 молодых самок, 10 самцов и небольшое количество мелких рабочих особей, которые не участвовали в строительстве гнезда, ни в уходе за потомством, ни в фуражировке. Все эти работы выполняли молодые оплодотворенные самки. В гнезде находился многочисленный свежий расплод, но матки, основавшей колонию, не было.

При содержании *B. hypogum* в лабораторных условиях, постройка гнезд и откладка яиц происходит без диапаузы и в зимние месяцы. В результате получено 5 последовательных поколений (Horber, 1961). Для *B. terrestris* в искусственных условиях также достигнута закладка нового гнезда зимой (Dttlinger, 1967). В опытах Рёзелера (P.Rseler, 1976, 1977) молодые репродуктивные самки шмеля подвергались действию ювенального гормона, в результате чего у них индуцировался оогенез и через несколько дней самки начинали откладывать яйца без диапаузы. Ус-

тановлено, что кратковременная наркотизация углекислым газом молодых самок шмелей способствует более интенсивному созреванию яиц (Боднарчук, 1982). В дальнейшем это подтвердилось и другими исследователями (P.Rseler, 1985), в частности предложено использование метода наркотизации CO₂ для круглогодичного разведения *B. terrestris*. При этом в искусственных условиях после 2-х кратной наркотизации молодых самок *B. terrestris* по 30 мин в течение 2 сут подряд, они через неделю начинают откладывать яйца (P.Rseler, 1985).

Таким образом, диапауза у этих видов не облигатная. Предполагается, что на юге Франции развитие самок *B. terrestris* идет без диапаузы; причем гнезда они основывают не только весной, но и осенью, выводя потомство зимой. Так, в январе была отмечена 1 репродуктивная самка, 29 самцов и 130 рабочих особей (Rasmont, 1984).

Тропические виды шмелей вообще не имеют сезонной ритмики, так как молодые самки и самцы у них могут появляться в любое время года. Правда, круглогодичный лёт репродуктивных особей достоверно установлен только для *B. rufipes* на о. Ява (Michener, Amir, 1977). Семьи тропических видов обычно основываются одиночными самками (Sakagami et al., 1967; Michener, Amir, 1977), однако для *B. rufipes* и *B. atratus* отмечены и полигинные гнезда, которые у последнего вида получились в результате роения (Garfalo, 1974; цит. по: Plow right, Laverty, 1984). Теоретически не исключено и моногинное роение у *B. atratus* (Sakagami, 1976).

Перезимовка самок. После оплодотворения молодые самки приступают к поиску мест зимовки. Хотя в этот период они могут продолжать возвращаться на время в материнское гнездо (Prs-Jones, Corbet, 1987). Отмечено, что температура окружающего воздуха не является единственным фактором вступления в перезимовку. Так, самки *B. pratorum* начинают устраиваться на зимовку еще в июле, а самки *B. lapidarius* – в сентябре. Кроме межвидовых существуют и индивидуальные отличия в сроках начала зимовки. Например, в то время, когда одни самки *B. terrestris* активно выполняли обязанности рабочих особей, другие уже искали зимние убежища (Haeseler, 1974).

Самки зимуют во мху, в торфе, под лесной подстилкой, в компосте из сухих листьев, в супесчаных обрывах и в других укрытиях, обычно устраивая небольшие сферические или овалоидные полости на глубине от 515 см (на юге Англии; Alford, 1969) до 1020 см (в Ленинградской обл.; Вовейков, 1954). Входы в полости они закрывают землей. В основном самки подбирают места на склонах северной или северозападной экспо-

Контрольные вопросы

1. Расскажите об особенностях морфологии земляного шмеля.
2. Дайте пояснение распространенности земляного шмеля.
3. Физиологические особенности в поведении и питании земляного шмеля?
4. Каков рацион земляного шмеля в активный период жизнедеятельности?
5. Какими документами следует руководствоваться при бонитировке земляного шмеля?
6. Что собой представляет таблица признаков при бонитировочной оценке шмелей?
7. Почему для визуального обследования и оценки биоморфологических (экстерьерных) признаков, шмелей наркотизируют парами серного эфира или хлороформа?
8. Как проводят измерение длины хоботка у шмелиных особей?
9. Как проводят измерение длины и ширины третьего тергита у шмелиных особей?
10. Как проводят измерение длины и ширины третьего стернита у шмелиных особей?
11. Почему проводят измерение породопределяющих параметров на правом крыле у шмелиных особей?
12. Как определяют кубитальный и тарзальный индексы у шмелиных особей?

К 10.21 Шмелиная матка и трутень: окрас воротника, переднеспинки и тергитов.

При визуальной оценке после наркотизации устанавливают как и у рабочих особей окрас воротника, перевязи 1-го грудного тергита и 2-5-го тергитов брюшка маток и трутневых особей.

Степень их выраженности соответствует следующим значениям:

| | | | | |
|--------------------------------|------------------------------------|-------------|-------------|---|
| Матка и трутневые особи | окрас воротника | ВО | желтая | 1 |
| | | | серая | 2 |
| | | | темно-серая | 3 |
| | | | коричневая | 4 |
| | | | черная | 5 |
| | окрас перевязи 1-го тергита грудки | ВО | желтая | 1 |
| | | | серая | 2 |
| | | | темно-серая | 3 |
| | | | коричневая | 4 |
| | | | черная | 5 |
| | окрас 2-го тергита брюшка | ВО | желтая | 1 |
| | | | серая | 2 |
| | | | темно-серая | 3 |
| | | | коричневая | 4 |
| | | | черная | 5 |
| | окрас 3-го тергита брюшка | ВО | желтая | 1 |
| | | | серая | 2 |
| | | | темно-серая | 3 |
| | | | коричневая | 4 |
| | | | черная | 5 |
| Окрас 4-и 5-го тергитов брюшка | ВО | желтая | 1 | |
| | | серая | 2 | |
| | | темно-серая | 3 | |
| | | коричневая | 4 | |
| | | черная | 5 | |

зиций, которые не прогреваются зимой солнцем и не провоцируют преждевременный вылет (Alford, 1975). Также отмечена перезимовка самок и над землей – в полостях каменных стен (Skovgaard, 1936), а самки *V. hyponorum* и *V. terrestris* были обнаружены в гнилой древесине (Tkalc, 1960; Pawlikowski, 1984). Весь период зимовки самки проводят стоя на согнутых ногах, не касаясь стенок полости (Вовейков, 1954; Alford, 1975), или лежа на спине (Alford, 1971).

С наступлением холодов в теле шмелей гликогены преобразуются в глицерол, который служит в качестве антифриза при низких температурах (Alford, 1975).

Кроме того, перед началом зимовки в теле самок резко возрастает содержание резервных липидов. Например, у *V. pratorum* и *V. hyponorum* оно увеличивается с 25% до 68%. Затем в 1-й части зимовки в течение 1-7 недель происходит максимальное накопление (до 12.3%) резервных липидов на основе, очевидно, их синтеза из углеводов. Во 2й части зимовки липиды расходуются: перед вылетом их содержание падает до 25% (Marilleau et al., 1974).

В период зимовки за счет расхода липидов масса самок уменьшается. Например, у *V. terrestris* она падает с 400-1000 мг до 300-900 мг (Holm, 1972). Величина потери массы и выживаемость самок зависят от уровня влажности мест зимовки. При повышенной влажности выживаемость выше, в связи с чем они предпочитают места с влажностью не ниже 50% (Pouvreau, 1970a). Однако, по данным Алфорда (Alford, 1969), шмели обычно зимуют в сухих местах. Вместе с тем, независимо от влажности выживаемость самок *V. ruscorum*, *V. terrestris* и некоторых других видов при 0 °С выше, чем при +4 °С. Смертность самок выше в начале зимовки, чем в ее конце. Так, у *V. terrestris* наибольшая смертность (12%) наблюдается в ноябре (Pouvreau, 1970a).

Отмечены случаи перезимовки неоплодотворенных самок, некоторые из них, возможно, являлись рабочими особями (Cumber, 1953; Milliron, 1967). В частности, среди зимующих самок *V. fervidus* встречались особи без спермы в сперматеках. Предполагается, что это явление нельзя считать необычным для большинства видов, имеющих зимнюю диапаузу (Milliron, 1967), однако поведение таких особей после перезимовки еще не изучено.

Узурпация гнезд. Замена самок и захват гнезд другими видами шмелей. Самки многих видов шмелей имеют паразитические тенденции, проявляющиеся в захвате готовых гнезд своего или других видов шме-

лей. Обычно захват гнезд своего вида происходит в неблагоприятные годы, когда крупные по размерам самки не могут сами вырастить расплод или вообще не основывают своих гнезд. Такие самки находят готовые гнезда и выжидают появления первых рабочих особей, после чего выгоняют или убивают более мелкую самку-основательницу.

Чрезмерно большое значение захвату чужих гнезд придавал Вовейков (1954), считавший такое поведение постоянным и чуть ли не обязательным для нормального формирования шмелиной семьи. Более строго количественную оценку этого явления привел Ричардс (K.Richards, 1975; цит. по: Plowright, Laverty, 1984), отметивший, что из исследованных им 708 гнезд разных видов шмелей в Канаде, только примерно 10% узурпировались другими самками.

Самок, склонных к паразитизму, больше среди вылетающих в более поздние сроки (Free, Butler, 1959). Летая в поисках мест гнездования, они находят уже готовые гнезда и захватывают их. Иногда происходит несколько последовательных смен маток в одном гнезде. Так, Слэйден (Sladen, 1912) обнаружил в одном гнезде остатки не менее 20 мертвых самок. Обычно самки вторгаются только в гнезда морфологически и биологически близких видов шмелей. Например, *B. terrestris* паразитирует в гнездах *B. lucorum*, а *B. hortorum* – в гнездах *B. hypnorum* (Купчикова, 1959), *B. equestris*, однако, захватывает гнезда многих других видов: *B. humilis*, *B. ruderarius*, *B. sylvarum* и др. (Вовейков, 1954). Самки *B. lapidarius* изгоняются самками только своего вида, и сами никогда не встречаются в гнездах других видов.

Как отмечалось выше, *B. hyperboreus* на Крайнем Севере почти постоянно ведет себя как клептопаразит других видов и практически не производит рабочих особей. Так, в Канадской национальной коллекции среди примерно 100 самок находилось всего 2 рабочих особи *B. hyperboreus* (Downes, 1962). Из тысяч собранных особей *B. inexpectatus*, обитающего в Альпах, на высоте 1181 - 2100 м, нет ни одной «рабочей». Предполагается, что он ведет себя как клептопаразит *B. ruderatus*. У *B. inexpectatus* отсутствуют восковые железы и недоразвит пыльцесобираательный аппарат (Yarrow, 1970).

Шмели-кукушки. Облигатными клептопаразитами шмелей являются виды рода *Psithyrus*, которые вообще не имеют каст рабочих особей, а у самок отсутствует пыльцесобираательный аппарат. Шмели-кукушки по окраске опушения часто очень похожи на своих хозяев. При этом шмели-кукушки делятся на виды, приспособленные к делающим или не делаю-

Определяют индивидуальным взвешиванием выходящую из маточника особь на торсионных весах с точностью до 0,1 мг.

Степень выраженности соответствует следующим средним значениям, мг:

| Критерии | Шмелиные особи | | | Индекс |
|----------|----------------|-------------|-----------------|--------|
| | рабочая особь | матка | трутневая особь | |
| Малая | менее 218,0 | менее 335,0 | менее 311,0 | 3 |
| Средняя | 218,0-308,3 | 335,0-355,4 | 311,0-367,8 | 5 |
| Большая | более 308,3 | более 355,4 | более 367,8 | 7 |

К 10.20 Рабочая особь: окрас воротника, переднеспинки и тергитов.

При визуальной оценке после наркотизации устанавливают окрас воротника, перевязи 1-го грудного тергита и 2- 5-го тергитов брюшка у рабочих особей.

Степень их выраженности соответствует следующим значениям:

| | | | | |
|--------------------------------|------------------------------------|-------------|-------------|---|
| Рабочая особь: | окрас воротника | ВО | желтая | 1 |
| | | | серая | 2 |
| | | | темно-серая | 3 |
| | | | коричневая | 4 |
| | | | черная | 5 |
| | окрас перевязи 1-го тергита грудки | ВО | желтая | 1 |
| | | | серая | 2 |
| | | | темно-серая | 3 |
| | | | коричневая | 4 |
| | | | черная | 5 |
| | окрас 2-го тергита брюшка | ВО | желтая | 1 |
| | | | серая | 2 |
| | | | темно-серая | 3 |
| | | | коричневая | 4 |
| | | | черная | 5 |
| | окрас 3-го тергита брюшка | ВО | желтая | 1 |
| | | | серая | 2 |
| | | | темно-серая | 3 |
| | | | коричневая | 4 |
| | | | черная | 5 |
| Окрас 4-и 5-го тергитов брюшка | ВО | желтая | 1 | |
| | | серая | 2 | |
| | | темно-серая | 3 | |
| | | коричневая | 4 | |
| | | черная | 5 | |

Степень выраженности длины переднего крыла соответствует следующим средним значениям, мм:

| Критерии | Рабочая особь | матка | трутневая особь | Индекс |
|----------|---------------|------------|-----------------|--------|
| низкий | менее 12,5 | менее 17,0 | менее 13,0 | 3 |
| средний | 12,5-13,4 | 17,0-18,2 | 13,0-14,5 | 5 |
| высокий | более 13,4 | Более 18,2 | Более 14,5 | 7 |

К 7. 20. Рабочая особь, матка, шмелиный трутень: количество зацепов

Количество зацепов подсчитывают на временных глицериновых препаратах правых задних крыльев шмелиных особей (рис. 19)

| Критерии | Шмелиные особи | | | Индекс |
|----------|----------------|------------|-----------------|--------|
| | рабочая особь | матка | трутневая особь | |
| малое | менее 18 | менее 20 | менее 21,0 | 3 |
| среднее | 18-20 | 20,0-24,0 | 21,0-23,0 | 5 |
| большое | более 20 | более 24,0 | более 23,0 | 7 |

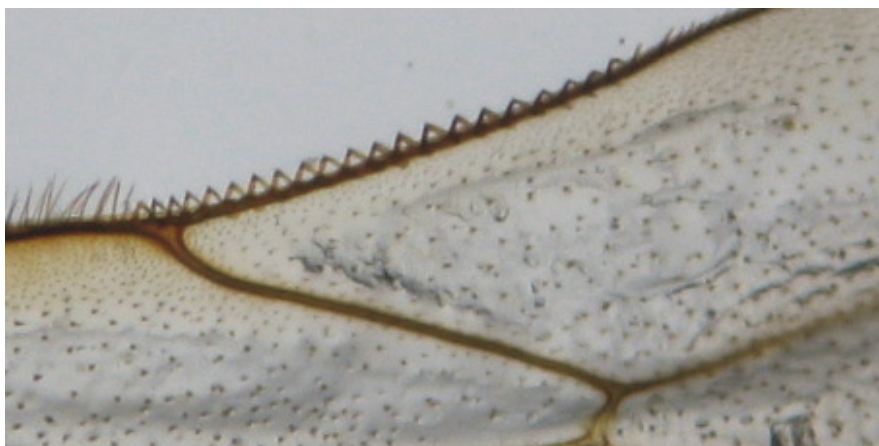


Рис. 19. Зацепы на заднем крыле шмелиной рабочей особи

К 9. 13. 19. Рабочая особь, неплодная матка, шмелиный трутень: масса тела

щим карманы видам шмелей. И действительно, наиболее специализированные виды пситиров, как правило, имеют одного или двух близкородственных хозяев со сходной биологией. Например, *P. bohemicus* отмечен лишь в гнездах *B. lucorum*, *P. vestalis* – у *B. terrestris*, *P. ashtoni* встречается только в гнездах *B. (Bombus) affinis* и *B. (Bombus) terricola* (Fisher, 1983b).

Некоторые виды, например, *P. maxillosus* и *P. silvestris*, хотя и отмечены в гнездах представителей разных подродов [использована подродовая классификация, предложенная Ричардсом (O.Richards, 1968)], однако первый вид имеет в качестве хозяев только шмелей, делающих карманы: *B. (Thoracobombus) ruderarius*, *B. (Megabombus) argillaceus*, *B. (Subterraneobombus) subterraneus*; а второй – не делающих карманы: *B. (Pyrobombus) pratorum*, *B. (Pyrobombus) jonellus*, *B. (Kalobombus) soroeensis*. Вместе с тем, многие представители рода *Psithyrus* (например *P. rupestris*, *P. campestris*, *P. barbutellus*, *P. quadricolor*) могут паразитировать в гнездах разных видов шмелей, независимо от того, делают они карманы или нет.

Как было указано, репродуктивное потомство у большинства видов шмелей кормится отыгиваемой смесью пыльцы с нектаром даже у тех представителей, которые изготавливают карманы на камерах с расплодом рабочих особей. Поэтому возможность паразитирования этими шмелями-кукушками у биологически разных хозяев, на наш взгляд, связана с тем, что их потомство выкармливается рабочими особями хозяина таким же образом, как если бы это было репродуктивное потомство матки, основавшей гнездо.

При поиске гнезд хозяина пситиры могут использовать запаховые стимулы. Так, *P. rupestris* движется по запаховому следу, оставляемому рабочими особями *B. lapidarius* (Cederberg, 1977). Эти следовые феромоны служат для пситира хорошим ориентиром: в лабораторных условиях самка *P. rupestris* отличала запах *B. lapidarius* от запахов других 6 видов шмелей, которые не являются ее хозяевами (Cederberg, 1983). *P. ashtoni* также хорошо отличает запах гнезд своего хозяина от запахов других видов шмелей, но не различает запахи своих двух хозяев: *B. affinis* и *B. terricola* (Fisher, 1983b); правда, этот пситир обычно ищет гнезда еще до отрождения 1-й партии рабочих особей и поэтому не может использовать пахучие метки, оставляемые рабочими особями.

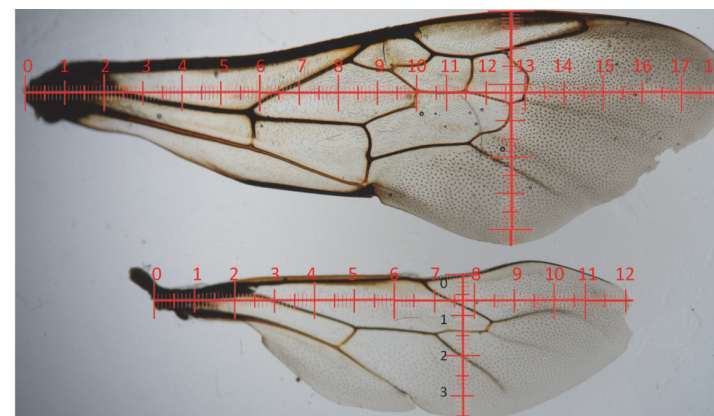
Некоторые другие виды *Psithyrus*, например, *P. campestris*, не используют запаховые стимулы в качестве первичного фактора при определении входа в гнездо хозяина, в частности *V. soroeensis* (Schousboe, 1981). Возможно, это связано с тем, что данный вид шмеля-кукушки имеет очень широкий спектр хозяев – отмечен в гнездах 7 видов шмелей (Pouvreau, 1973), относящихся к 4 под родам, среди которых лишь *V. soroeensis* не делает карманов.

У наименее специализированных видов шмелей-кукушек, паразитирующих у многих хозяев, поселение в гнезда сопровождается схваткой с рабочими особями, многие из которых в результате погибают. При этом самка пситира убивает и матку шмеля.

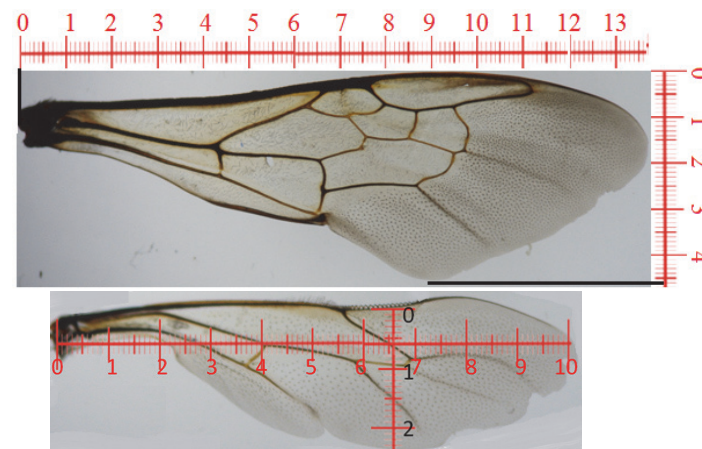
Более специализированные виды пситиров обычно избегают агрессивного поведения по отношению к ним со стороны рабочих особей и, более того, могут даже сосуществовать с маткой, основавшей гнездо, самки таких видов шмелей-кукушек, как правило, вселяются в молодые гнезда шмелей с небольшим числом рабочих особей или же еще до отрождения 1-го выводка рабочих, проникая в гнездо в период отсутствия хозяйки. Забравшись в гнездо, они на некоторое время прячутся в гнездовом материале или между коконами развивающегося выводка.

При этом самка пситира приобретает гнездовой запах, что в дальнейшем способствует ее спокойному существованию внутри гнезда хозяина (Pouvreau, 1973). В первый период самка шмеля-кукушки к яйцекладке не приступает, а живет совместно с маткой-хозяйкой. Только после появления 2-го выводка рабочих особей, способных поддерживать более стабильную температуру в гнезде и обеспечить семью достаточным количеством корма, самка шмеля-кукушки выгоняет или убивает хозяйку и приступает к откладке яиц (Вовейков, 1954).

Начав откладывать свои яйца, самка пситира уничтожает яйца и личинок хозяина, после чего самостоятельно строит новые восковые ячейки, используя воск и пыльцу из ячеек хозяина (Prs-Jones, Corbet, 1987). Самки шмелей-кукушек не принимают никакого участия в уходе за потомством: ни в инкубации, ни в кормлении, ни в фуражировке. Подобно матке хозяина, самка *P. ashton* подавляет развитие яичников у рабочих особей *V. affinis* (Fisher, 1983a). С другой стороны, самки *P. vestalis*, специализирующиеся на паразитировании в гнездах *V. terrestris*, не выделяют феромон, подавляющий развитие яичников у рабочих особей, которые откладывают яйца (Honk et al., 1981b).



Шмелиная матка, правое переднее и заднее крыло.
Переднее крыло: длина – 18,3 мм, ширина – 6,5 мм.
Заднее крыло - длина 12,1 мм, ширина – 3,5 мм



Шмелиный трутень, правое переднее и заднее крыло.
Переднее крыло: длина – 13,6 мм, ширина – 4,6 мм.
Заднее крыло - длина 10,2 мм, ширина – 2,4 мм

Рис.18. Измерение длины и ширины правого переднего и заднего крыла шмелиных особей

К 5. Рабочая особь, матка, трутневая особь: длина первого членика задней лапки

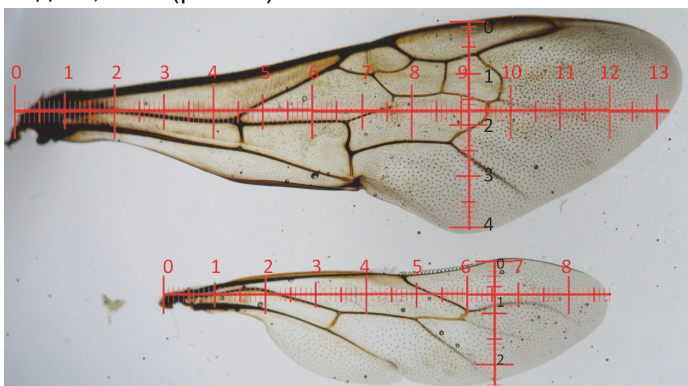
Определяется измерением расстояния, начиная от начала верхнего выступа до конца первого членика задней лапки, с точностью до 0,1 мм (см. рис.17).

Степень выраженности соответствует следующим средним значениям, мм:

| Критерии | Рабочая особь | матка | трутневая особь | Индекс |
|----------|---------------|-----------|-----------------|--------|
| низкий | менее 2,8 | менее 3,5 | менее 3,2 | 3 |
| средний | 2,8-3,1 | 3,5-4,0 | 3,2-3,5 | 5 |
| высокий | более 3,1 | 4,0 | более 3,5 | 7 |

К 6. Рабочая особь, матка, трутневая особь: длина и ширина правого переднего и заднего крыла

Длину переднего и заднего крыла определяют измерением расстояния от основания до окончания переднего и заднего крыла с точностью до 0,1 мм (рис.18).



Рабочий шмель, правое переднее и заднее крыло.

Переднее крыло: длина – 13,5 мм, ширина – 4,1 мм.

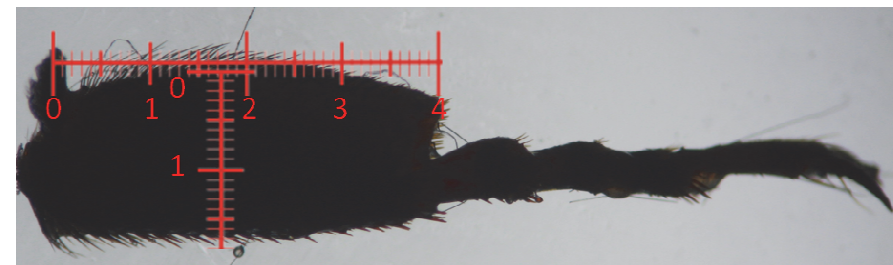
Заднее крыло - длина 8,8 мм, ширина – 2,5 мм

В целом биология шмелей-кукушек изучена еще слабо, хотя представляет большой интерес как с точки зрения происхождения и эволюции социального клептопаразитизма, так и вообще развития социальной жизни у перепончатокрылых насекомых. В частности, сам факт выращивания рабочими особями шмелей потомства клептопаразитов в определенной степени противоречит генетической теории происхождения социальности у насекомых, предложенной Гамильтоном.

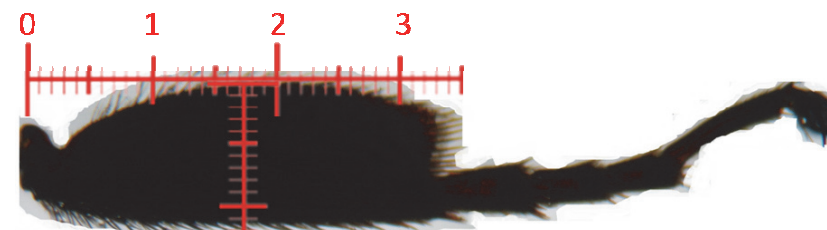
Контрольные вопросы

1. Шмелеводство, как наука где зародилась?
2. Расскажите о систематическом положении шмелей?
3. Перечислите отличительные черты рода шмелей от других, из семейства настоящих пчёл?
4. Почему шмели являются прекрасными опылителями бобовых культур и защищенного грунта?
5. Назовите ученых, исследования которых показали преимущества в использовании шмелей для гарантированного повышения урожайности энтомофильных культур.
6. Расскажите о биологических особенностях шмелиной семьи.
7. Что такое полиморфизм?
8. Какие функции выполняют в семье матка-основательница гнезда, шмелиные трутни и самки-работницы?
9. Как добывают пыльцу шмели из цветков, необходимую для выкармливания личинок?
10. Что собой представляет диапауза, в которую впадают шмелиные матки, находящиеся в естественных условиях?
11. Почему углекислый газ прерывает диапаузу у шмелиных самок?
12. Расскажите, где поселяются шмелиные самки-основательницы гнезда?
13. Что собой представляет выводковая камера и для чего нужен восковой горшочек шмелиной самке-основательнице гнезда?
14. Какие требования предъявляются к искусственным кормам, используемым при разведении шмелей?
15. Каково видовое разнообразие шмелей в мире и какой вид наиболее часто используется в условиях теплиц?
16. Расскажите об особенностях строения организма самки?
17. Какие особенности в строении организма самцов (трутней) шмелей Вы можете выделить?

18. Расскажите об особенностях в строении жалоносного аппарата шмелей.
19. Сколько стадий в развитии личинок шмелей Вам известны?
20. Расскажите об особенностях поведения шмелей?
21. По способу кормления личинок рабочие шмели на какие две группы подразделяются и какие виды работ они выполняют?
22. Расскажите о воспроизводстве репродуктивных особей и распаде шмелиной семьи.
23. Как и где спариваются самки шмелей с самцами и где перезимовывают?
24. Какие сезонные ритмы в активности шмелей Вам известны?
25. Что собой представляет феромонная хеморецепция у шмелей?
26. Что означает узурпация гнезда самками?
27. Какие самки склонны к паразитизму?
28. Расскажите, что вам известно о самках-кукушках?



Плодная матка, 1-й членик задней лапки: ширина -1,7 мм, длина – 4,0 мм, тарзальный индекс – 42,5%



Шмелиный трутень 1-й членик задней лапки: ширина -1,1 мм, длина – 3,35 мм, тарзальный индекс – 32,8%

Рис. 17. **Определение параметра тарзального индекса у шмелиных особей**

Степень выраженности тарзального индекса соответствует следующим средним значениям, % с точностью до 0,1:

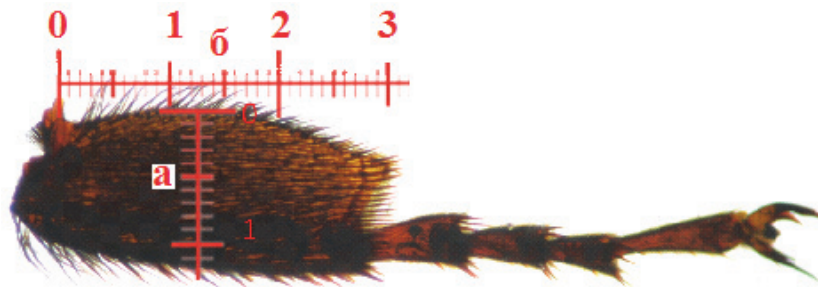
| Критерии тарзального индекса | матка-рабочая особь | трутневая особь | | |
|------------------------------|---------------------|-----------------|------------|---|
| низкий | менее 38,8 | менее 43,0 | менее 29,0 | 3 |
| средний | 38,8-40,2 | 43,0-46,0 | 29,0-33,4 | 5 |
| высокий | более 40,2 | более 46,0 | более 33,4 | 7 |

Степень выраженности кубитального индекса соответствует следующим средним значениям, % с точностью до 0,1:

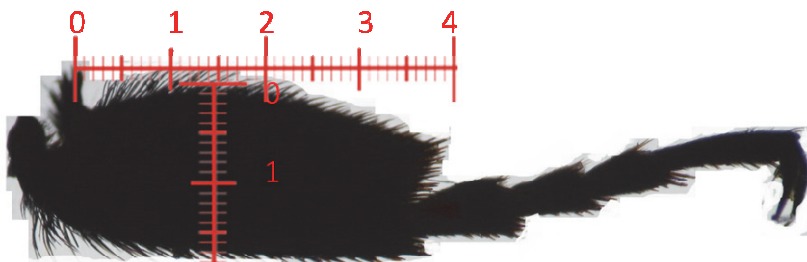
| Критерии | рабочая особь | матка | трутневая особь | Индекс |
|----------|---------------|------------|-----------------|--------|
| низкий | менее 17,5 | менее 21,7 | менее 17,4 | 3 |
| средний | 17,5-22,4 | 21,7-24,2 | 17,4-24,7 | 5 |
| высокий | более 22,4 | более 24,2 | более 24,7 | 7 |

К 4. Рабочая особь, неплодная и плодная матки, шмелиный трутень: тарзальный индекс

Определяют отношением ширины первого членика (а) задней лапки к его длине (б) как показано на рис. 17 :



Рабочая особь, 1-й членик задней лапки: ширина -1,2 мм, длина – 3,0 мм, тарзальный индекс – 40,0%



Неплодная матка, 1-й членик задней лапки: ширина -1,7 мм, длина – 4,0 мм, тарзальный индекс – 42,5%

ГЛАВА 2. ПРОИСХОЖДЕНИЕ СОЦИАЛЬНОГО ОБРАЗА ЖИЗНИ

2.1. Гипотезы о механизме возникновения каст

Возникновение и развитие эусоциальности у насекомых, суть которой заключается в наличии нерепродуктивной касты рабочих особей, воспитывающих потомство своей матери (или обоих родителей у термитов), является одной из наиболее интересных и загадочных проблем в современной биологии. Эволюционисты уже давно признают, что появление стерильной касты рабочих особей трудно объяснить индивидуальным отбором. Так, еще Дарвин (Darwin, 1859; перевод: Дарвин, 1991) отмечал, что присутствие не размножающихся рабочих особей в колониях общественных насекомых представляется фатальным, для всей его эволюционной теории. В ее основе, как известно, лежит индивидуальный отбор «на выживание наиболее приспособленных особей», т.е. таких, которые оставляют после себя наибольшее количество потомков, достигших репродуктивного возраста. Поэтому классический естественный отбор всегда направлен против каких-либо ограничений репродуктивных возможностей особей. Ясно, что возникновение эусоциальности возможно лишь в том случае, когда индивидуальный отбор блокируется некоторыми факторами или побеждается каким-то специфическим типом отбора с противоположным направлением.

Проблема возникновения эусоциальности включает в себя два вопроса, которые большинством биологов четко не различаются. Первый и, на наш взгляд, главный вопрос касается механизма или типа отбора, обеспечивающего возможность появления стерильной касты рабочих особей в ходе эволюции; ответ на него должен включать в себя прежде всего теоретическое объяснение этого явления.

Второй вопрос состоит в том, какие предпосылки (начальные условия) позволяют срабатывать конкретному механизму появления каст. Поиск ответа на последний вопрос ведется в двух направлениях:

1) сопоставление биологии эусоциальных насекомых и родственных к ним одиночных видов;

2) рассмотрение начальных этапов в жизни («онтогенезе») колоний примитивно-эусоциальных видов, как отражения начальных этапов развития («филогенеза») эусоциальности. Оба эти подхода дали одинако-

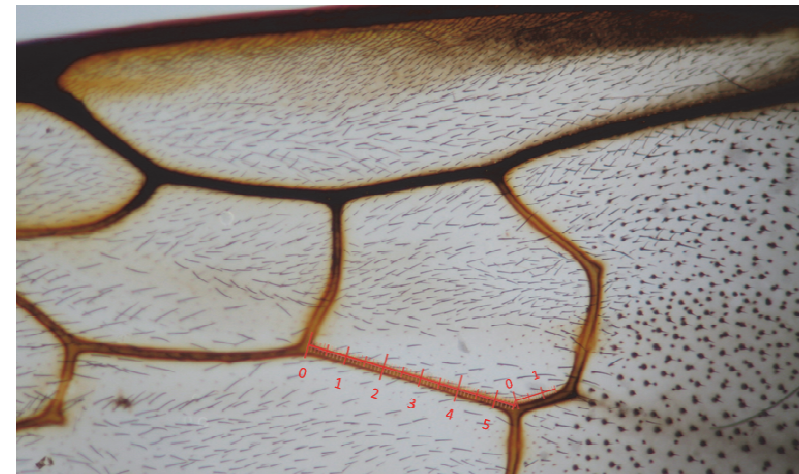
вый результат: они привели к выделению двух независимых путей возникновения эусоциальности – субсоциального и парасоциального.

Для объяснения механизма возникновения эусоциальности у насекомых в разное время выдвигалось несколько гипотез (семейного отбора, группового отбора, мутуализма, отбора родичей, полигинной семьи, родительской манипуляции), из которых три последние находятся в центре внимания современных социобиологов, генетиков и энтомологов.

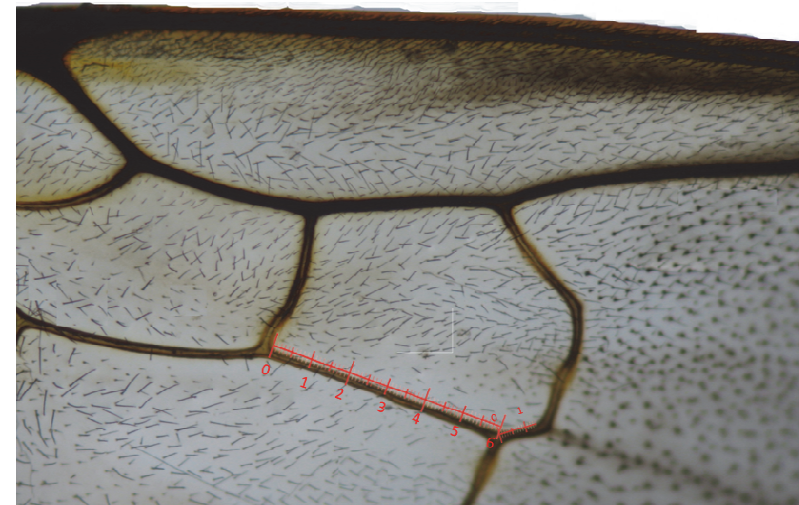
Сразу необходимо отметить, что единственным реальным механизмом, способным привести к появлению эусоциальных насекомых, нами признается отбор родичей в сочетании с гаплодиплоидным (или другим аналогичным по эффекту) определением пола (далее в тексте «гипотеза гаплодиплоидии»), а единственным реальным путем возникновения эусоциальности – субсоциальный путь, сопряженный с указанным механизмом. Поэтому основное внимание в этой главе уделяется обоснованию гипотезы гаплодиплоидии, включая доказательство того, что случаи полигинного основания колоний у некоторых примитивно-эусоциальных видов, которые до сих пор выдвигаются в качестве основного аргумента против гипотезы гаплодиплоидии, в действительности хорошо объясняются в рамках этой гипотезы и даже ею предсказываются.

Пытаясь решить проблему возникновения социальных насекомых, Дарвин (Darwin, 1859) предположил, что стерильная каста могла появиться благодаря отбору на уровне семьи, так как дает преимущества ее репродуктивным членам, которые находятся в близком родстве с рабочими особями. Такое предположение, хотя и расширило представление о естественном отборе, но не могло объяснить механизм появления касты рабочих особей. Тем не менее, идея семейного отбора (family selection) оставалась доминирующей среди исследователей вплоть до конца 50-х годов текущего столетия. При этом многие биологи (Weismann, 1893; Wheeler, 1911, 1923, 1926, 1928; Roubaud, 1916; Lamarck, 1922; Stoeckert, 1923; Emerson, 1939, 1958) рассматривали его как отбор репродуктивных родителей, передающих своим фертильным потомкам способность производить касту рабочих, морфологически и этологически отличающихся от них. Развитием такого подхода стала концепция «суперорганизма», выдвинутая Уилером (Wheeler, 1911; критику концепции см.: E. Wilson, 1968, 1971).

Представления о семейном отборе так и не были оформлены в виде четкой гипотезы, из которой можно вывести следствия, допускающие возможности эмпирической проверки. То же следует признать и в отно-



Неплодная матка, крыло: а = 1,5 мм, б = 5,5мм, кубитальный индекс - 27,3%

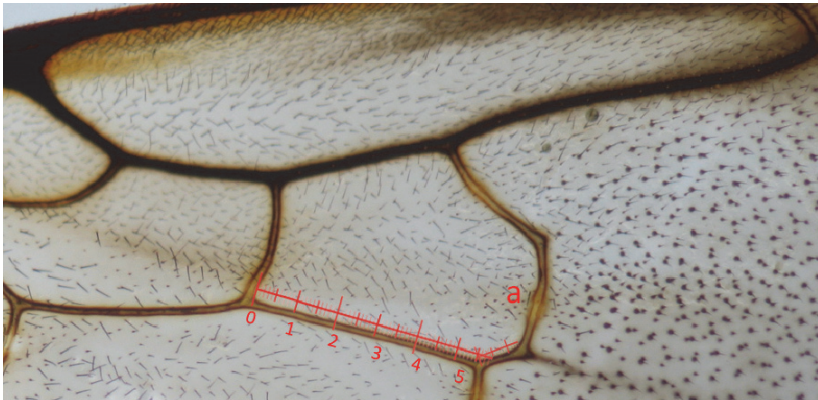


Шмелиный трутень, крыло: а = 1,5 мм, б = 6,0мм, кубитальный индекс - 25,0%

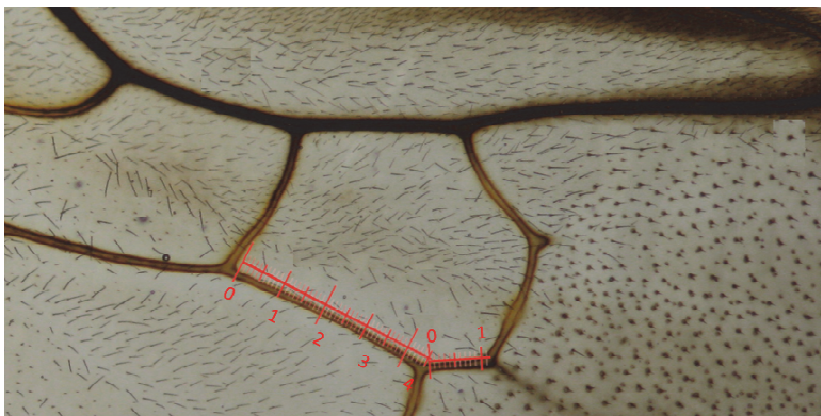
Рис. 16. Определение параметров кубитального индекса у шмелиных особей

Кубитальный индекс не подвержен сезонным и возрастным изменениям, поэтому данный параметр указывает на породную принадлежность изучаемого вида.

На рис.16. представлены параметры кубитального индекса по промерам жилок «а» и «б» рабочей особи, неплодной и плодной матки, а также шмелиного трутня.



Рабочий шмель, крыло : а =1,1 мм, б = 5,3 мм, кубитальный индекс -20,75%



Плодная матка, крыло: а =1,1 мм, б = 4,4мм, кубитальный индекс - 25,0%

шении концепции суперорганизма. Конечно, проведение аналогии между организмом и эусоциальной колонией, репродуктивные члены (матка у перепончатокрылых или царь и царица у термитов) которой рассматриваются как генеративные клетки, рабочие особи (и солдаты термитов) – как соматические, коммуникационные отношения между членами – как аналог нервной системы организма и т.п., может быть полезным в некоторых аспектах, в частности при сопоставлении уровней социальной организации разных типов колоний. Данная концепция, однако, не способна чем-либо помочь в выявлении механизмов эволюции эусоциальности и тем более происхождения касты рабочих особей уже хотя бы потому, что рабочие особи в колонии, как правило, не отстраняются полностью от размножения, в частности у перепончатокрылых - ими производится большинство самцов.

В целом гипотеза семейного отбора имеет лишь исторический интерес, хотя она может по праву рассматриваться как предпосылка и источник для большинства последующих гипотез.

Групповой отбор. На возможность возникновения эусоциальности у насекомых в результате группового отбора (group selection) прямо указывают некоторые авторы (G.Williams, Williams, 1957; Wynne-Edwards, 1962; B.Levin, Kilmer, 1974; D.Wilson, 1980; Berkelhamer, 1983, и др.); упоминается он и в некоторых современных обзорах по эволюции социальной жизни. В частности, согласно Левину и Килмеру (B.Levin, Kilmer, 1974), групповой отбор и отбор родичей не противоречат друг другу и могут действовать в одном направлении. При этом гены альтруизма, с которыми оперирует отбор родичей, могли поставляться в демы (изолированные популяции или группы особей), включающие 10-15 родственных организмов, групповым отбором. Подход иллюстрируется на абстрактном примере распространения гена альтруизма в группах организмов под воздействием хищника, у которого эти организмы вызывают отвращение, в результате чего, съев одного члена группы, он уходит искать другие жертвы.

Концепция и соответствующие модели (Haidane, 1932; Sturtevant, 1938; Wynne-Edwards, 1962; G.Williams, 1971; B.Levin, Kilmer, 1974, и мн.др.) группового (междомового) отбора, включая его варианты (например, «конкурентный групповой отбор»), были выдвинуты с целью объяснить наличие альтруизма в поведении некоторых (многих) особей в популяциях животных тем, что группы (демы, изоляты), в составе которых имеются альтруисты, обладают преимуществами перед группами,

состоящими только из эгоистичных особей, и должны вытеснять последнее.

Контрольные вопросы

1. С чем связывают возникновение и развитие эусоциальности у насекомых?
2. Дайте объяснение появлению стерильной касты шмелиных рабочих особей?
3. Почему присутствие не размножающихся рабочих особей в колониях общественных насекомых представляется фатальным, для всей эволюционной теории?
4. Какие начальные условия позволяют срабатывать конкретному механизму появления каст в шмелиной семье?
5. Какие гипотезы объяснения механизма возникновения эусоциальности у насекомых в разное время выдвигались?
6. Расскажите о гипотезе отбора родичей в сочетании с гаплодиплоидным определением пола как о единственном реальном механизме возникновения эусоциальности.
7. Что собой представляет концепция возникновения эусоциальности у шмелей, как представителей насекомых, в результате группового отбора?

Степень выраженности длины третьего стернита соответствует следующим средним значениям, мм:

| Критерии | Шмелиные особи | | | Индекс |
|----------|----------------|------------|-----------------|--------|
| | рабочая особь | матка | трутневая особь | |
| Короткий | менее 2,50 | менее 4,10 | менее 3,0 | 3 |
| Средний | 2,50-2,70 | 4,1-4,76 | 3,0-3,16 | 5 |
| Длинный | более 2,70 | более 4,76 | более 3,16 | 7 |

К 3.11.17. Рабочая особь, неплодная и плодная матки, шмелиный трутень: кубитальный индекс

Кубитальный индекс, определяемый на правом переднем крыле, относится к основному пороодоопределяющему признаку насекомых, в частности пчел и шмелей. Данный показатель определяют отношением длин жилки «а» к жилке «б» третьей кубитальной ячейки переднего крыла, представленного на рис. 15.

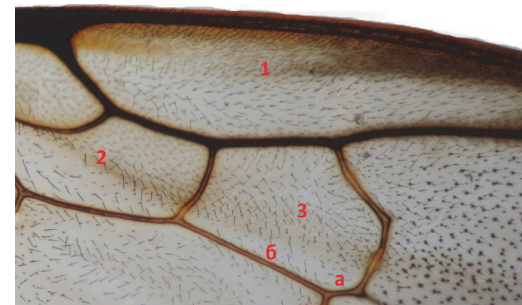
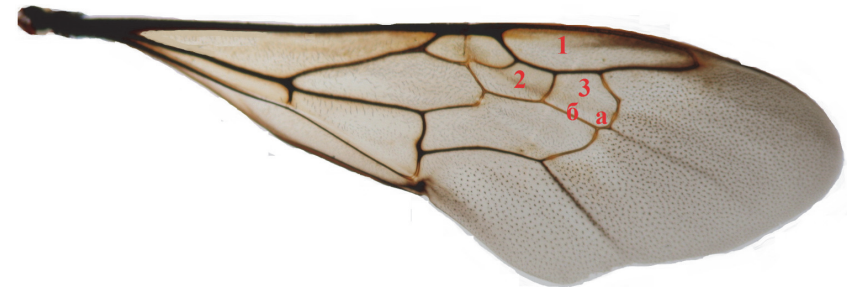


Рис. 15. Правое переднее крыло рабочей особи шмеля: 1- 3- кубитальные ячейки, используемые для определения индекса: а – короткая, б – длинная

ГЛАВА 3. БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ШМЕЛЕЙ

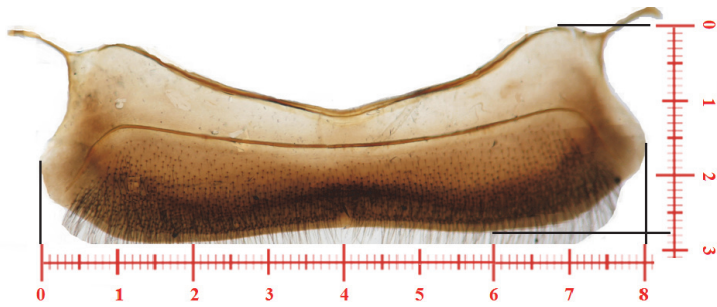
3.1 Морфология шмеля

Внешнее строение. Тело шмеля как и всех насекомых, разделяется на три подвижно соединенные между собой отдела: головной, грудной и брюшной.

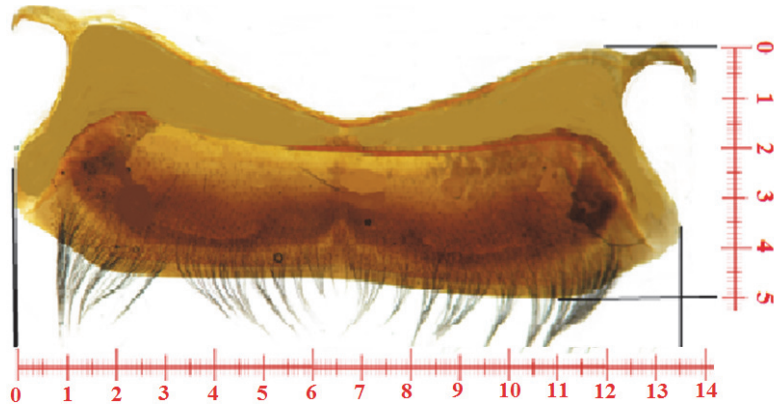
Головной отдел. Голова шмеля имеет округло-треугольную форму и представляет собой сплошную, хитинизированную капсулу, не разделенную на членики. Она сплюснута спереди назад, а рот и челюсти обращены книзу. Внутри головы сосредоточена главная часть центральной нервной системы шмеля - головной мозг.

На головной капсуле имеются поверхности, отделенные друг от друга швами. Переднюю поверхность можно считать лицевой, верхнюю - теменем головы, а заднюю - затылком. Вдоль темени посередине головы проходит эпикраниальный шов, который делит темя на правую и левую половины. На темени расположены два простых глаза, третий глаз находится на линии эпикраниального шва, по бокам расположены два фасеточных глаза.

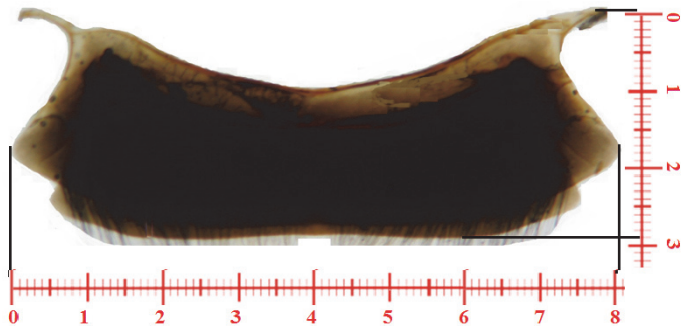
Ниже, на стороне лица, эпикраниальный шов делится на две ветви и образует треугольное поле – лоб. От основания лба отходит пара подвижных членистых усиков (антенн), которые в свою очередь состоят из трех основных частей: основного членика - скапуса, маленького педицеллярного членика и очень подвижного жгутика. Первый членик на внутреннем конце имеет расширение в виде круглой головки и входит в мягкую сочленованную ямку, которая окружена валиком. Скапус направлен косо к внешней плоскости головы, внутри этого членика имеется мышца, обеспечивающая вращение усиков свободно, во все стороны. С основным члеником соединен второй маленький членик – ножка. На этом членике находится орган равновесия (джонстонов орган). Ножка может несколько перемещаться относительно первого членика за счет мышц, соединяющих ножку и скапус. За ножкой следует жгутик, состоящий из члеников, близких по строению. Задний конец каждого членика немного сужается и выходит в слегка расширенный передний конец следующего членика. Жгутик не имеет мышц, но он обладает подвижностью из-за членистого строения. На члениках жгутика, начиная



3-й стернит рабочей шмелиной особи: ширина – 8,0 мм, длина – 2,8 мм



3-й стернит плодной шмелиной матки: ширина – 13,5 мм, длина – 5,0 мм



3-й стернит шмелиного трутня: ширина – 8,0 мм, длина – 2,9 мм

Рис. 14. Измерение длины и ширины 3-го стернита

с третьего, размещены многочисленные чувствительные органы - сенсиллы.

В нижней части головы лоб ограничен эпистомальным швом, ниже этого шва размещен лицевой щиток (клипеус), к нему прикреплена верхняя губа. По бокам лицевого щитка расположены щеки, которые загибаются на бока головы. По бокам головы щеки граничат со сложными глазами. К нижней части щек прикреплены верхние челюсти шмелей (мандибулы). В затылочной части головы имеется отверстие, через которое голова сообщается с грудью, ниже него расположена хоботковая выемка, в которой закреплены основания нижних челюстей и нижней губы. В хоботковую выемку складывается хоботок, когда он не используется. В задней части затылка расположены два затылочных мышцелка, обеспечивающие сочленение головы и груди.

Прочность головы усиливается внутренним скелетом (тенториумом), расположенным в виде хитиновых соединений между передней и задней стенками головы. От верхних углов клипеуса изнутри и несколько вверх отходят передние руки тенториума. От затылочного отверстия в глубину головы идут задние руки, которые направляются вперед и вниз к середине, где сливаются с передними руками тенториума. От передних рук вверх идет пара верхних рук, которые заканчиваются в виде выростов, а около затылочного отверстия задние руки тенториума соединяются перемычкой, образующей затылочный

Внутренний скелет головы придает необходимую устойчивость, для нижней части головной капсулы, где размещены придатки ротовых органов. Увеличение прочности головы необходимо в связи действием ротового аппарата, которым шмели собирают пищу (жидкую и твердую), и используют как инструмент для выполнения внутригнездовых работ. Одновременно внутренний скелет обеспечивает защиту от повреждения головного мозга и других органов (глотки, слюнных желез, трахей, концевой части аорты), которые расположены в голове. Он же служит опорой для глотки и местом прикрепления мышц.

Ротовой аппарат насекомых в процессе эволюции претерпел существенные изменения. По мере того, как в головной отдел втягивались сегменты туловища, ротовое отверстие окружалось конечностями втянутых туловищных сегментов, постепенно эти конечности теряли свою локомоторную функцию и приобретали новую, связанную с захватом и измельчением пищи.

Степень выраженности длины третьего тергита соответствует следующим средним значениям, мм:

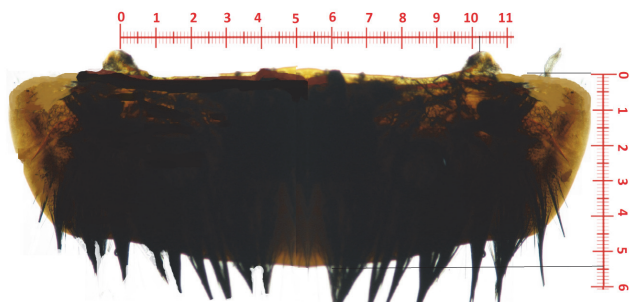
| Критерии | Шмелиные особи | | | Индекс |
|----------|----------------|------------|-----------------|--------|
| | рабочая особь | матка | трутневая особь | |
| Короткий | менее 2,30 | менее 4,6 | менее 3,0 | 3 |
| Средний | 2,30-2,60 | 4,6-5,46 | 3,0-3,16 | 5 |
| Длинный | более 2,60 | более 5,46 | более 3,16 | 7 |

К 3. 11. 17. Рабочая особь, неплодная матка, шмелиный трутень: длина и ширина третьего стернита.

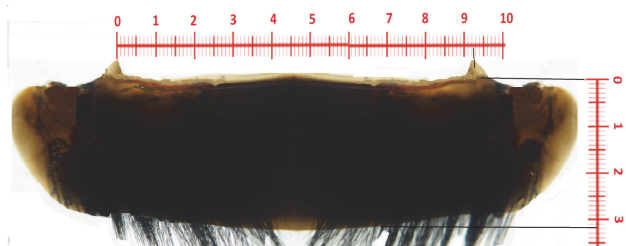
Длину стернита берут по оси тела шмеля, начиная с верхнего выступа, в расширенной части и поэтому, как и длина тергита она оказывается меньше ширины. При этом ширину стернита удобно определять абсолютную, как расстояние между максимально расширенными частями опушенной волосками поверхности стернита, находящегося ниже воскового зеркала (рис.14). Размеры третьего стернита, как и третьего тергита, хорошо коррелируют с общими размерами и массой тела шмелей и могут служить надежными критериями для определения породной принадлежности и их качества.

Степень выраженности ширины третьего стернита соответствует следующим средним значениям, мм:

| Критерии | Шмелиные особи | | | Индекс |
|----------|----------------|------------|-----------------|--------|
| | рабочая особь | матка | трутневая особь | |
| Короткий | менее 7,6 | менее 13,0 | менее 7,8 | 3 |
| Средний | 7,6-8,1 | 13,0-13,6 | 7,8-9,1 | 5 |
| Длинный | более 8,1 | более 13,6 | более 9,1 | 7 |



3-й тергит неплодной шмелиной матки: ширина – 10,2 мм, длина – 5,4 мм



3-й тергит шмелиного трутня: ширина – 9,2 мм, длина – 3,2 мм

Рис. 13. Измерение длины и ширины 3-го тергита

Степень выраженности ширины третьего тергита соответствует следующим средним значениям, мм:

| Критерии | Шмелиные особи | | | Индекс |
|----------|----------------|------------|-----------------|--------|
| | рабочая особь | матка | трутневая особь | |
| Короткий | менее 6,0 | менее 9,5 | менее 8,5 | 3 |
| Средний | 6,0-6,7 | 9,5-11,4 | 8,5-9,3 | 5 |
| Длинный | более 6,7 | более 11,4 | более 9,3 | 7 |

Ротовой аппарат шмеля относится к грызуще-сосущо-лизущему типу. В состав ротового аппарата входят верхняя и нижняя губа, парные верхние и нижние челюсти. Нижние челюсти совместно с нижней губой образуют вытянутый хоботок, которым шмель засасывает жидкую пищу. Верхняя губа - это подвижная пластинка, прикрывающая вход в ротовую полость. Она свободно свисает с нижнего края лицевого щитка.

Под верхней губой и ротовым отверстием шмеля располагается мягкий выступ — эпифаринкс. Во время того, когда части хоботка складываются в трубку, между основными члениками нижних челюстей образуется щель. Ее и прикрывает сверху эпифаринкс. К эпифаринксу подходят мышцы от клипеуса, играющие определенную роль в процессе потребления пищи.

Внутренняя стенка для клипеуса и верхней губы, спереди образует стенку расширенной полости - цибариума. Эта полость расположена сразу же за ротовым отверстием. Между клипеусом и передней стенкой цибариума проходят короткие мышцы, сокращение которых приводит к увеличению полости цибариума.

Верхние челюсти (мандибулы), называемые также жвалами, укороченные, твердые, нерасчлененные хитиновые образования, суженные в середине, вогнутые к внутренней стороне, они прикреплены по бокам верхней губы и поддерживают хоботок в свернутом и развернутом состоянии. Мандибулы своим основанием соединяются к голове таким образом, что могут перемешаться в поперечном направлении. К наружной стороне мандибулы прикреплена мышца, сокращение которой отводит её в сторону. Вторая, мощная приводящая мышца прикреплена к внутренней стороне мандибулы. Попеременное сокращение этих мышц сводит и разводит мандибулы в стороны, внутри мандибулы размещена верхнечелюстная железа, выводной проток которой выходит наружу. Нижняя челюсть (максилла) парная, состоит она из основного членика (кардо), или подвеска, стволика (стипеса) и наружной сабле-видной лопасти, или галеа. Подвесок подвижно соединен посредством мышелка со впадиной на краю головной капсулы. Стволик причленен к переднему концу подвеска, а на конце стволика снаружи находится rudimentary максиллярный щупик. В вытянутом положении галеа правой и левой нижних челюстей складываются вместе соединяясь. Передние части плотно накладываются одна на другую, образуя переднюю и боковые стороны канала хоботка. К стволику прикреплены грудные мышцы, во время сокращения которых хоботок выдвигается вперед, в

рабочее положение, во время всасывания пищи. За счет перемещения жевательных лопастей образуется канал во время засасывания нектара хоботком.

Нижняя губа устроена сложнее. В нижней губе различают подбородок и под подбородок. Вниз от подбородка отходит сильно вытянутый язычок, оканчивающийся слегка расширенной ложечкой. По бокам от основания язычка к подбородку прикрепляются два приязычника (параглоссы) и два щупика. Нижние челюсти и нижняя губа объединяются при помощи изогнутой пластинки - уздечки и хитиновой мембраны, натянутой между подвесками.

Раздвинув нижние челюсти в стороны можно рассмотреть нижнюю губу – особенно характерную часть ротового аппарата шмеля.

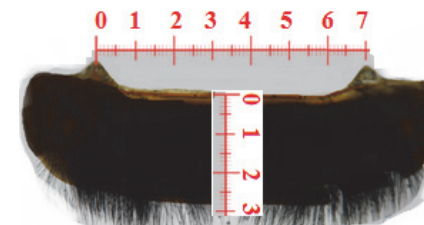
Нижняя губа (labium) причленяется к головной коробке при помощи весьма маленького членика подбородка или основания подбородка (submentum). К этому членику примыкает сильно утолщенный и вытянутый подбородок (mentum). На вершине по бокам размещены нижнегубные щупики (palpi labiales) первый их членик большой, более плоский, второй меньший, имеет форму вытянутого треугольника, на его конце два маленьких членика. На вершине к средней, непарной части подбородка причленяется язычок, состоящий из двух внутренних лопастей и густо покрытый волосками, по бокам язычка можно рассмотреть придаточные язычки (paraglossae). Рассмотрев перечисленные части нужно найти их границы.

Ротовой аппарат шмеля приспособлен для принятия жидкой пищи – нектара цветков - капиллярным движением (притяжением). Щупики шмеля утратили функцию органов чувств и входят в составную часть хоботка - органа приема пищи. Во время приема пищи шмелем щупики образуют заднюю и частично боковые стенки большой трубки хоботка. При этом параглоссы охватывают основание язычка с обеих сторон в виде коротких полукруглых пластинок, способных отгибаться и плотно прижимать язычок. В прижатом положении они обеспечивают проход секрета слюнных желез в канал язычка, а в раздвинутом состоянии открывают прямой проход пищи, через трубку в рот. Язычок состоит из чередующихся колец мягкой эластичной и плотной кутикулы. Кольца плотной кутикулы несут на себе волоски, обращенные к концу язычка, Такое строение придает язычку гибкость и прочность. Вследствие этого ротовой аппарат приспособлен в целом к питанию жидкой пищей, когда к пищевому скоплению насекомое не в состоянии приблизиться настоль-

| Критерии | Шмелиные особи | | | Индекс |
|----------|----------------|------------|-----------------|--------|
| | рабочая особь | матка | трутневая особь | |
| Короткий | менее 8,6 | менее 9,8 | менее 8,2 | 3 |
| Средний | 8,8-10,0 | 9,9-12,3 | 8,3-11,4 | 5 |
| Длинный | более 10,1 | более 12,4 | более 11,5 | 7 |

К 2. 11. 17. Рабочая особь, неплодная матка, шмелиный трутень: длина и ширина третьего тергита.

Длину тергита измеряют по оси тела шмеля, поэтому она оказывается меньше ширины. При этом ширину тергита удобно определять не абсолютную, а условную, как расстояние между выступами тергита (рис. 13). Размеры третьего тергита хорошо коррелируют с общими размерами и массой тела шмелей и могут служить надежными критериями для определения породной принадлежности и их качества.



3 тергит рабочей шмелиной особи: ширина –7,0 мм, длина –2,8 мм

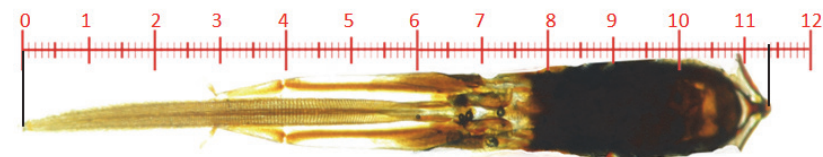
рованных шмелиных особей препарируют в соответствии с методикой В.В. Алпатова и определяют величину мерных признаков экстерьера с помощью микроскопа МБС-9 в единицах окуляра микротра, которые потом переводят в миллиметры.

К 1. 10. 16. Рабочая особь, неплодная матка, шмелиный трутень: длина хоботка

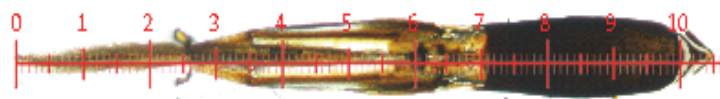
Измеряют хоботок у всех шмелиных особей, учитывая расстояние между кончиком языка и основанием подбородка с точностью до 0,1мм (рис. 12).



Длина хоботка рабочей шмелиной особи – 9,5 мм



Длина хоботка шмелиной матки – 11,4 мм



Длина хоботка шмелиного трутня – 10,5 мм

Рис. 12. Измерение длины хоботка шмелиных особей

Степень выраженности длины хоботка соответствует следующим средним значениям, мм:

ко, что бы пустить в ход пищевую трубку, образованную максиллами и нижнегубными щупиками, например, нектар в длинном узком нектарнике, тогда пища как бы насасывается с помощью язычка, подъем жидкости к ротовому отверстию осуществляется активными сосательными движениями глотки и ротовых частей.

Хоботки шмелей значительно длиннее хоботков медоносных пчел, что дает им преимущества при добывании нектара и опылении.

Грудной отдел шмеля имеет сложное строение по сравнению с примитивными насекомыми. В состав грудного отдела входят четыре сегмента: три – грудные, а четвертый, срстается по всей площади с задним грудным сегментом. Первый сегмент груди называется переднегрудь, второй среднегрудь, третий заднегрудь, четвертый проподоум.

Тергит переднегруды представляет собой узкую подковообразную пластинку. Тергит сросся с грудной капсулой, а плейриты и стернит, имеющий форму треугольной пластинки с углом, обращенным вперед, соединяются с головой, образуя подобие шеи. Среднегрудь пчелы составляет основную часть груди. Тергит среднегруды делится на скутум и скутеллюм. Плейриты соединены со стернитом. Посредине стернита имеется стернальный гребень. По бокам скутума отходят два передних отростка, а по бокам скутеллюма — задние крыловые отростки, служащие для причленения двух пар крыльев. Заднегрудь представлена узким кольцом.

Тергит не имеет подразделений, а плейриты кривой бороздкой делятся на две части. Проподоум состоит из широкого, сильно выпуклого тергита и стернита, представленного узкой полоской. Переход первого членика брюшка в состав груди обусловлен необходимостью увеличения объема отдела, служащего вместилищем для развитой мускулатуры, обеспечивающей полет шмеля. Развитие мощных мышц в грудном отделе одновременно повело за собой и усложненность внутреннего скелета. Внутренний скелет представлен различными хитиновыми перегородками и выростами, вдающимися в полость тела.

К внутреннему скелету прикрепляются мышцы, обеспечивающие полет. Грудь одновременно является локомоторным органом, на ней находятся органы передвижения - две пары крыльев и три пары ножек.

Брюшной отдел шмеля состоит из соединенных между собой сегментов брюшных колец. При этом тергиты (дорсальные полукольца) сильно увеличены и прикрывают своими концами края стернитов (вентральные полукольца). Концы тергитов и стернитов соединены между

собой тонкой хитиновой перепонкой — плейральной мембраной. Каждое брюшное кольцо соединяется со следующим - соседним, также хитиновыми перепонками. При этом предыдущее кольцо как бы прикрывает последующее кольцо. Такой способ соединения колец между собой тергитов со стернитами обуславливает возможность расширения брюшка в продольном и поперечном направлениях. Способность брюшка к увеличению объема имеет огромное биологическое значение: в брюшке рабочих особей в основном сосредоточены органы пищеварения, а у матки и трутня - органы размножения. Жало шмеля лишено зазубринок и нечасто остается в тканях органов тела жертвы, чем оно и отличается от жала пчелы.

Органы размножения. Размножение осуществляется обоеполым путем. В таком способе размножения выделяется три этапа:
 1) осеменение, то есть перенос спермы от самца к самке;
 2) оплодотворение, или слияние ядер яйцеклетки и спермия;
 3) откладка яиц.

Половые органы куколки трутня состоят из семенника, семяпровода, семенного пузырька, придаточной железы, семяизвергательного канала, луковицы, перистого придатка, шейки пениса, рожки, брюшной пластинки, боковых покровных пластинок, спинных пластинок, анальной пластинки, спиральной полоски и полового отверстия.

Половые органы половозрелого трутня состоят из копулятивного аппарата, семяизвергательного канала, луковицы, семенника, семяпровода, придаточной железы, задней кишки, рожек и основания пениса, спиральной полоски, перистого придатка, малой покровной пластинки, боковой покровной пластинки, последнего тергита брюшка, последнего стернита брюшка, семянного пузырька.

Половые органы матки шмеля состоят из относительно маленького резервуара для хранения спермы – семяприемника и ее железы, парных яйцеводов, которые представлены как 2 довольно вытянутые структуры, с яичниками, длинным семенным каналом и яйцевыми трубочками. Морфология сперматозоидов не показывает значительных морфологических различий между рабочими особями и матками. Канал спермы шмелиных маток довольно длинный. У рабочих особей его протяженность от 600 до 700 мкм, у королевы (самки основательницы гнезда) от 900 мкм до 1,0 мм, с диаметром 30 - 50 мкм и 60 - 100 мкм, соответственно. Длина сперматозоидного протока рабочей самки шмеля почти в десять раз больше, чем у самки медоносных пчел. Половые органы



Рис. 8. Определение массы шмелиных рабочих особей



Рис. 9. Определение массы неплодных маток



Рис. 10. Определение массы плодных маток



Рис. 11. Визуальная оценка окраски тела и развитости экстерьера шмелей

После взвешивания проводят качественную оценку окраски тела шмелиных особей, документируя фотографиями (рис. 11), затем консервируют в 70%-м растворе этилового спирта. Предварительно, завернув в марлевый узелок каждую пробу в отдельности, вложив в него бумажку с номером этой семьи, который нанесен простым карандашом, консервированные пробы хранят в стеклянных банках с притертыми пробками. В подходящее время консерви-



Рис. 5. Шмелиные особи в гнезде с плодной самкой.



Рис. 6. Шмелиные особи в процессе наркотизации сернистым эфиром



Рис. 7. Распрямление («выброс») хоботка после эфирной наркотизации

рабочей самки шмеля состоят из яичника, парных яйцеводов, рудимента семяприемника и яйцевых трубочек. Рабочие шмели не способны к откладке яиц.

Органы передвижения. У шмеля три пары ножек, которые состоят из тазика, вертлуга, бедра, голени, лапки и коготкового членика.

Несмотря на то, что все три пары ножек устроены в основном одинаково, в деталях они отличаются незначительно, в соответствии с выполняемыми функциями. Так, передние – чистят усики, средние - двигаются только в заднем направлении и вперед. Поэтому они используются, в основном, для складывания пыльцы.

Задние ножки – подвижны, и устроены особым образом, которые позволяет шмелю переносить большое количество пыльцы. Шмель имеет большое и густое опушение, на которое цепляется пыльца. С помощью ножек шмель счищает со своего покрова осевшую пыльцу при работе на цветках растений. Следовательно, ножки служат для различных целей: передвижения, опоры тела, сбора и приноса пыльцы, чистки усиков.

У каждой шмелиной особи имеется по две пары крыльев. Крылья представляют собой складки наружного покрова на границе спинок и бочков средне- и заднегруди. В тех случаях, когда крылья могут складываться на брюшко, весьма часто из двух пар крыльев передняя пара бывает сильнее хитинизированной, кожистой в отличие от задней пары, которая сохраняет перепончатость. При этом кожистые крылья, служат защитой задним - перепончатым, получают наименование надкрыльев. Чтобы уместиться под более узким надкрыльем, задняя часть перепончатого крыла ложится в продольные складки. Крылья обладают системой продольных и поперечных утолщений, которые называются жилками. В жилках проходят каналы, в которых располагаются нервы и трахейные капилляры. Они сообщаются с полостью тела. Жилкование крыла может быть сведено к определенной схеме. Жилки ветвятся, причем ветвление жилок дихотомическое.

Каждая жилка в зависимости от её расположения на крыле имеет определенное название. Например, на крыльях пчел и шмелей от основания отходят четыре продольных жилки: костальная, субкостальная, медиальная, анальная. Костальная жилка, образующая утолщенный передний край крыла, отходит от плечевой пластинки, не ветвится. Субкостальная жилка идет рядом с костальной, на середине крыла сливается с ней. Она также не ветвится. Медиальная, или срединная,

жилка, короткая, разделяется на две ветви — базальную, соединяющуюся с субкостальной, и дискоидальную. Кубитальная жилка отходит от середины жилки и тянется вдоль крыла почти до его конца. Радиальная жилка связана с кубитальной тремя межкубитальными жилками. Анальная жилка сначала идет параллельно медиальной, затем расходится с ней. Между ними находится короткая невральная жилка.

Жилки образуют на крыле замкнутые ячейки, которые, также как и жилки, имеют названия: радиальная, кубитальная, дискоидальная. Их названия определяются по прилегающим продольным жилкам. При установлении породы медоносных пчел хорошо характеризует их породную принадлежность кубитальный индекс, который определяется по формуле $a/b \cdot 100\%$, т. е. отношением длины одной жилки (а) третьей кубитальной ячейки к другой (б). Этот признак практически не подвергается сезонным изменениям, слабо коррелирует с остальными экстерьерными признаками. Заднее крыло имеет сходное строение, но значительно меньше переднего.

В отличие от рабочих особей у самцов - трутней, в ряде случаев, обнаруживается аномалия — множество зацепок. У особей, несущих признак множественных зацепок, наблюдается увеличение общего числа зацепок (27—36), причем число аномальных зацепок на крыле колеблется от 1 до 16. Наблюдаются также породные различия в количестве зацепок.

Сочленение крыла с хитинизированным покровом тела представляет собой сложный механизм, который обеспечивает крылу быстроту взмаха и определенные повороты крыла при взмахе. Кроме того, сочленение обеспечивает складывание крыла. Крыло прикреплено к мембране между спинкой и плейритами груди. Место прикрепления крыльев к мембране подвижно. Роль точки опоры для крыла играет столбик - вырост плейрита. Снаружи от столбика лежит длинное плечо, а от места прикрепления к мембране сегмента до столбика — короткое плечо. Смещение спинки ведет к поднятию крыла. Качание крыла обеспечивается благодаря тому, что концы жилок не доходят до края крыла. Существенную роль в работе крыльев играет серия сочлененных пластинок, несколько аксиллярных и промежуточная. Эти пластинки укрепляют основание крыла, обеспечивают его сгибание по наружным линиям и передачу движения к концам жилок.

| | | | | |
|-----|---|----|--|-----------------------|
| 16= | Шмелиный трутень: длина хоботка | | короткий средний длинный | 3 5 7 |
| 17= | Шмелиный трутень: ширина третьего тергита | | узкий средний широкий | 3 5 7 |
| 18= | Шмелиный трутень: окраска тела (перевязи) | ВО | Желтая Серая Темно серая Коричневая Черная | 1 2 3 4 5 |
| 19= | Шмелиный трутень: масса тела | | малая средняя большая | 3 5 7 |
| 20= | Шмелиный трутень: количество зацепов | | малое среднее большое | 3 5 7 |

9.5 Методы и объяснения

Рабочих особей, маток, шмелиных трутней, выходящих из ячеек, взятых отдельно от каждой шмелиной семьи (рис.1) для визуального обследования и оценки биоморфологических (экстерьерных) признаков, наркотизируют парами серного эфира или хлороформа (рис.5 и 6,7) и взвешивают на торсионных весах (рис. 8-10). Наркотизация парами серного эфира или хлороформа позволяет полноценно измерить длину хоботка шмелей, так как в процессе этого они «выбрасывают» (распрямяют) хоботок.

| | | | | |
|-----|--|----|--|-----------------------|
| 6= | Рабочая особь: длина переднего крыла | | короткое среднее длинное | 3 5 7 |
| 7= | Рабочая особь: количество заце- пов | | малое среднее большое | 3 5 7 |
| 8= | Рабочая особь: окраска тела (перевязи) | ВО | желтая серая темно-серая коричневая черная | 1 2 3 4 5 |
| 9= | Рабочая особь: масса тела | | малая средняя большая | 3 5 7 |
| 10= | Неплодная матка: длина хоботка | | короткий средний длинный | 3 5 7 |
| 11= | Неплодная матка: ширина третьего терги- та и третьего стернита | | узкий средний широкий | 3 5 7 |
| 12= | Неплодная матка: окраска тела | ВО | желтая серая темно серая коричневая черная | 1 2 3 4 5 |
| 13= | Неплодная матка: масса тела | | малая средняя большая | 3 5 7 |
| 14= | Неплодная матка: количество яйце- вых трубочек | | мало среднее количество много | 3 5 7 |
| 15= | Плодная мат- ка: яйценос- кость | | низкая средняя высокая | 3 5 7 |

Крыльев у шмеля 2 пары и являются они придатками средней заднегруди. Крылья развиваются полностью только при переходе шмеля из стадии куколки во взрослое состояние. Жилки крыльев являются механической опорой крыла, они помогают преодолевать сопротивление воздуха при полете. Разделяют продольные жилки и поперечные, которые соединяют их друг с другом. Рисунок продольных и поперечных жилок называется жилкованием.

Жало шмеля (рисунок 4) пустотелое, как игла в шприце. Через него во время укуса насекомое впускает микроскопическую порцию яда, вызывающего боль, зуд и раздражение.

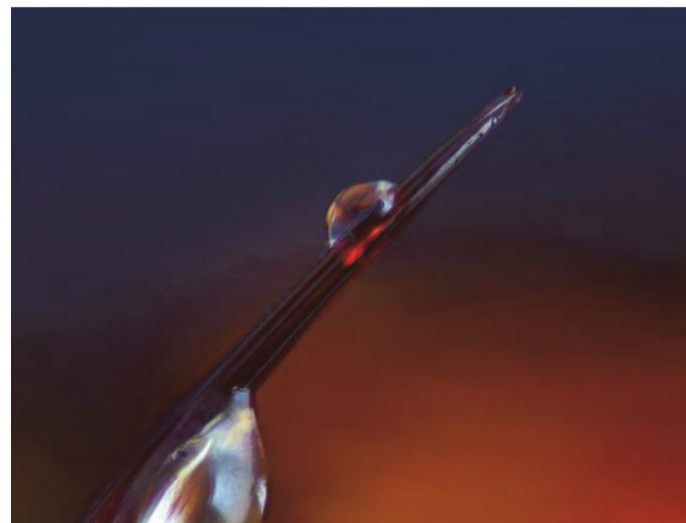


Рис. 4. Жало шмеля

Шмелиный яд является белковой смесью, из-за чего у многих людей при жалении насекомого вызывается аллергическая реакция. В яде шмеля присутствует серотонин, снижающий кровяное давление, в результате чего может произойти анафилактический шок. Однако это явление строго индивидуальное. В основном люди переживают ужаление насекомого без проблем.

Если шмель ужалил впервые, то аллергической реакции, скорее всего, не будет, ведь в организме нет антител к данному яду. Зачастую они появляются при последующих ужалениях. Обычно аллергическая

реакция дает о себе знать в первые полчаса с момента ужаления и сопровождается зудом, покраснением и отеком всего тела, может появиться сыпь, тошнота или диарея, признаки удушья.

Позже, к вышеперечисленным симптомам, могут добавиться повышенная температура, судороги, озноб, боли в суставах, обморочное состояние. При таких симптомах требуется немедленная госпитализация, иначе последствия могут быть непредсказуемыми. Большую опасность представляют одновременные ужаления большого количества насекомых. Вследствие этого может развиваться токсическая реакция, провоцирующая осложнения в работе сердца и центральной нервной системы. Несмотря на то, что шмели составляют около половины всех пчелиных средневропейской зоны, химический состав их яда изучен недостаточно. В яде-сырце рабочих шмелей содержатся фосфолипазы А и В, гистамин, ацетилхолин, серотонин. Внутривенное введение яда в дозе 100 мкг/кг вызывает у экспериментальных животных гипотензивную реакцию, которая блокируется атропином и димедролом. В более высоких дозах (500 мкг/кг) яд вызывает нарушение в деятельности сердца. Кардиотропное действие яда проявляется и на изолированном сердце, в достаточно низких концентрациях 10—8 - 10—7 г/мл.

3.2 Выделение воска и образование гнезда

Восковые железы у шмелиных самок достигают максимального развития во время закладки (основания) гнезда. В естественной среде начальным строительным материалом гнезда служат мох, сухие листья и стебли трав, древесная труха, волосы животных или пух птиц. Увлажненные строительные материалы склеиваются после высыхания под воздействием тепла, выделяемого самкой и укрепляются с помощью воска. Химический состав воска шмелей отличается от воска медоносных пчел отсутствием бифункциональных гидрокислот. Воск шмелей на 37% состоит из углеводов, 29% приходится на простые моноэфиры, с богатыми атомами углерода и 34% приходится на долю смеси из смол, сложных эфиров и спиртов. В отличие от медоносных пчел, в гнездовых постройках шмели используют не чистый воск, а его смесь с пылью. При этом строительный воск секретировается железами в брюшной полости матки и выделяется между хитиновыми пластинами брюшка. Визуально он схож с перхотью. Он соскабливается ногами и формируется в горшочек. Воск используется для изготовления медовых горшков, как покрытие для яиц, как подкладка

чайной выборки, если в разделе «Объяснения и методы» не указано иное.

9.4 Признаки и обозначения

Признаки, отмеченные знаком (*), должны быть обязательно включены в описание селекционного достижения, за исключением случаев, когда степень выраженности предыдущего признака указывает на его отсутствие.

Признаки, отмеченные знаком (+), сопровождаются в методике объяснениями и рисунком.

Сокращения в таблице: ВО - визуальная оценка, И - методика измерений.

Порода признается однородной и стабильной в том случае, если количество нетипичных животных по качественным признакам составляет не более 5% от исследуемого поголовья, а по количественным признакам коэффициент вариации оцениваемой породы не превышает коэффициент вариации сравниваемой общеизвестной породы в 1,6 раза.

Таблица 3

Таблица признаков

| № п. п. | Признак | Порядок учета | Степень выраженности | Индекс |
|---------|--|---------------|----------------------|--------|
| 1= | Рабочая особь: длина хоботка | | короткий | 3 |
| | | | средний | 5 |
| | | | длинный | 7 |
| 2= | Рабочая особь: ширина третьего тергита | | узкий | 3 |
| | | | средний | 5 |
| | | | широкий | 7 |
| 3= | Рабочая особь: кубитальный индекс | | низкий | 3 |
| | | | средний | 5 |
| | | | высокий | 7 |
| 4= | Рабочая особь: тарзальный индекс | | низкий | 3 |
| | | | средний | 5 |
| | | | высокий | 7 |
| 5= | Рабочая особь: длина первого членика задней лапки | | короткий | 3 |
| | | | средний | 5 |
| | | | длинный | 7 |

В зоне умеренного климата матке земляного шмеля нужно весной около 600 мг глюкозы ежедневно. Чтобы получить такое количество, она должна посетить на протяжении дня до 6000 цветков.

Шмелиные ульи необходимо размещать равномерно по всей площади, не более 3 штук в одном месте, при этом их летки должны смотреть в разные стороны, но не прямо на культуру. Ульи лучше ставить на возвышение, без наклона (горизонтально), защитив их от прямых солнечных лучей и конденсата (дождевой влаги). Важно уберечь ульи от муравьев, которых может привлечь сахарная вода. Сахарная вода находится в ульях и необходима для развития шмелиной семьи. Шмели наиболее активно работают при температуре воздуха 10-28 °С. При более высокой температуре активность шмелей снижается, а при 32 °С они занимают снижением температуры улья.

9.2. Общие рекомендации при бонитировке земляного шмеля

Одновременно следует руководствоваться документами RTG/01/3 «Общее введение по испытанию на отличимость, однородность и стабильность и составлению описаний» от 22.07.2002 г. №12-06/52 и RTA/01/1. «Особенности испытания пород животных на отличимость, однородность и стабильность» от 20.12.1995 г. № 12-06/26 (Официальные бюллетени Госсортокмиссии № 3, 1996 г., № 6, 2002 г.)

9.3 Проведение испытаний

Испытания проводит заявитель. По решению ФГБУ «Госсортокмиссия» испытания могут быть проведены уполномоченными организациями.

Учет проводят по испытываемой и общеизвестной похожей породам (по испытываемому типу, кроссу, линии и исходной породе) в соответствии с «Таблицей признаков», руководствуясь правилами, указанными в разделе «Объяснения и методы». При необходимости испытываемая и похожая породы могут быть оценены по дополнительным признакам.

Учет признаков проводят не менее чем от 10 рабочих шмелей по 10 шмелей от одной шмелиной матки, 10 одновозрастных неплодных маток, 20 шмелиных трутней, полученных за один цикл воспроизводства и 10 плодных маток и отобранных методом слу-

внутри некоторых используемых коконов, чтобы они держали нектар или мед, а иногда даже используют воск для защиты гнезда.

Если воск секретировается маткой (королевой), когда она начинает обустривать гнездо, тогда как рабочие шмели - на второй день взрослой жизни. Секреция воска у них снижаются через неделю, именно в это время большинство рабочих шмелей проводят основную часть своего времени в гнезде, выполняя внутригнездовые функции. Лишь позже они покидают гнездо для работы по добыче пыльцы.

Контрольные вопросы

1. Из каких отделов состоит тело шмелиных особей?
2. Перечислите особенности в строении головы шмелиной самки-основательницы гнезда, самцов-трутней и у шмелей рабочих особей?
3. Расскажите об особенностях строения органов пищеварения у шмелей?
4. Расскажите об особенностях строения органов дыхания и кровообращения у шмелей?
5. Что собой представляет ротовой аппарат шмелей и к какому типу она относится?
6. Расскажите о строении и функции верхних челюстей шмелей?
7. Как устроена нижняя губа и какие функции она выполняет?
8. Охарактеризуйте особенности в строении грудного отдела шмелей?
9. Как устроены органы передвижения и какие функции они выполняют?
10. Расскажите о строении брюшного отдела шмелей.
11. Как устроен жалоносный аппарат шмелей?
12. Половые органы самок-организующих гнездо и рабочих самок?
13. Половые органы самцов-трутней.
14. Где и при каких условиях происходит спаривание шмелиных самок с трутнями?
15. Как устроены крылья у шмелиных особей?
16. Как происходит выделение воска и образование гнезда?
17. В чем отличие химического состава секретированного воска шмелиными особями от воска, секретированного восковыми железами медоносных пчел?
18. Какова продолжительность жизни самки-основательницы гнезда, шмелиных трутней и рабочих-самок?

ГЛАВА 4. ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ШМЕЛЕЙ В РОССИИ

В России обитает около 100 видов шмелей. Но многие из них весьма редки, поэтому хозяйственного значения не имеют. Видовой состав шмелей существенно меняется как в направлении с запада на восток, так и с севера на юг. К сожалению, точное определение видов шмелей является в настоящее время трудной задачей из-за отсутствия доступных определительных таблиц (для Азиатской части стран СНГ, вообще нет определительных таблиц шмелей, но все же часть видов возможно определить визуально).

Садовый шмель *B. hortorum* L. Наиболее длиннохоботковый вид. Форма тела продолговатая. Крупный. Гнездится подземно в старых норах грызунов, охотно заселяет искусственные подземные гнездовья. Гнездится поздней весной и в начале лета. Распространен в Европе, на Урале, в Сибири, на Дальнем Востоке, в Закавказье. Матки имеют длину тела от 18 до 24 мм, рабочие особи – 11-16 мм, самцы (трутни шмелиные) – 13-15 мм. Грудка насекомого желтая с черной полосой между основанием крыльев. Брюшко с желтой полосой в дорсальной (верхней) части и белым в вентральной (брюшной) части. Активнейший повсеместный опылитель лугового клевера.

Малый земляной шмель *B. lucorum* L. Один из самых распространенных видов. Тело короткое, плотное, хоботок короткий. Гнездится ранней весной подземно, в норах грызунов; искусственные гнездовья заселяет охотно, образуя нередко очень большие семьи. Шмель-«оператор» (нектар клевера достает через прогрызы в цветке). Встречается повсеместно.

Подземный шмель *B. subterraneus latreillellus* Kirby. Наиболее крупный шмель сельскохозяйственной зоны России (в частности, самка; рабочие шмели — средней величины, которая в течение сезона изменяется мало). Теплолюбивое насекомое. Тело удлиненное, хоботок очень длинный. Самки достигают в длину 19-22 мм, рабочие особи вырастают до 11-18 мм, самцы занимают промежуточное положение, достигая в размере 14-16 мм. Желтый цвет в окраске данного насекомого тусклее, чем у шмелей предыдущих видов, конец брюшка грязно-белый, переход к данному окрасу сопровождается постепенным убыванием темных полос. Гнездится поздно — в начале лета, только подземно, охотно заселяя искусственные гнездовья. Семьи малочисленны. Очень тяготеет к клеверу, работает на нем быстро. Один из основных опылителей клеве-

Геном данного вида (*B. Terrestris*) составляет 0,64 пг (C value), с двойным набором хромосом, общей численностью 36 шт.

Следует выделить, что этот вид шмелей – *B. terrestris* - являются активными естественными опылителями различных культур защищенного и открытого грунта, в особенности огурцов, томатов и баклажанов. Для этих целей их поставляют в специальных шмелевниках-ульях, в каждом из которых содержится от 60 до 80 особей.

Ульи, в которых поставляются шмели, приспособлены к длительному содержанию опылителей и их транспортировке на значительные расстояния. Во время транспортировки нельзя переворачивать ульи. При этом хранить и перевозить шмелиные улья необходимо при температуре 15-20 °С.

Количество ульев со шмелями, необходимых для качественного опыления, зависит от культуры и условий использования, поэтому в каждом отдельном случае подбирается индивидуально. В теплицах на 1 га используют от 4 до 6 ульев каждые 4-6 недели. В садах и ягодниках нужно 6-12 ульев на гектар в месяц. На голубике могут использовать до 15 ульев на гектар.

В сравнении с пчелой, земляной шмель является более активным опылителем. Особенно это заметно в пасмурную погоду и при пониженных температурах. Шмель опыляет растения, когда температура выше 8 °С и при сильном ветре. Шмель лучше ориентируется в теплицах и парниках туннельного типа. Для томатов и некоторых других культур шмель является единственным естественным опылителем. Шмелям, в отличие от пчел, не свойственно улетать далеко от улья всем роем на более привлекательную культуру, то есть они работают именно там, где находятся ульи.

Во время сбора корма земляные шмели не обращают особого внимания на близкое присутствие человека, поэтому они идеально подходят для опыления растений в закрытых помещениях.

Рацион земляного шмеля состоит исключительно из пищи растительного происхождения. Они питаются соком растений, цветочным нектаром и пыльцой. Потребность в белке удовлетворяется за счет пыльцы.

В естественных условиях обитания земляные шмели отдают явное предпочтение горошку мышиному (*Vicia cracca*), яснотке белой (*Lamium album*), луговому клеверу и живучке ползучей (*Ajuga reptans*). Кроме них они кормятся и на других цветущих растениях.

Глава 9. МЕТОДИКА ПРОВЕДЕНИЯ ИСПЫТАНИЙ НА ОТЛИЧИМОСТЬ, ОДНОРОДНОСТЬ И СТАБИЛЬНОСТЬ

ШМЕЛЬ ЗЕМЛЯНОЙ (*Bombus terrestris* L. 1758)

9.1 Особенности в морфологии, распространении, поведении, питании и использовании

Земляной шмель (лат. *Bombus terrestris*) – перепончатокрылое насекомое из семейства Пчелиные (Apidae). Он является самым крупным и распространенным представителем рода *Bombus* на территории Европы.

Морфология и внешний вид. Длина тела матки 19-23 мм (у отдельных самок до 27 мм), рабочих особей 11-17 мм, а трутней – 11-22 мм (в среднем около 15 мм). Размах крыльев маток 38-42 мм, а у остальных особей - 25-30 мм. В зависимости от касты длина хобота колеблется от 8 до 10 мм.

Голова и торакс окрашены в черноватый цвет. При этом верх груди в чёрных волосках, переднеспинка с перевязью из рыжевато-жёлтых волосков. Все тело покрыто мягкими желтоватыми волосками. На абдомене хорошо заметны две поперечные желтые полосы. Кончик брюшка белый. Тергиты брюшка с четырьмя перевязями: 1-й, 3-й и часть 4-го тергита в чёрных волосках, 2-й тергит — в рыжевато-жёлтых, 5-й и часть 4-го тергита в белых или светло-жёлтых волосках.

У трутней земляного шмеля в грудном отделе - на тораксе имеется бледная поперечная полоска.

Bombus terrestris распространена в Европе (кроме северо-восточных районов), Передней и Средней Азии, Кавказе, юге Урала и Западной Сибири, северо-западе Африки. Интродуцирован также в Чили и Аргентину. Земляные шмели широко распространены в средиземноморском регионе. При этом они охотно селятся вблизи человеческих жилищ, где есть сады, огороды и фермерские поля.

В дикой природе насекомые чаще всего встречаются на лугах и по обочинам дорог. В горной местности наблюдаются на высотах до 1500 м над уровнем моря.

ра во многих странах мира (От Великобритании и Испании до Урала и Кавказа, в Азии, в Закавказье, горах Южной Сибири, Восточного Казахстана и Монголии).

Степной шмель *B. fragrans*. Среди шмелей это очень крупное насекомое: длина тела самок составляет 32-35 мм, самцов – 21 мм. Морфологической особенностью является то, что щеки данного насекомого почти квадратные. Тело имеет короткое и равномерное опушение. Цвет шмеля бледновато-серовато-желтый с черной привязью между крыльями. Ареал обитания - Восточная Европа: распространены в Восточной Австрии, Словакии, Венгрии, Украине; в Азии: на востоке Турции, в Северном Иране, Закавказье, Казахстане, предгорьях и межгорных долинах Тянь-Шаня, на севере Монголии. В России степные шмели обитают в лесостепях и степях европейской части и Западной Сибири, в степях Алтая, в Красноярском крае. Степной шмель живет в равнинных, предгорных и горных степях, на лугах лесостепной зоны. Гнезда устраивает в норах грызунов в земле. Шмель степной занесен в Красные книги России и Украины.

Степные шмели *B. sichelii* Rad. и *B. serricquama* F. Mor. Тело короткое. Хоботок средней длины. У второго вида крылья несколько темнее. Гнездятся главным образом подземно, в конце весны, охотно заселяя искусственные гнездовья. Численность семей очень варьирует. В Омской области нередки многочисленные смены самок. На клевер летят несколько менее охотно, чем ранее описанные виды.

Лесной шмель *B. silvarum* L. Тело короткое. Мелкий вид, окрашен тусклее предыдущих, общий тон скорее сероватый, чем желтоватый. Это теплолюбивый вид, который обитает в суходольных и пойменных лугах лесостепей. Гнездится подземно и наземно. Гнезда строит из сухой травы и мха, преимущественно на поверхности земли или использует норы грызунов, на прогреваемых солнцем склонах. Искусственные гнездовья заселяет не очень охотно, но семьи иногда бывают весьма многочисленными. Гнездование — май — начало июня. Охотно и чрезвычайно быстро работает на клевере. Самки некоторых шмелей-кукушек по окраске сходны со степными шмелями. Лесные шмели хорошо опыляют овощные и плодово-ягодные культуры, клевер, люцерну.

Шмель-чесальщик *B. distinguendus* F. Mor. Длиннохоботный, типичен для лугового клевера, продолговатый, крупный. Мелких рабочих шмелей у этого вида не бывает. Гнездится подземно, очень охотно за-

селяя искусственные гнездовья. Гнездование — июнь — начало июля. Семьи не очень многочисленны. Один из основных опылителей клевера в Новосибирской области. Работает на клевере в основном к вечеру.

Шмель пятноспинный *B. maculidorsis* Skor. Напоминает шмелей предыдущего вида, но несколько мельче. Между крыльями не перевязь, а пятно. Характер гнездования — как у шмелей предыдущего вида. Искусственные гнездовья заселяет менее охотно. На клевере работает хорошо.

Шмель каменный *B. lapidarius* L. Хоботок средней длины. Крупный вид. Густо-черный, с четко-красным концом брюшка. Гнездится в основном подземно, охотно заселяя искусственные гнезда и образуя нередко очень большие семьи. Гнездится с ранней весны. Один из наиболее активных опылителей клевера на Украине и в Европейской части России.

Шмель *B. rotundus* Pz. Окраска менее яркая и четкая, иногда варьирует. Хоботок длинный, тело продолговатое. Семьи невелики. Гнездится подземно, в конце весны. Активно опыляет луговой клевер.

Малый каменный шмель *B. derhamellus* Kirby. Длиннохоботный вид. Окраска варьирует вплоть до светлых перевязей на спинке, задняя - оранжевая. Гнездится в начале весны на поверхности земли, устраивая кочкообразные гнезда. Заселяет надземные и подземные искусственные шмелевики, но с коротким ходом сообщения. Охотно работает на опылении клевера.

Конский шмель *B. equestris* F. Длиннохоботный шмель. Тело продолговатое, размер самок средний. Основная окраска у молодых особей — серая с зеленоватым оттенком, на брюшке несколько темных колец. Гнездится в конце весны и летом как подземно, так и надземно, устраивает гнезда даже на чердаках зданий и охотно заселяет разнообразные искусственные шмелевники. Часто является продолжателем шмелиных семей других видов. Численность семей очень варьирует. На клевере работает охотно и очень быстро, встречается почти повсеместно, особенно в зоне клеверосеяния.

Полевой шмель *B. agrorum* F. Некрупный, с коротким овальным телом и длинным хоботком. Окраска очень варьирует от темно-золотисто-коричневой до желтой, темная перевязь по брюшку может быть и широкой и очень узкой. Гнездится с ранней весны наземно (или в старых постройках). Численность семей небольшая или средняя. Селится в надземных, реже в подземных ульях. Повсеместный активный опы-

Шмели более или менее активно посещают цветки при температуре 15-28,5°C и относительной влажности воздуха 64-87%. Оптимальная для фуражировки шмелей температура 24-25°C при относительной влажности воздуха 40-65%. Фуражировочная активность снижается, если температура превышает 29°C. При температуре выше 32°C прекращаются полеты и кормление личинок, а рабочие особи занимаются в основном вентилированием гнезда. Взрослые шмели перестают двигаться при температуре около 40°C и погибают при температуре около 44°C (табл.1). Губительно для шмелей сочетание высокой температуры и влажности.

Насекомые-опылители и ряд видов насекомых, которые используют для биологической борьбы с фитофагами, чувствительны к спектру света. Глаза шмеля содержат 3 типа фоторецепторов: зеленые - с максимумом чувствительности в области 530-540 нм, синие - 430-440 нм и ультрафиолетовые - с максимум чувствительности 340-355 нм. В красной области с длиной волны больше 585 нм чувствительность фоторецепторов почти нулевая. При недостатке в освещении УФ-составляющей с длиной волны 300-400 нм шмели избегают вылета из гнезда, а вылетевшие не могут вернуться.

Шмели чувствительны к концентрации углекислого газа. На фуражировочную деятельность и развитие семей шмелей отрицательно воздействует концентрация углекислого газа 0,1%. При 0,5% начинают погибать отдельные личинки. По другим данным, в естественных гнездах шмелей концентрация CO₂ достигает 1,5%, а увеличение числа вентилирующих гнездо рабочих особей наблюдается при концентрации CO₂ от 1,6 до 3%.

Контрольные вопросы

1. От каких параметров внешней среды зависит фуражировочная активность шмелей?
2. Какова температура тела летящего шмеля?
3. При какой температуре происходит развитие расплода?
4. При каких температурных диапазонах и относительной влажности окружающей среды шмели активно посещают цветки?
5. Какие три типа фоторецепторов имеют глаза шмелей?
6. Какова чувствительность шмелей к концентрации углекислого газа?

ГЛАВА 8. ФУРАЖИРОВОЧНАЯ АКТИВНОСТЬ ШМЕЛЕЙ

Фуражировочная активность шмелей в меньшей степени, чем у других видов насекомых-опылителей зависит от освещенности и температуры. Шмели начинают фуражировать ещё до восхода солнца и летают весь световой день. В наиболее жаркие часы активность сокращается.

В оптимальных условиях при нормальной фуражировочной активности в течение часа шмели одной колонии совершают около 10-20 полетов. Фуражировочная деятельность шмелей продолжается в течение всего светового дня. Лёт начинается при освещенности 2-7 люкс и не останавливается даже при сплошной облачности.

Шмели способны поддерживать оптимальный микроклимат гнезда в широком диапазоне внешних температур. Если возникает потребность в обогреве, рабочие особи увеличивают теплоотдачу и изменяют архитектуру гнездовых построек. Охлаждение происходит в основном за счёт вентиляции и рассредоточения взрослых особей от ячеек с расплодом, поэтому желательнее, чтобы температура воздуха вокруг гнезда не превышала 27-29°C (табл.1), а максимальная относительная влажность воздуха находится в пределах 55-65%. Если температура воздуха превышает 30°C, возможны нарушения в развитии расплода. В небольшой степени охлаждение может осуществляться за счёт испарения воды, содержащейся в нектаре, который шмели наносят на поверхность гнездового купола.

Микроклимат в гнезде поддерживается за счет теплопродукции взрослых особей и расплода. Личинки и куколки шмелей более чувствительны к экстремальным температурам, чем взрослые особи. В ульях, подвергавшихся воздействию неблагоприятных температур, сохраняются только взрослые шмели и недавно отложенные ими яйца.

Таблица 2

Воздействие температуры на взрослых шмелей и расплод

| Показатель | Температура |
|---|--------------------|
| Гибель взрослых особей | 40-44°C |
| Температура тела летящего шмеля | 37-40°C (оптимум) |
| | 30°C (минимум) |
| Развитие расплода - температура в ячейках | 28-33,4°C |
| Фуражировка - температура воздуха | 30-32°C (максимум) |
| | 24-25°C (оптимум) |
| | 2-10°C (минимум) |

литель клевера (в частности, лугового), работающий на нем охотно и быстро.

Городской шмель *B. hypnorum* L. Вид шмелей, обитающий в Евразии: от Западной Европы до Дальнего Востока России, на Сахалине, в Китае, на Тайване. Тело насекомых короткое: самки 10-12 мм, рабочие особи 9-15 мм, самцы 12-16 мм, хоботок средней длины. Шмель городской, имеет рыжую грудку, на брюшке расположена черная перевязь и белый кончик. Гнезда надземные, нередко в постройках, дуплах, скворечниках. Гнездится и в шмелёвниках. Период гнездования растянут. Семьи обычно многочисленны. Клевер посещают только крупные рабочие шмели и самки.

Далее возможные виды для удобства работы представлены в таблице 1.

Таблица 1

Видовой состав шмелей России

| № | Русское название | Латинское название |
|---|----------------------|---|
| 1 | Шмель полевой | <i>Bombus pascuorum</i> (Scopoli, 1763); <i>Bombus agrorum</i> (Fabricius, 1787); <i>Bombus pascuorum</i> ssp. <i>floralis</i> (Gmelin, 1790) |
| 2 | Шмель-отшельник | <i>Bombus anachoreta</i> (Skorikov, 1914) |
| 3 | Шмель глинистый | <i>Bombus argillaceus</i> (Scopoli, 1763) |
| 4 | Шмель армянский | <i>Bombus armeniacus</i> <u>Radoszkowski, 1877</u> |
| 5 | Шмель калифорнийский | <i>Bombus californicus</i> Smith, 1854 |
| 6 | Шмель родственный | <i>Bombus consobrinus</i> Dahlbom, 1832 |
| 7 | Шмель Каллума | <i>Bombus cullumanus</i> (Kirby, 1802) |
| 8 | Шмель Черского | <i>Bombus czerskii</i> Skorikov, 1910 |
| 9 | Шмель-чесальщик | <i>Bombus distinguendus</i> Morawitz, 1869 |

| | | |
|----|---------------------------|--|
| 10 | - | <i>Bombus flavifrons</i> Cresson, 1863 |
| 11 | Шмель степной | <i>Bombus fragrans</i> (Pallas, 1771) |
| 12 | Шмель садовый | <i>Bombus hortorum</i> (Linnaeus, 1761) |
| 13 | - | <i>Bombus humilis</i> Illiger, 1806 |
| 14 | Шмель городской (сонный) | <i>Bombus hypnorum</i> (Linnaeus, 1758) |
| 15 | - | <i>Bombus hypocrita</i> Perez, 1905 |
| 16 | - | <i>Bombus impatiens</i> Cresson, 1863 |
| 17 | Шмель йонеллюс | <i>Bombus jonellus</i> (Kirby, 1802) |
| 18 | Шмель лезус | <i>Bombus laesus</i> Morawitz, 1875 |
| 19 | Шмель каменный | <i>Bombus lapidarius</i> (Linnaeus, 1758) |
| 20 | Шмель дубравный | <i>Bombus lucorum</i> (Linnaeus, 1761) <i>Bombus moderatus</i> Cresson, 1863 |
| 21 | Шмель пятнистоспинный | <i>Bombus maculidorsis</i> (Scorikov, 1922) |
| 22 | Северный белохвостый | <i>Bombus magnus</i> Vogt, 1911 |
| 23 | Шмель тулупчатый | <i>Bombus wurflenii</i> Radoszkowski, 1859; <i>Bombus mastrucatus</i> Gerstaecker, 1869; <i>Bombus wurflenii</i> spp. <i>mastrucatus</i> Gerstaecker, 1869 |
| 24 | Шмель modestus (скромный) | <i>Bombus modestus</i> Eversmann, 1852 |
| 25 | - | <i>Bombus monticola</i> Smith, 1849 |
| 26 | Шмель моховой | <i>Bombus muscorum</i> (Linnaeus, 1758) |
| 27 | Шмель необыкновенный | <i>Bombus paradoxus</i> Dalla Torre, 1882; <i>Bombus confusus</i> ssp. <i>paradoxus</i> Dalla Torre, 1882 |

пидов в организме или De-Novo синтез из единиц ацетата. Первый документ, в котором обсуждается биосинтез маркировки феромонов, основывается на анализе соединений, выделенных из 22 видов шмелей. Авторы предположили, что эти соединения образуются из насыщенных ФАС на действие специфических железистых десатураз.

Большинство экспериментов были выполнены на трех модельных видах: *B. terrestris*, *B. lucorum*, и *B. lapidarius*. В то время как у *B. lucorum* и *B. lapidarius* производятся только алифатические соединения, в их железах, то у *B. terrestris* производятся алифатические продукты и терпеновые продукты: спирты и эфиры. Биосинтез De-Novo компонентов феромона были продемонстрированы экспериментами в пробирке у двух видов, *B. terrestris* и *B. lucorum*. Инкубирования губных желез с ¹⁴C-меченого ацетата привело к образованию, сложных эфиров ТВС (оба вида), и терпеноидов (*B. terrestris*). Большая серия экспериментов с мечением ФАР различных длин цепей, применяемых в естественных условиях или с пищей, произвела алифатические спирта (*B. lapidarius*) и этиловые эфиры жирных кислот (*B. lucorum*) в губной железе, а также меченные триглицериды (TGS) в жировых телах (FBS). Эти результаты подтвердили гипотезу, что липидные предшественники участвуют в биосинтезе феромонов.

TGS хранится в FBS шмелей и имеет видоспецифические составы. Количество и состав TGS претерпевают изменения с возрастом самцов и эти изменения коррелируют с динамикой маркировки продукции феромонов (исследования на *B. terrestris* и *B. lucorum*) [28]. В некоторых случаях, поразительное структурное сходство между TGS ФАС и компонентов маркировки мужских феромонов, поддерживают гипотезу о том, что ФАС может служить в качестве прекурсоров в синтезе феромонов. Такие сходства можно увидеть у *B. pratorum*, *B. lapidarius*, и *B. confusus*.

Контрольные вопросы

1. Дайте определение что такое феромон?
2. Укажите основные функции феромонов?
3. Какой феромон используют шмелиные трутни для маркировки объектов на их маршруте полета?
4. Какой феромон неплодных самок шмелей привлекает самцов к спариванию?
5. Расскажите о химической природе губной железы самцов шмелей?

ГЛАВА 7. ОСОБЕННОСТИ ФЕРОМОННЫХ КОММУНИКАЦИЙ ШМЕЛЕЙ

По определению авторов термина П. Карлсона и М. Люшера (1959), феромоны — это вещества, вырабатываемые и выделяемые в окружающую среду живыми организмами и вызывающие специфическую ответную реакцию (характерное поведение или характерный процесс развития) у воспринимающих их особей того же биологического вида. Большинство видов насекомых производят феромоны, чтобы привлечь партнеров к спариванию. Однако стратегии спаривания значительно различаются среди различных семейств насекомых. В то время как у Чешуекрылых (наиболее хорошо изученных семейств) половые феромоны, в основном, выделяются самками для привлечения самцов к спариванию, у шмелей самцы привлекают молодых маток при помощи феромона, выделяемыми пахучей железой у основания челюсти (губной железой). Самцы используют этот феромон для маркировки объектов на их маршруте полета (известное как поведение патрулирования). По этим отмеченным местам привлекаются самки, т. е. молодые королевы. Компоненты секрета губной железы были поэтому названы феромон мужской маркировки, однако, термин секс феромон используется некоторыми авторами для того же сигнала. Биотесты, проведенные Бергманом доказали, что экстракт губной железы самцов *B. lapidarius* поведенчески активный и может привлечь конспецифических самок. Копп с соавторами показали, что у *B. terrestris* привлекательность ГПВ экстракта отличается в зависимости от возраста особи, количество секрета и состава. Тщательная биопроба, показывающая, какие компоненты отвечают за привлекательность секрета губной железы, имеется, однако, она не была опубликована.

Химическая природа губной железы, выделяемая самцами шмелей, хорошо изучена у видов, происходящих в Европе. Каждый вид производит специфическое сочетание соединений, секрета железы, прежде всего, содержит два типа соединений: линейные алифатические спирты, альдегиды и сложные эфиры в качестве одного типа и изопреноидного соединения в качестве второго типа. Малоизвестно о биосинтезе феромона у шмелей в отличие от моли, где биосинтетические пути хорошо описаны и понятны. Есть два потенциальных пути обмена веществ, ведущие к алифатическим соединениям: биосинтез от общих ли-

| | | |
|----|---------------------------------------|--|
| 28 | Шмель плодовый | <i>Bombus pomorum</i> (Panzer, 1805) |
| 29 | Шмель луговой | <i>Bombus pratorum</i> (Linnaeus, 1761) |
| 30 | Шмель изменчивый | <i>Bombus proteus</i> Gerstaecker, 1869; <i>Bombus soroensis</i> ssp. <i>proteus</i> Gerstaecker, 1869 |
| 31 | - | <i>Bombus ruderarius</i> (Muller, 1776) |
| 32 | Шмель щебневый | <i>Bombus ruderatus</i> (Fabricius, 1775) |
| 33 | Шмель Шренка | <i>Bombus schrencki</i> (Morawitz, 1881) |
| 34 | Шмель пластинчатозубый (черепитчатый) | <i>Bombus serrisquama</i> Morawitz, 1888 |
| 35 | - | <i>Bombus sitkensis</i> Nylander, 1848 |
| 36 | Шмель сороензис | <i>Bombus soroensis</i> (Fabricius, 1793); <i>Bombus soroensis</i> ssp. <i>soroensis</i> (Fabricius, 1793) |
| 37 | Шмель прибайкальский | <i>Bombus subbaicalensis</i> Vogt, 1911 |
| 38 | Шмель подземный | <i>Bombus subterraneus</i> (Linnaeus, 1758); <i>Bombus subterraneus</i> ssp. <i>latreillellus</i> Kirby, 1802 |
| 39 | Шмель лесной | <i>Bombus sylvarum</i> (Linnaeus, 1761) |
| 40 | Шмель земляной | <i>Bombus terrestris</i> (Linnaeus, 1758) |
| 41 | Шмель конский | <i>Bombus equestris</i> (Fabricius) <i>Bombus veteranus</i> (Fabricius, 1793) |
| 42 | - | <i>Bombus transversalis</i> (Oliver, 1789) |
| 43 | Шмель редчайший | <i>Bombus unicus</i> Morawitz, 1883 |
| 44 | Шмель Вознесенского | <i>Bombus vosnesenskii</i> Radoszkowski, 1862 |

Контрольные вопросы

1. Сколько видов шмелей обитает в России?
2. Какова хозяйственная ценность шмелей обитаемых в России?
3. Дайте морфофункциональную характеристику садовому шмелю *B. hortorum* L.
4. Приведите отличительные морфофункциональные показатели малого земляного шмеля *B. lucorum* L.
5. Ареал обитания и морфофункциональные характеристики подземного шмеля *B. subterraneus latreillellus* Kirby.
6. Морфофункциональные особенности в строение головы и ареал распространения степного шмеля *B. fragrans*.
7. Отличительные особенности в строении и распространенности лесного шмеля *B. silvarum* L.
8. Морфофункциональные особенности в строение тела, гнездования и численности особей у шмеля-чесальщика *B. distinguendus* F. Mor. и шмеля пятноспинного *B. maculidorsis* Skor.?
9. Какие виды шмелей хорошо опыляют растения из семейства бобовых?
10. Что собой представляет в хозяйственно биологическом плане городской шмель *B. hyporum* L.?

ния, и поэтому чрезвычайно трудно отделить эффекты обилия опылителей от других изменений в окружающей среде, таких как изменение климата. В настоящее время имеется слишком мало данных, чтобы делать какие-либо широкомасштабные выводы, оказывает ли изменения численности шмелей на естественные растительные сообщества.

Контрольные вопросы

1. В чем состоит сущность опыления?
2. Какие показатели повышаются у энтомофильных сельскохозяйственных культур при опылении насекомыми?
3. Что привлекает шмелей к опылению цветков энтомофильных сельскохозяйственных культур?
4. Перечислите положительные стороны использования шмелей для опыления энтомофильных сельскохозяйственных культур?
5. Расскажите о зоотехнических мероприятиях, усиливающих опыление шмелями энтомофильных сельскохозяйственных культур?
6. Почему фермеры для опылительной деятельности отдадут предпочтение *B. terrestris*?
7. Почему шмели являются надежными опылителями в непредсказуемых климатических условиях?

преобладает в Евразии. Многие дикие цветы в умеренных, арктических и альпийских зонах северного полушария опыляются в основном или полностью шмелями, а иногда и конкретными видами шмелей. К сожалению, никогда не были изучены требования к опылению подавляющего большинства диких видов цветов. Для большинства мы можем только высказать образованное предположение, основанное на синдроме опыления цветка, и этот подход не особенно надежен. Некоторые семейства растений, как думают, в основном зависят от опыления пчел. К ним относятся Бурачниковые, Вересковые, Ирисовые, Мальвовые, Орхидные, Бобовые, Норичниковые, Пасленовые и Фиалковые.

Снижение численности шмелей привело к сокращению опыления некоторых растений. Это отрицательно скажется на некоторые популяции растений, а также учитывая большое количество растений, которые, вероятно, опыляются шмелями, этот эффект будет широко распространен. Снижение опыления может иметь более тонкий эффект, чем уменьшение количества растений; это может также привести к снижению ауткроссинга и, таким образом, к инбридингу. Например, Кольник чёрный под угрозой исчезновения в Нидерландах, это растение существует в основном в виде небольших изолированных популяций. Оно не в состоянии привлечь достаточное количество пчел и поэтому получает мало или вовсе не получает пыльцу от других популяций. Уменьшение набора семени и увеличение межродственного скрещивания может привести к снижению изобилия видов растений, потом это будет очень вредно сказываться на землепользовании. К сожалению, для большинства диких цветов не известно требования по опылению, так что невозможно предсказать, какие виды наиболее подвержены риску. Вполне вероятно, что многие редкие растения менее опыляются, чем раньше, но это, как правило, остаются незаметным, поскольку это не изучают. Если многолетние растения не содержат семян, это может быть заметно через много лет, прежде чем проявятся последствия. Изменение относительного успеха размножения видов растений в соответствии с их системой опыления может привести к глубоким изменениям в структуре растительных сообществ, и в свою очередь, это будет иметь эффект домино для соответствующего сообщества животных. В редких местах обитания, таких как Средиземноморская гаррига и Атлантическая пустошь, преобладает пчелиное опыление растений, и поэтому эти места очень чувствительны к изменениям в пчелином мире. Однако, очень немногие долгосрочные исследования проводятся в любой среде обита-

ГЛАВА 5. АРЕАЛ ОБИТАНИЯ И ОСОБЕННОСТИ В ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Из-за хорошей адаптации к окружающим условиям шмели проживают практически во всех уголках планеты. Исключения составляют места, где очень мало растительности, а также с жарким климатом. При высоких температурах насекомое начинает чувствовать себя некомфортно из-за того, что его тело и так выделяет немало тепла во время активностей. Вследствие этого, мировая фауна шмелей, сконцентрированная в северной зоне с умеренным климатом, простирающаяся через Европу, Азию и Северную Америку. Несколько видов шмелей обитают в Южной Америке.

Поскольку на Земле проживает несколько сотен видов шмелей, каждый обладает определенными особенностями в зависимости от окружающих условий и повадок. Так в Африке проживает *Bombus terrestris*. Он обладает черным окрасом, с небольшими белыми пятнами на брюхе. Свои ульи эти шмели строят в земле, этим занимаются рабочие особи.

В Европе распространен *Bombus lapidarius*. На его черном туловище имеются красно-оранжевые полосы, по которым его легко отличить от остальных представителей пчелиных. Если африканский тип насекомых вырастает до трех сантиметров, то этот в длину обычно не больше двух. Свои гнезда они строят на камнях. Также этому виду свойственен каннибализм: самки часто скармливают самцов своим личинкам.

Вне зависимости от вида, шмели живут стаями и имеют четкое разделение по ролям: матка, самцы и рабочие особи. Матка активно участвует в жизни гнезда и производит на свет потомство. Самцы и рабочие особи занимаются примерно одинаковой деятельностью, но первые больше уделяют внимание опылению цветков, вторые – расширению и укреплению дома. Если пчелы стараются тщательно прорабатывать гнездо, планируя входы и внутреннюю структуру, то шмели часто пренебрегают этим. Их дома выглядят бесформенно, словно сделаны на скорую руку. В качестве материала используются мех и воск, которые просто наваливаются в кучу, внутри прорываются тоннели.

Шмели очень трудолюбивы и каждый день отправляются на опыление цветков. В начале дня матка забирается на крышу гнезда и начинает

издавать громкие звуки, тем самым пробуждая ото сна всех членов стаи. Проснувшись, насекомые отправляются на работу.

Зимовка шмелей. Вместе стая живет до наступления холодов. Перед зимой матки в последний раз оплодотворяются от самцов и впадают в спячку, остальные члены улья замерзают. Холода самки переживают под землей, закапываясь на 15-20 см вглубь. Обычно место для зимовки находится рядом с гнездом. Когда наступает теплое время, матки выходят из анабиоза, строят гнездо, воспитывают потомство, после чего их жизнь подходит к концу. А выращенные особи продолжают свою деятельность.

Продолжительность жизни шмелей. В зависимости от выполняемой роли шмель живет определенное количество времени. Рабочие особи способны протянуть лишь пару недель из-за непрерывных изнурительных работ. Самцы живут месяц, а самки отмирают после зимовки и выращивания потомства.

Питание шмелей. Эти существа являются самыми привередливыми из отряда пчелиных в плане пищи. Если осы могут питаться вареньем, медом, соком деревьев и другими сладостями, то шмели имеют в своем рационе только пыльцу и нектар. Однако список растений, с которых они собирают пищу, очень велик. Они опыляют практически все цветы, которые растут в местах их обитания. Это часто используется в садоводстве. Если рядом с огородом появился улей со шмелями, можно не сомневаться, что в ближайшем будущем будет большой урожай на грядках.

Личинкам также требуется пища, поэтому по возвращению в гнездо особи стараются принести как можно больше нектара, который и служит кормом для будущего потомства. При необходимости, детенышей также кормят медом собственного производства.

Самым излюбленным цветком шмеля является клевер. Его привлекает запах и цвет растения, и пролетая мимо он не может устоять. Также замечено, что шмели, равно, как и другие пчелы, охотнее садятся на яркие бутоны, нежели на те, что имеют блеклую расцветку. Однако, если поблизости нет другой растительности, насекомое не побрезгует приземлиться на них.

Управление сельхозугодьями с определенной целью, усиления диких популяций пчелиных, находится в начальной стадии, и в настоящее время в основном основано на догадках. Срочно необходимы крупномасштабные экспериментальные исследования, чтобы определить, какие методы являются наиболее экономически эффективными, и должны приниматься во внимание издержки, потерянных посевных площадей и создания, и управления биоресурсами, по сравнению с финансовой выгоды, получаемые за счет улучшения урожайности. Повышение популяций диких пчел, вероятно, будет наиболее успешной, если оно будет осуществляться в ландшафтном масштабе, что потребует сотрудничества и координации на региональном уровне.

Одной из областей экологических проблем, касающихся использования шмелей для опыления является их ввоз на территории, где они не обитают. Четыре вида шмелей были ввезены в Новую Зеландию в 1885 году для опыления красного клевера, и это привело к немедленному и существенному увеличению урожая. Популяции шмелей там остаются высокими, вероятно, отчасти потому, что они не имеют там естественных врагов. Эффективность шмелей как опылителей тепличных томатов, вероятно, является причиной недавнего прибытия *B. terrestris* в Тасманию (они, вероятно, были привезены контрабандой в страну из Новой Зеландии). Интересно, что завоз *B. terrestris* в Новую Зеландию был ошибочным, так как этот вид имеет короткий хоботок и проявляет мало интереса к красному клеверу (остальные три вида, которые были завезены имеют более длинные хоботки и являются эффективными опылителями клевера). Тем не менее, *B. terrestris* стал цениться из-за опыления люцерны. *B. ruderatus* был ввезен в Чили для опыления клевера. *B. terrestris* также был введен в Чили, а также были поданы заявки, чтобы ввести его в Австралию. Южная Африка и Аргентина мотивированы желанием использовать *B. terrestris* для опыления томатов. Шмели настолько эффективны, как опылители помидор, что в регионах, где шмели не обитают, имеются значительные экономические потери на мировом рынке.

Опыление диких цветов. Из-за их способности оставаться активными при низких температурах, шмели являются надежными опылителями в непредсказуемых климатических условиях. Они также имеют большие диапазоны нагула, по сравнению с более мелкими одиночными видами, и, таким образом, лучше способны опылять растения, которые существуют как маленькие фрагментации, ситуация, которая в целом

бы грабят *B. terrestris* и *B. lucorum*, которые получают доступ к нектару, кусая заднюю часть цветка, и, таким образом, не вступают в контакт с репродуктивными частями цветка. Привлечь *B. pascuorum* и *B. hortorum* фермер может, и при этом препятствовать разбою нектара, фермер может сеять дикие цветы полосой, содержащие глубокие соцветия, такие как красный клевер. Конечно, сами посевы обеспечивают обширные участки корма, но только в течение короткого периода времени. Тем не менее, посадка определенной последовательности культур, которые в разное время достигают расцвета, может значительно улучшить изобилие опылителей, одновременно получая максимальный урожай.

В дополнение к обеспечению дополнительных цветочных ресурсов, был интерес к обеспечению искусственных гнезд, чтобы поощрить маток гнездиться близко к целевым зерновым культурам. Мы имеем смутное представление, вообще в дефиците ли места гнездования, но кажется вероятным, что они могут быть в областях с интенсивными режимами сельского хозяйства. В Новой Зеландии красный клевер выращивается для семян в крупном масштабе, и предоставление искусственных гнезд для шмелей, как показывала практика, привело к увеличению урожая. У искусственных гнезд, помещенных в агроэкосистемы, которыми интенсивно пользуются в Новой Зеландии, был очень низкий уровень натяжного приспособления (2%), по сравнению с гнездами, помещенными в менее нарушенные места, с более высокой доступностью цветов. Посев источников пищи для добывающих нектар маток, как думают, поощряет их гнездиться поблизости, и в сочетании с предоставлением мест гнездования, это может быть хорошая стратегия увеличить доступность опылителя к опылению зерновых культур. Гнезда также оказываются более посещаемыми, если оставить их на месте в течение нескольких лет. Ранее занимаемые гнезда, более вероятно, будут вновь заняты, возможно потому, что матка вернется в свое гнездо (Донован и Wieg 1978; Помрой 1981). Кроме того, они могут искать подходящие места для гнезда, используя обонятельные сигналы, чтобы найти сайты, чтобы определить местонахождение мест, которые подойдут для развития гнезда шмеля.

Размещают искусственные гнезда гораздо ниже в Великобритании, чем в Новой Зеландии. Это может быть, потому что естественные места гнездования более недоступны в Новой Зеландии, из-за ограниченного числа мелких роющих млекопитающих, или потому, что популяции шмелей намного выше из-за недостатка кровных врагов в Новой Зеландии.

Контрольные вопросы

1. Почему мировая фауна шмелей, сконцентрированная в северной зоне с умеренным климатом, простирающаяся через Европу, Азию и Северную Америку?
2. Какие виды шмелей обитают в Южной Америке?
3. Какой вид шмеля распространена в Европе?
4. Почему в Африке проживает вид шмелей *Bombus terrestris*?
5. Каким образом шмелиные матки мобилизуют на сбор корма рабочих самок-шмелей?
6. Как происходит зимовка шмелей?
7. Какой корм используют для питания взрослые шмели?
8. Какой корм готовят шмели для питания личинок?
9. Какой излюбленный цветок у шмелей и что в них их привлекает?

ГЛАВА 6. ОПЫЛИТЕЛЬНАЯ СПОСОБНОСТЬ ШМЕЛЕЙ

Опыление - это процесс передачи пыльцы из пыльников одного цветка на рыльце того же самого или другого цветка. У большинства энтомофильных растений опыление необходимо для набора семян. Растения могут использовать различные способы для транспортировки пыльцы, в том числе ветер, воду, птиц и летучих мышей, но значительное большинство растений опыляются насекомыми. В отличие от любой другой группы насекомых, настоящие пчёлы кормят своё потомство пыльцой. Для того чтобы собрать достаточное количество пищи для расплода, шмели должны поддерживать высокую скорость работы. Из-за высокой интенсивности работы шмели и пчелы являются отличными опылителями, и очень многие растения приспособились для опыления этими насекомыми. Растения, приспособленные к опылению насекомыми, имеют ряд определенных характеристик. Те, что опыляются шмелями часто большие и яркие (особенно синего или фиолетового цвета). Они часто билатерально симметричные, и имеют большой запас нектара для привлечения насекомых. Тем не менее, есть очень много исключений, и определенные черты имеют не все растения.

Опыление сельскохозяйственных культур. Широкое разнообразие сельскохозяйственных растений зависит от работы насекомых-опылителей. Некоторые виды растений, такие как люцерна, клевер и др. не способны к перекрёстному опылению. Такие культуры как рапс, горчица и томаты способны самоопыляться, но посещение насекомых необходимо для перемещения пыльцы из пыльников на рыльце. Некоторые культуры, в частности подсолнечник, частично самоопыляемые, но посещение насекомыми обеспечивает более качественные семена. Даже полностью автономные плодородные сельскохозяйственные культуры могут извлечь выгоду из перекрестного опыления путем улучшения качества семян: например, садовые бобы (*Vicia faba*), при отсутствии насекомых могут содержать меньшее количество семян или вообще их не иметь. У фруктов, таких как клубника, дыня, киви размер плода связан с количеством семян. Опыление обеспечивает максимальный размер плода. Примечательно, мы не осведомлены о требованиях опыления большого числа зерновых культур, несмотря на фундаментальные знания. Например, в Европе, эта область лучше изучалась, приблизительно 250 видов растений выращиваются как зерновые культуры. Из них приблизительно 150 видов, как думают, являются опыляемыми насекомыми-

верной Америке. Клюквенные фермеры вынуждены арендовать колонии медоносных пчел, чтобы произвести опыление (Робинсон и др. 1989), но как с помидорами, медоносные пчелы не предпочитают цветы клюквы, и предпочитают добывать нектар на других растениях. Даже когда они действительно посещают клюкву, они намного менее эффективно опыляют её, чем шмели. Если размеры поля очень большие, тогда может быть просто недостаточно количества шмелей, чтобы облететь всё вокруг. Фермы с большими размерами поля обязательно должны иметь низкую изгородь, если это не соблюдать, то фермы с большими полями будут посещать относительно небольшое число шмелей. Выход культур может быть не велик, если нет достаточного количества пчел, чтобы посетить все цветы. Например, в полях, превышающих 12 га, урожай полевых бобов был снижен вследствие недостаточного количества пчелиных. Точно так же, Крессвелл и Осборн (2004) подсчитали, что если размеры полей превысили 5 га, то урожай красного клевера в Новой Зеландии снижается из-за нехватки шмелей.

В настоящее время площадь энтомофильных культур в ЕС и РФ растёт, и некоторые ученые предсказывали, что вскоре мы столкнемся с серьезным дефицитом как диких, так и домашних пчел. Если опыление недостаточно для хорошего урожая, то у фермеров может возникнуть желание перейти на выращивание культур, которые не требуют опыления насекомыми. Например, красный клевер в настоящее время редко выращивается для производства семян в Европе, потому что урожаи бедные, вероятно, из-за отсутствия соответствующих опылителей. Как ни странно, большинство семян импортируется из Новой Зеландии, где *B. impatiens* (родом из Великобритании) являются основными опылителями. Внедрение новых культур также может быть ограничено наличием опылителей.

Есть способы, благодаря которым фермеры могут стимулировать природные популяции шмелей. Схемы, такие как неубранные окраины полей и массовые сохранения растительности вокруг них, не были разработаны специально для увеличения числа диких пчел, но, вероятно, сделали это. Надлежащее неубранные территории поощряют диких опылителей, и это может оказаться экономически эффективным средством максимизации урожайности. В зависимости от культур, которые они выращивают, фермеры, возможно, захотят поощрять отдельные виды. Например, если они выращивают полевые бобы в Великобритании, то они хотят здоровые популяции *B. pascuorum* и *B. hortorum*. Полевые бо-

terrestris для тепличного опыления распространилось в Северную Африку, Японию и Корею. Основным поставщиком шмелей для опыления в Европе Koppert Biological Systems, которые в настоящее время продают более 100 000 колонии *B. terrestris* в год. Япония импортирует около 40 000 колоний. Колонии содержатся в ульях, и легко транспортируются. Они просто размещаются в пределах теплицы, и открывается вход в колонию. Рабочие особи быстро акклиматизируются к своей новой среде, и в течение нескольких минут начинают работать.

Североамериканские производители быстро поняли значение шмелей для опыления томатов, но импорт *B. terrestris* в Канаду и США был запрещен. В начале 1990-х годов был разработан план по коммерческому разведению *B. impatiens*. Они оказались так же успешными опылителями тепличных культур, дыни и сладкого перца. Недавние исследования, проведенные Мартина и соавторы (2006) предполагают, что 7-15 колонии *B. impatiens* на гектар (что эквивалентно примерно 2000 пчелиных особей на гектар в день) достаточно для опыления томатов в теплицах.

Пока, разведение колоний шмелей стоит дорого, и было высказано мнение, что для большинства полевых культур это неэкономично. Тем не менее, испытания, проведенные на различных культурах в Европе, Северной Америке, и Новой Зеландии показали, что только 5 колоний *B. impatiens* необходимо для опыления черники на гектар, что равно полученному урожаю при использовании 7,5 семей пчел на гектар. Затраты на покупку колоний шмелей и медоносной пчелы варьируются из года в год, но были примерно равны во время их исследования, предположив, что использование шмелей может быть более экономичным, чем использование пчел. Черничные цветы слишком рано цветут и дикие популяции шмелей, не попадают на цветение, кроме маток. Тем не менее, для большинства полевых культур, эксплуатации природных популяций шмелей, вероятно, будет лучшим вариантом. Этот подход, отстаивали особенно в Европе.

Современные методы ведения сельского хозяйства привели к снижению изобилия шмелей и в Европе и в Северной Америке посчитали только по 5 шмелей в 3-летней переписи опылителей сада в Онтарио. Шмели, как думают многие исследователи, покинули территории садоводства из-за интенсивного использования пестицидов. Эти зерновые культуры теперь полагаются исключительно на опылении медоносными пчелами. Точно так же популяции шмелей редко опыляют клюкву в Се-

ми, но для большинства этих видов неизвестно, какие насекомые опыляют их.

Чрезвычайно трудно оценить общую стоимость опыления пчелиными, но различные оценки были произведены, и все соглашаются, что вклад, сделанный семейством пчел, обширен. Оценки для США варьируются от миллиарда \$1.6 до \$40 миллиардов в год. Дюкас, (1998) оценил, что стоимость составила \$156 миллионов для Австралии, в то время как Стоут оценивают стоимость прибыли для Канады на уровне \$1.2 миллиардов. В сопоставимой оценке ТОР Евро Союза говорится о том, что опыление насекомыми принесло прибыль 5 миллиардов евро в 1989 году, из которых 4,2 млрд. приписывалось пчелиным. Более трети всей человеческой пищи, как полагают, зависит от опыления насекомых.

Сравнительная опылительная способность пчёл и шмелей.

Пчела медоносная, *Apis mellifera*, является всецело опылителем, который наиболее широко используется для зерновых культур, и много фермеров совершенно не осознают, что есть другие насекомые, которые способны к опылению. Экономическая ценность опыления часто приписывается полностью к пчеле медоносной. Даже научная литература часто ограничена в этом отношении. Например, медоносные пчелы использовались для опыления люцерны вплоть до 1980-х годов, даже при том, что Хэнслоу отметил в 1867, что медоносные пчелы были неспособны к легкому опылению этих цветов. В 1909 было обнаружено, что другие виды пчелиных, особенно те, которые принадлежат к Мегахилидам, действительно обеспечивали эффективное опыление люцерны, но фермеры этим не пользовались. Только в 1970-х, использование Мегахилид для опыления люцерны стало широко распространенным явлением.

В настоящее время растет понимание того, что есть альтернативы у медоносной пчелы, и что в некоторых ситуациях альтернатива может быть лучше. Пчелы имеют целый ряд преимуществ как опылители: они образуют обширные колонии, которые могут опылять большие площади сельскохозяйственных культур; существует значительный объем знаний в управлении этих колоний, и так же они производят мед. Тем не менее, они также имеют свои недостатки. Во-первых, пчелы медоносные - фуражиры ясной погоды. В холодных условиях, и когда идет дождь, они не добудут продовольствие. В непредсказуемом климате, как в нашей полосе это может быть важно, особенно выращивая зерновые культуры, такие как яблоки, что цветёт в начале года, когда период плохой погоды

вероятен. Во-вторых, пчёлы не в состоянии хорошо опылить некоторые культуры. Они имеют очень короткие хоботки, и поэтому они не стремятся посетить зерновые культуры с глубоким цветением, как красный клевер. У некоторых растений, например, пасленовых (который включает в себя томаты и картофель) пыльца находится в конусах. Это, по сути, похоже на перевернутую солонку; для получения пыльцы насекомое должно трясти пыльники. Медоносные пчелы не в состоянии сделать это, и таким образом не могут эффективно опылять эту культуру. Наконец, зависимость от одного вида для опыления сельскохозяйственных культур, по сути, является рискованной стратегией. Это стало слишком очевидным во время недавней эпидемии клеща Варроа, которая почти истребила пчелу медоносную через обширные части ее диапазона. Точно так же вторжение в США Африканизированных пчел значительно уменьшило доступность коммерческого опыления урожая.

Напротив, шмели удивительно выносливы и добывают продовольствие в очень холодных условиях, и даже когда идет дождь. В Северной Америке матки шмеля были замечены добывающие нектар, когда температура воздуха была ниже нуля. При тех же самых условиях шмели склонны добывать продовольствие быстрее, чем пчелы медоносные, и тем самым опылять большее количество цветов, чем пчела. Таким образом, они могут опылять, несмотря на капризы погоды. Поскольку различные виды шмелей отличаются по длине хоботка, они могут опылить целый ряд культур. Например, шмель с коротким хоботком, такой как *B. terrestris* является важным опылителем рапса, особенно в плохую погоду, когда пчелы медоносные бездействуют. Виды со средними или длинными хоботками (*B. pascuorum* или *B. hortorum*), необходимы, чтобы опылить полевые бобы и красный клевер.

Шмели способны к вибрации во время опыления, и поэтому они отличные опылители пасленовых культур, таких как помидоры. Пыльники этих цветов выпускают пыльцу при вибрации, шмели, добываются этого эффекта, помещая их грудную клетку близко к пыльникам и сокращая их мышцы в частоте приблизительно 400 Гц. Виды семейства вересковых, такие как клюква и черника, а также киви, извлекают выгоду из вибрации, и поэтому более эффективно опыляются шмелями, чем пчелами.

В общем, достаточное опыление требует приблизительное соответствие между размерами и формой цветков и опылителем. Для некоторых растений, медоносные пчелы являются неэффективными при пе-

реносе пыльцы. Так, например, с клюквы (*Vaccinium spp.*), люцерны (*Medicago saliva*), и яблوك (*Pyrus malus*), медоносные пчелы собирают нектар при небольшом или полном отсутствии контакта с репродуктивными структурами, и таким образом являются плохими опылителями. Так же аналогично, шмели лучше работают на арбузе (*Citrullus lanatus*), огурцах и на яблоках, чем медоносная пчела. Шмели более опушенные, чем медоносные пчелы, это способствует их эффективности в переносе пыльцы; к примеру, при посещении цветков малины на шмелях оседает значительно больше пыльцы, чем на пчеле.

В Европе, Северной Америке и России, шмели являются одними из самых важных диких опылителей сельскохозяйственных культур. Не менее 25 основных культур, выращиваемых в рамках РФ, посещаются и опыляются шмелями, в том числе полевые бобы, красный клевер, люцерна, рапс, а также различные твердые и мягкие фрукты. Есть почти наверняка больше культур, которые получают пользу от опыления шмелями.

Зоотехнические работы по усилению опыления шмелями. Есть два альтернативных подхода к использованию шмелей как опылителей; они могут быть выращены специально для этой цели, и в неволе колонии помещают в теплицы, или садовод может использовать природные популяции шмелей. Первый подход, возможно, лучше всего подходит для высокоценных культур, выращиваемых интенсивно в теплицах. До недавнего времени опыление помидоров в теплицах выполнялось вручную, используя вибрирующую палочку, несомненно, очень утомительная работа и дорогостоящая с точки зрения труда. Пчелы медоносные использовались для опыления томатов, но они не дают устойчивый урожай, и не очень предпочитают посещать цветы томата. Напротив, шмели - очень эффективные опылители, и дают увеличенный урожай по сравнению с пчелами. Некоторые даже утверждают, что опыленный шмелем фрукт имеет улучшенный вкус и запах, чем при ручном опылении.

Эффективность использования шмелей как опылителей томатов было обнаружено в 1980-х годах в Нидерландах. Несколько компаний начали коммерческое выращивание *B. terrestris*, и в течение 3 лет 95% производителей томатов в Нидерландах переключились на опыление шмелями. *B. terrestris* теперь стандартные опылители для тепличных томатов в Европе; в 1990 году свыше 500 га тепличных томатов опылились шмелями только в одних Нидерландах. Они также широко используется для баклажанов и тыквенных. Совсем недавно, использование *B.*