

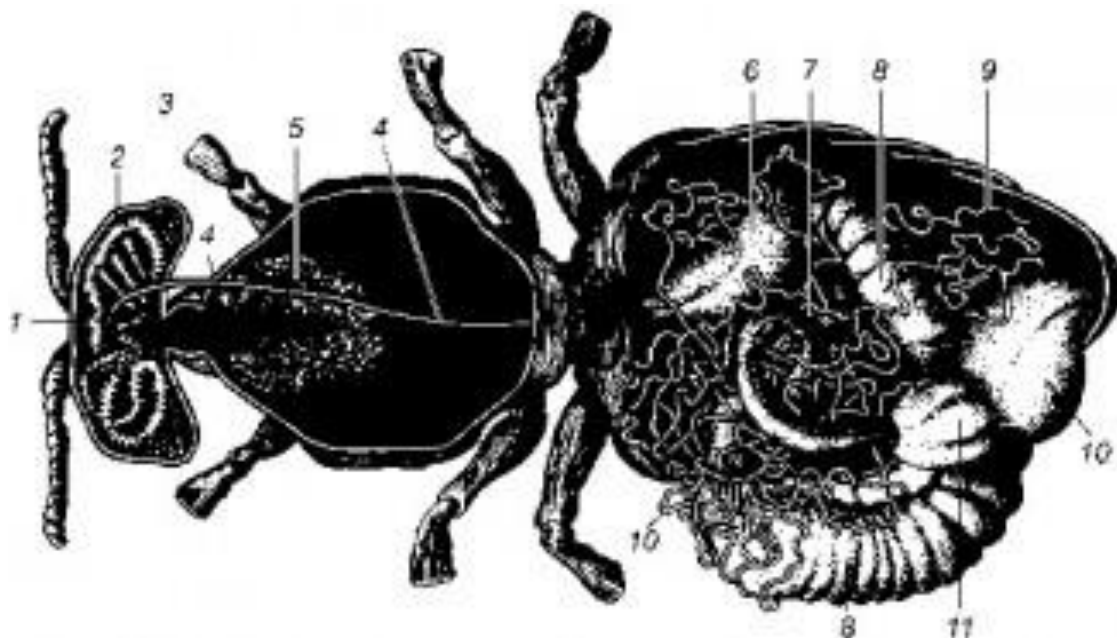
## Строение внутренних систем и органов матки, рабочей пчелы и трутня.

1. Рассмотреть строение кишечного канала пчелы.
2. Рассмотреть строение кровеносной системы пчелы.
3. Рассмотреть строение дыхательной системы пчелы.

1. Рассмотреть строение кишечного канала пчелы.

Кишечник пчелы подразделяют на три отдела: передний, средний и задний. Передний и задний отделы формируются в процессе эмбрионального развития из наружного зародышевого листка (эктодермы), поэтому с внутренней стороны выстланы хитиновым покровом. Средний отдел кишечника развивается из внутреннего зародышевого листка (энтодермы) и лишен хитинового покрова.

Передний отдел состоит из ротового аппарата, глотки, пищевода, медового зобика и промежуточного клапана, средний - из средней кишки, задний - из тонкой и толстой кишок (рис. 17).



*Рис. 17 Органы пищеварения: 1 - глотка; 2 - слюнная железа; 3 - заднеглоточная железа; 4 - пищевод; 5 - грудная железа; 6 - медовый зобик; 7 - тонкая кишка; 8 - средняя кишка; 9 - мальпигиевы сосуды; 10 - толстая кишка; 11 - ректальные железы.*

**Передний отдел кишечника.** Пища через хоботок попадает в ротовую полость, а затем в глотку. Передняя часть глотки имеет расширение - цибариум. Она выполняет функцию насоса и служит для насыщения жидкого корма. Передняя стенка цибариума мышцами соединена с внутренней стенкой головного склерита. При сокращении этих мышц жидкая пища из хоботка попадает в расширенную часть глотки, а затем непосредственно в глотку. Глотка переходит в пищевод, который в виде узкой трубочки тянется через всю грудь до передней части брюшка.

Внутренние стенки пищевода выстланы внутри эпителиальными клетками и покрыты тонким слоем хитина, внешние состоят из продольных и кольцевых мышц, перистальтические движения которых проталкивают проглоченную пищу в медовый зобик. Антиперистальтические движения происходят так же, как и перистальтические, но совершаются в обратном направлении (из медового зобика в глотку и на хоботок).

Какого-либо пищеварительного значения пищевод не имеет, он вместе с глоткой служит для проглатывания пищи и ее прохождения в медовый зобик или выталкивания обратно на хоботок.

В передней части брюшка пищевод расширяется и переходит в медовый зобик (кроп). Стенки медового зобика имеют сходное строение с пищеводом, но отличаются большей складчатостью эпителия и более развитыми мышцами. За счет большой складчатости стенок медовый зобик может в 4 раза увеличиваться в объеме при наполнении его нектаром, медом или водой. Мощные мышцы в стенках медового зобика, сокращаясь, уменьшают его объем, выдавливая содержимое наружу через пищевод на хоботок. Таким образом пчела может отдать принесенный ею корм другим пчелам или перекачать его в ячейку сота. В медовом зобике под влиянием ферментов, выделяемых специальными (гипофарингеальными) железами, протекают процессы разложения дисахарида (сахарозы).

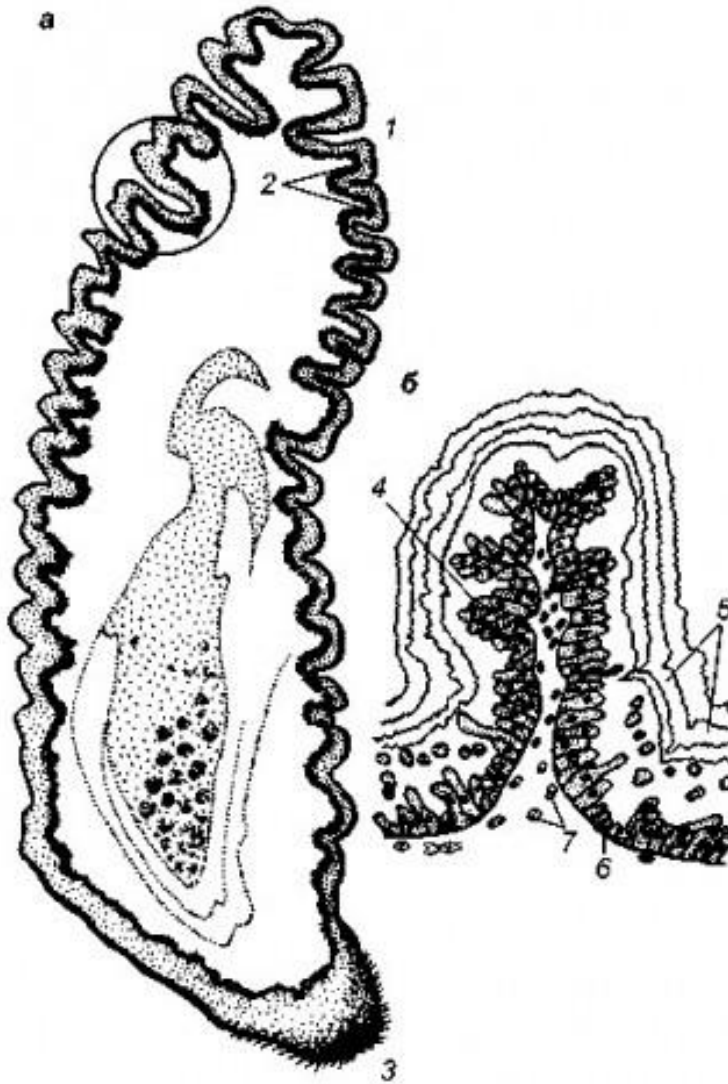
У трутней и маток, которые не занимаются сбором нектара и его переработкой, медовый зобик недоразвит и имеет вид небольшого мешочка.

Медовый зобик соединен со средней кишкой промежуточным клапаном (проventрикулос), который устроен так, что пропускает корм только из зобика в кишку. Провентрикулос представляет собой оригинальную по своему устройству часть пищеварительного канала, которая состоит из головки и небольшой трубки, или рукава. По внешнему виду он похож на маленькую воронку, расширенная часть которой входит в медовый зобик, а узкая трубковидная часть - в среднюю кишку. Головка клапана с внутренней и внешней сторон покрыта кутикулой, содержащей хитин. Отверстие головки прикрыто четырьмя большими лопастями - губами, которые образуются за счет двух взаимно перпендикулярных разрезов. Губы снабжены сильно развитыми мышцами. Поверхность губ хитинизирована. Продвижение пищи из медового зобика в среднюю кишку может произойти только в том случае, когда губы клапана и трубка открыты, а мышцы медового зобика сокращаются. Если же просвет нижней части рукава под действием мышц закрывается, то пища из головки клапана в среднюю кишку пройти не может.

Промежуточный клапан играет роль фильтра, очищающего поступивший в медовый зобик нектар от зерен пыльцы.

Средний отдел кишечника. Рукав промежуточного клапана свободно заканчивается в средней кишке тонкой длинной трубкой с мягкими эластичными стенками. Такое строение рукава полностью исключает возможность обратного попадания пищи (из средней кишки в медовый зобик).

Средняя кишка (вентрикулос) - самый длинный отдел кишечника (рис. 18). Ее длина у рабочей пчелы около 10мм, у матки - 13 мм, у трутня - 19 мм.



**Рис. 18 Средняя кишка пчелы:** а - общий вид; б - разрез складки; 1 - передний конец кишки; 2 - складки эпителия; 3 - задний конец кишки; 4 - эпителиальные клетки; 5 - перитрофическая мембрана; 6 - крипты; 7 - мышечные волокна (поперечный разрез).

Стенки средней кишки толстые, состоят они из трех слоев мышц: продольных, косых и поперечных. Последовательно сокращаясь от переднего края к заднему, они обеспечивают перемешивание и постепенное прохождение пищи к тонкой кишке.

Внутри средняя кишка выстлана слоем железистых эпителиальных клеток. Этот слой образует многочисленные мелкие складки, которые значительно увеличивают всасывающую поверхность. Они возникают в результате чередования групп мелких клеток (крипт) с крупными. Крипты представляют собой небольшие участки протоплазмы, состоящие из клеток конусовидной формы с несколькими ядрами. С боков к ним прилегают цилиндрические клетки, которые увеличиваются в размере по мере удаления от крипт. По мнению большинства исследователей, крипты играют роль регенерационных центров - из них развиваются новые эпителиальные клетки. У пчел, как и у ряда других насекомых, пища в средней кишке не соприкасается непосредственно с эпителиальными клетками, пищевую массу обволакивает

перитрофическая оболочка. Основная ее часть состоит из белков и хитина, по всей вероятности тесно связанного с белками.

Перитрофическая оболочка выделяется клетками эпителия средней кишки и выполняет четыре основные функции:

- защищает от повреждений нежную эпителиальную стенку средней кишки при движении твердой пищи (пыльцевых зерен, имеющих шипы, выступы, крючки);
- препятствует проникновению болезнетворных микроорганизмов, которые усиленно размножаются в пищевой массе;
- служит местом для предварительного накопления пищеварительных ферментов, что повышает эффективность процессов пищеварения;
- обладая избирательной проницаемостью, регулирует поступление продуктов переваривания пищи к клеткам средней кишки.

Средняя кишка сужается в заднем конце, образуя пилорический клапан со сфинктером (пучком кольцевых мышц), пропускающим непереваренные остатки пищи в задний отдел кишечника. В суженной части средней кишки находятся многочисленные отверстия выводных протоков мальпигиевых сосудов, которые выполняют функцию удаления продуктов распада белка, излишка солей и других веществ. У пчел насчитывается свыше 150 мальпигиевых сосудов.

**Задний отдел кишечника.** Состоит из тонкой и толстой кишок.

Тонкая кишка соединяет среднюю и толстую кишки. Внутренние стенки тонкой кишки состоят из опорной пластинки и хитиновой оболочки, имеющей зубчики. Хитиновая оболочка тонкой кишки проницаема для воды, так что стенки кишки могут забирать воду из проходящей пищевой массы. Снаружи тонкая кишка покрыта мощными кольцевыми мышцами. Сокращение мышц способствует прохождению кала в толстую, или прямую, кишку.

Толстая кишка (ректум) представляет собой хитиновый мешочек с хорошо развитым мышечным слоем. Это наиболее сложно устроенный участок заднего отдела кишечника. В нем происходит окончательное формирование экскрементов. У медоносной пчелы толстая кишка невелика, но она сильно растягивается за счет того, что у нее очень эластичные складчатые стенки. Большая вместимость прямой кишки имеет важное биологическое значение в период зимовки пчел, когда пчелы в улье не испражняются и масса кала может достигнуть половины массы тела пчелы. Задний конец толстой кишки имеет кольцевые, сильно развитые мышцы, образующие вокруг анального отверстия сфинктер, регулирующий акт дефекации.

Толстая кишка пищеварительного значения не имеет, главные ее функции состоят в окончательном формировании экскрементов, выводе их наружу через анальное отверстие, регулировании водного обмена, осморегуляции.

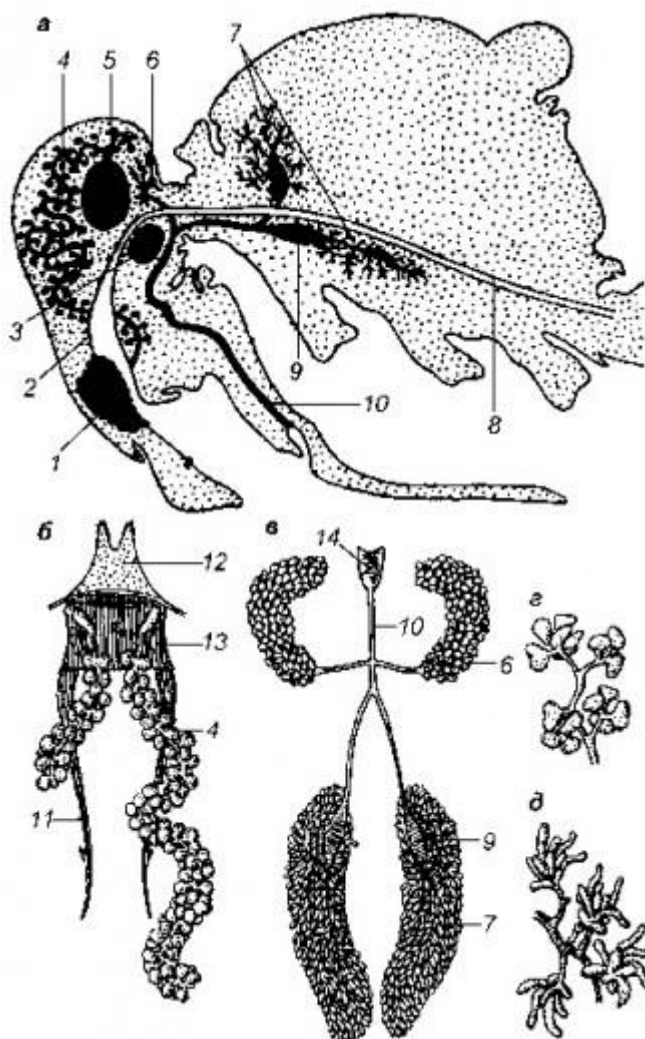
В стенках толстой кишки расположены ректальные железы. Они вырабатывают фермент каталазу, предохраняющий организм пчелы от вредных последствий, которые могут возникнуть при чрезмерном наполнении толстой кишки каловыми массами в результате их загнивания и брожения. Ученые

установили тесную прямую зависимость между активностью каталазы толстой кишки и зимостойкостью пчелиных семей.

Кроме этого ректальные железы поглощают из полости толстой кишки воду, ионы Na, K, Cl и передают в гемолимфу, что обеспечивает поддержание их запасов на определенном уровне.

У медоносных пчел имеется четыре железы (рис.19): верхнечелюстная, глоточная, заднеголовная и грудная.

Верхнечелюстная (мандибулярная) железа парная, находится в голове пчелы и представляет собой объемистый мешочек, стенки которого состоят из железистых клеток. Железа имеет один выводной проток у основания внутренней стороны мандибулы (верхней челюсти). Особенно сильно эта железа развита у матки, у рабочей пчелы - в меньшей степени, у трутня она атрофирована.



**Рис. 19** Головные и грудные железы рабочей пчелы: а - схема расположения головных и грудных желез; б - строение гипофаренгиальных желез; в - строение заднеглоточных и грудных желез; г и д - детали строения заднеглоточной и грудной желез; 1 - мандибулярная железа; 2 - глотка; 3 - глоточный ганглий головного мозга; 4 - гипофаренгиальные железы; 5 - надглоточный ганглий головного мозга; 6 - заднеголовная железа; 7 - грудные железы; 8 - пищевод; 9 - резервуар грудной железы; 10 - общий проток

*заднеглоточных и грудных желез; 11 - отросток гипофарингеальной пластинки; 12 - лопасть подглоточника; 13 - гипофарингеальная пластинка; 14 - шприц.*

Верхнечелюстная железа у рабочих пчел и маток выполняет совершенно различные функции. У молодых пчел она выделяет секрет, входящий в состав молочка для кормления личинок. У пчел старших возрастов, которые прекращают кормить личинок, начинает продуцировать фермент, растворяющий воск при строительстве сотов. Пчелы не могли бы строить такие тонкие и прочные соты, если бы не обладали возможностью «сваривать» частички воска. Простым механическим скреплением такой прочности достичь нельзя.

У неплодных маток верхнечелюстная железа выделяет ароматический секрет, привлекающий к ним трутней (облегчает поиск в воздушном пространстве при вылете на спаривание). У плодных маток эта железа продуцирует так называемое маточное вещество, по которому пчелы могут определить ее наличие в семье и которое обеспечивает взаимосвязь между отдельными особями семьи. Уровень выделения этого секрета у плодной матки характеризует ее качество, предотвращает вывод новых маток, развитие яичников у рабочих пчел и сдерживает естественное размножение семей (роение).

Таким образом, мандибулярная железа у медоносных пчел не имеет прямого отношения к процессам пищеварения.

Глоточная (гипофарингеальная) железа имеется у рабочих пчел, у матки - лишь ее зачатки, а у трутней она полностью отсутствует. Расположена она в голове, состоит из многочисленных шаровидных железистых клеток, лежащих дольками вокруг общего протока, имеющего на всем протяжении одинаковый просвет. Выводные протоки железы открываются на заднем конце подглоточной пластины непосредственно в глотку.

По степени развития желез четко прослеживаются возрастные и сезонные изменения. У только что вышедших из ячейки молодых пчел они практически не развиты и не образуют секрета. Затем начинают происходить изменения состояния желез: увеличиваются в размерах альвеолы, появляются вакуоли с секретом. У 9-12-дневной пчелы гипофарингеальные железы достигают максимального развития. В этом возрасте железы пчел вырабатывают секрет, входящий в молочко для кормления личинок. Сувеличением возраста пчел наблюдается уменьшение секреторной деятельности этих желез. Установлено, что у пчел старше 20-дневного возраста гипофарингеальные железы секретируют фермент инвертазу, принимающую участие в расщеплении сложных сахаров нектара на простые. По уровню активности инвертазы можно судить о степени физиологической подготовки пчел к использованию медосбора.

Глоточные железы сильнее всего развиты у весенне-летних пчел, когда в семьях бывает наибольшее количество расплода.

Заднеголовная (оксипитальная) железа расположена в голове позади мозга. Она состоит из многочисленных мешочков, от которых отходят выводные протоки. Соединяясь, выводные протоки впадают в единый проток,

который открывается у основания язычка. Лучше всего эти железы развиты у матки, хуже всего - у трутня.

Заднеголовная железа выделяет жироподобные вещества, которые пчелы используют для смазывания трущихся хитиновых частей хоботка.

Грудная (торакальная) железа парная, образует скопления клеток в груди пчелы между мышцами. Выводной проток открывается у основания язычка. Грудная железа у рабочих пчел и матки развита хорошо, у трутня - в меньшей степени.

Установлено, что секрет грудной железы активизирует работу некоторых пищеварительных ферментов в средней кишке. Кроме того, этим секретом пчелы увлажняют язычок и ложечку на хоботке, растворяя кристаллы при питании сухим сахаром. Пчелы способны растворять кристаллы сахарозы, имея совершенно пустые зобики.

Пища, которая поступает в организм пчелы, не может быть усвоена в своем первоначальном виде. Она подвергается химической переработке, в процессе которой высокомолекулярные вещества (белки, углеводы и жиры) гидролизуются - разлагаются на более простые (моносахара, аминокислоты и жирные кислоты). В таком виде они всасываются стенками кишечника, откуда поступают в гемолимфу.

В гидролизе принимают участие ферменты - специфические белковые катализаторы, которые направляют и регулируют обмен веществ. Каждый такой фермент катализирует только определенные реакции: например, фермент, расщепляющий белки, не действует на молекулы жиров и углеводов. Основные пищеварительные ферменты насекомых делят на три группы:

- расщепляющие белок, или протеазы;
- гидролизующие углеводы, или карбогидразы;
- расщепляющие жиры, или липазы.

В пищеварительном тракте пчелы имеются все основные ферменты, принимающие участие в расщеплении белков, жиров и углеводов.

Из ферментов, действующих на углеводы, наибольшее значение для пчел имеет инвертаза. Ее активность в средней кишке зависит от возраста пчел (у самых молодых пчел активность незначительна, но она постепенно возрастает и достигает максимума к 20-му дню жизни пчел), а также от вида корма. Так, молодые пчелы питаются готовым медом, содержащим почти целиком инвертированные сахара, и для них нет необходимости в высокой активности фермента. Пчелы - сборщицы нектара и пыльцы питаются преимущественно нектаром, содержащим тростниковый сахар, для расщепления которого им необходим фермент.

В эпителии средней кишки образуется фермент амилаза, разлагающий крахмал на дисахарид мальтозу.

Пчелы способны усваивать жиры, которые расщепляются под действием фермента липазы, вырабатываемого клетками средней кишки. Фермент наиболее активен в первую половину жизни пчелы, когда она потребляет значительное количество перги и пыльцы.

Активность протеазы средней кишки также изменяется с возрастом: у молодых пчел, питающихся пыльцой, она максимальная, а после 24-дневного

возраста - минимальная. В результате постоянного гидролиза в кишке наблюдается повышенная концентрация продуктов расщепления, что создает разность осмотического давления в просвете кишечника и в его стенках и способствует поглощению (всасыванию) последними продуктов гидролиза.

Исследования, проведенные М. Жеребкиным, показали, что основную роль в секреции ферментов играет передний участок средней кишки, а в процессе всасывания продуктов расщепления корма - задний участок средней кишки. Такие ферменты, как инвертаза и диастаза, выделяются исключительно в передней трети средней кишки. Аналогичная картина наблюдается и в отношении протеазы. Исключение составляет фермент липаза, который одинаково активен на протяжении всей средней кишки.

В процессе обмена веществ скрытая энергия корма переходит в тепловую, механическую и другие виды. Осуществляются пластические процессы - восстановление разрушенных веществ клеток, рост и увеличение числа клеток.

## **2. Рассмотреть строение кровеносной системы пчелы.**

Кровеносная система насекомых свое-образна и существенно отличается от таковой позвоночных животных. У позвоночных животных кровь течет по кровеносным сосудам - по замкнутой системе. Кровь (гемолимфа) в теле пчелы только часть пути проходит по сосудам, а затем свободно изливается в полость тела и омывает внутренние органы и ткани - незамкнутая система.

Гемолимфа может выполнять свои функции, если она постоянно перемещается внутри тела или осуществляет кровообращение. Кровообращение происходит за счет работы пульсирующих органов. Основной из них - сердце, или спинной сосуд. Продвижение гемолимфы в ножки, жилки крыльев и усики обеспечивается добавочными пульсирующими органами, или дополнительными сердцами. Кроме этого движение гемолимфы поддерживается в теле пчел двумя диафрагмами: спинной и брюшной.

Деятельность сердца обеспечивает оптимальное распределение по органам и использование питательных веществ, но не является обязательным условием жизнедеятельности насекомых. Установлено, что после хирургического удаления или разрушения сердца насекомые не только остаются живыми, но даже сохраняют достаточно высокий уровень подвижности.

Строение и работа сердца. Сердце взрослой пчелы размещено в брюшке, в его спинной части, под тергитами и состоит из длинной трубки, разделенной на пять камер (рис. 20). Задний конец сердца расположен на уровне шестого тергита брюшка, а передний на уровне второго тергита. Сердце прикреплено к спинной стенке тела посредством мышечных волокон. Камера, расположенная на заднем конце сердца, замкнута. Передний конец сердца сужается в трубку - аорту, которая проходит через грудь в голову и там заканчивается открыто. В брюшном стебельке аорта делает 18-20 петель, тесно прилегающих друг к другу. Петли аорты окружены плотной тканью, образующей влагалищную сумку. К этой части аорты подходит огромное количество трахей. Извитое

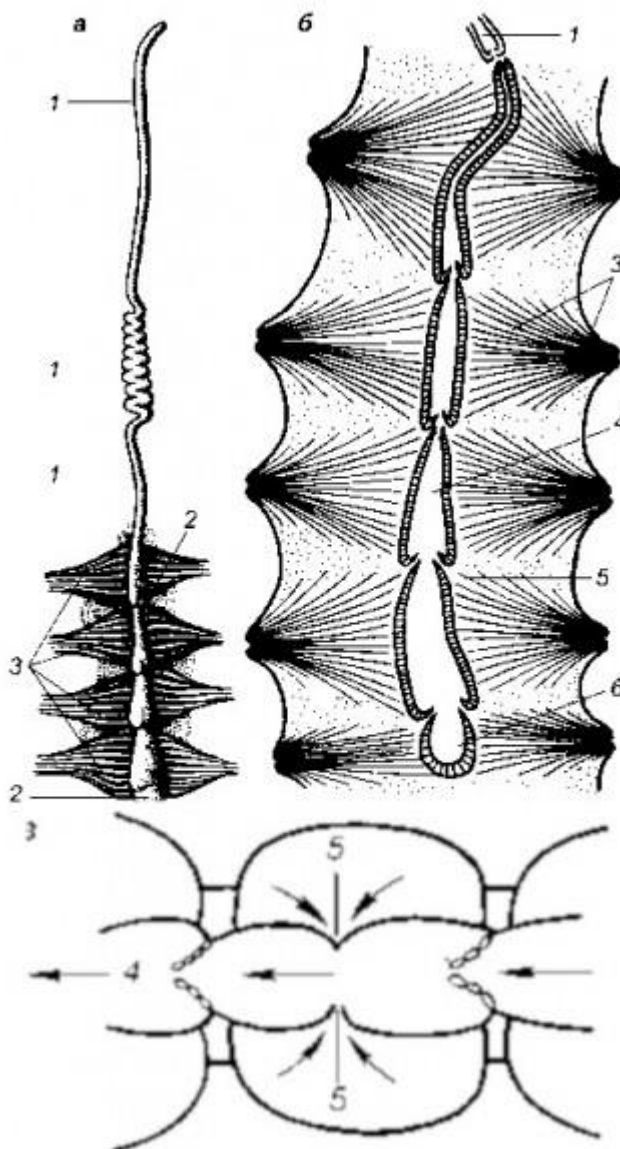
строение аорты надо рассматривать как приспособление, предупреждающее деформацию спинного сосуда при полете пчелы и резком изгибании брюшка.

Кроме того, в петлеобразной части аорты, оплетенной трахеолами, происходит интенсивный обмен газов между гемолимфой и трахеолами. Отдельные ученые склонны считать это место аорты своего рода «легким» насекомого, где гемолимфа, прежде чем попасть в головной мозг, обогащается кислородом.

Стенка сердца построена из двух слоев: адвентиции и мышечного слоя. Адвентиция покрывает сердце снаружи. Она образуется из волокнистой соединительной ткани, в которой присутствуют эластичные волокна и так называемые перикардиальные клетки, сходные с гемоцитами. Наружная оболочка обильно снабжена трахеолами. Мышечный слой состоит из поперечнополосатых волокон, объединяемых под общим названием миокарда. Ритмические сокращения миокарда обуславливают деятельность сердца. В задней части сердца стенки толще и шире, чем в передней.

Каждая камера сердца имеет несколько суживающийся передний конец, который входит внутрь рядом расположенной передней камеры. Суженный участок имеет тонкие эластичные стенки, распадающиеся на волокна и образующие межкамерный клапан. При сжатии стенок сердца эти волокна закрывают выход из камеры в заднем направлении, обеспечивая прохождение гемолимфы только в переднюю камеру.

Между камерами имеются еще отверстия - остии, через которые гемолимфа поступает в камеры сердца из перикардиального синуса. Края отверстий завернуты внутрь сердца, образуя остиальные клапаны, пропускающие гемолимфу в сердце. При сжатии камеры под давлением гемолимфы межкамерные клапаны закрываются, а остальные открываются.

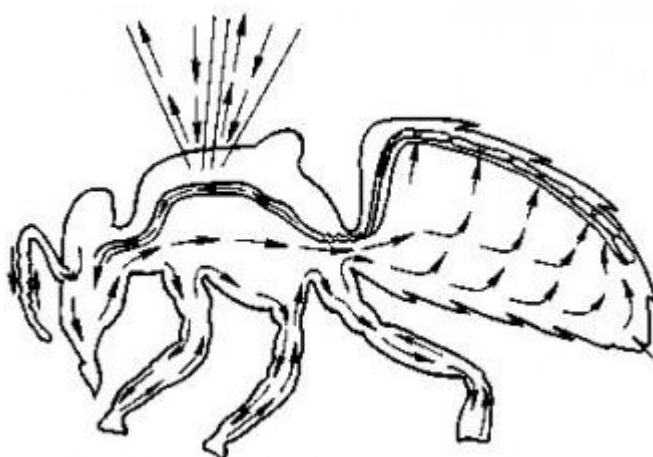


**Рис. 20 Кровеносная система пчелы:** а - общий вид; б- схема строения сердца; в - схема расположения клапанов при движении гемолимфы; 1 - аорта; 2 - сердце; 3 - крыловидные мышцы; 4 - клапан; 5 - остия; 6 - концевая камера. Деятельность сердца начинается с возникновения на заднем конце его перистальтической волны, распространяющейся вперед к аорте. Возникновение перистальтической волны начинает сердечный цикл, который состоит из трех фаз: I- систола - период сокращения; II - диастола - период расслабления; III - диастазис - общая пауза сердца.

Ритмические сокращения сердца пчелы продолжаются даже при полном или частичном вырезании его из тела. Ритм работы сердца определяется, следовательно, работой самих сердечных мышц, но в то же время координируется нейрофизиологическими механизмами организма пчелы, а также эндокринной системой (наиболее важную роль играют кардиальные тела), находящейся под контролем центральной нервной системы. Среди эндокринных органов, регулирующих деятельность сердца у насекомых,

наиболее важны мозговые железы, оказывающие возбуждающее действие как на кардиальные нейроны, так и на мышечные волокна миокарда.

Циркуляция гемолимфы. Кровообращение в полости тела насекомого поддерживается двумя диафрагмами. Обе диафрагмы делят внутреннюю часть брюшка на три полости, или синуса: перикардиальный (околосердечный), перивисцеральный (околокишечный) и периневральный (околонервный). Все три синуса соединены между собой. Спинная диафрагма проходит между сердцем и кишечником. Она отделяет дорсальную часть тела перикардиальный синус от расположенного ниже перивисцерального синуса. Брюшная диафрагма проходит между кишечником и брюшной нервной цепочкой. Она отделяет самый нижний периневральный синус от перивисцерального. На обеих диафрагмах находятся мышечные волокна, способные к самостоятельным сокращениям. На спинной диафрагме мышечные волокна образуют крыловидные мышцы, расположенные посегментно соответственно камерам сердца. Волокна крыловидных мышц прикрепляются к стенкам сердца и участвуют в его работе. Диафрагмы не являются сплошными перегородками, в них имеются просветы, через которые гемолимфа из общей брюшной полости, окружающей кишечник, поступает в околосердечный синус.



*Рис. 21 Схема циркуляции гемолимфы в теле пчелы*

Циркуляция гемолимфы в полости тела пчелы происходит по схеме, показанной на рис. 21. Во время диастолы все мышцы сердца расслаблены, крыловидные же в это время сокращены, в результате чего спинная диафрагма становится плоской и стенки камер сердца несколько растягиваются. В это время гемолимфа насасывается из перивисцеральной в перикардиальную полость и через устья заполняет камеры сердца. Во время систолы внутри сердца создается слабое положительное давление, под воздействием которого гемолимфа гонится вперед к голове. В голове гемолимфа, обильно обогащенная питательными веществами, выливается из аорты в полость между мозгом и пищеводом. Из полости головы кровь переходит в грудной отдел, разливаясь между мышцами. Во время полета пчелы движение мышц ускоряет процесс кровообращения. Далее гемолимфа через стебелек брюшка попадает в полость брюшка, где омывает брюшную нервную цепочку. В брюшке ток гемолимфы

направляется брюшной диафрагмой. При сокращении ее мышц гемолимфа гонится назад и в стороны, а затем поступает в перивисцеральный синус, где расположены кишечник и мальпигиевы сосуды. Из кишечника в гемолимфу поступают все питательные вещества. Продукт обмена веществ - мочевиная кислота - переходит из крови в мальпигиевы сосуды. Из мальпигиевых сосудов мочевиная кислота поступает в заднюю кишку, откуда выбрасывается с каловыми массами.

Следовательно, брюшная диафрагма обеспечивает равномерное распределение гемолимфы по всему брюшку и подъем ее к кишечнику. Насыщенная питательными веществами и очищенная от продуктов распада гемолимфа поступает в перикардальный синус, затем в сердце и вновь перегоняется в голову.

Таким образом, хотя пчела и имеет незамкнутую систему кровообращения, однако в ее теле гемолимфа совершает правильные кругообороты, омывая все клетки, органы и ткани.

Местные пульсирующие органы. Проталкивание гемолимфы в отдаленные участки тела пчелы - антенны, ножки и жилки крыльев - обеспечивается имеющимися у их оснований местными пульсирующими органами. Так, в голове у основания усиков находится пульсирующая ампула, от которой отходят по бокам сосуды к основанию усиков. Ампула имеет отверстие с клапаном, в которое попадает гемолимфа из полости тела. Ампулы соединены широкой фронтальной мышцей, они растягиваются и заполняются гемолимфой при сокращении этой мышцы. Самостоятельные сокращения ампул выталкивают гемолимфу в полость антенны, а затем она свободно течет из нее обратно. По такой же схеме устроены и другие местные пульсирующие органы. Все местные пульсирующие органы функционально не связаны с сердцем и характеризуются собственным ритмом сокращений. Вместе с тем их сокращения подчинены головному мозгу: при испуге у насекомого изменяется ритм сокращений не только спинного сосуда, но и дополнительных сердец.

Гемолимфа. У высших животных в организме циркулируют две жидкости: кровь, выполняющая дыхательную функцию, и лимфа, выполняющая главным образом функцию переноса питательных веществ. Ввиду существенного отличия от крови высших животных, кровь насекомых получила специальное название - гемолимфа. Гемолимфа представляет собой единственную тканевую жидкость в теле насекомых. Подобно крови позвоночных животных она состоит из жидкого межклеточного вещества - плазмы и находящихся в ней клеток - гемоцитов. В отличие от крови позвоночных гемолимфа не содержит клеток, снабженных гемоглобином или другим дыхательным пигментом. Вследствие этого гемолимфа не выполняет дыхательной функции. Все органы, ткани и клетки забирают из гемолимфы нужные им питательные вещества и в нее же выделяют продукты обмена. Гемолимфа транспортирует продукты пищеварения от стенок кишечного канала ко всем органам, а продукты распада переносит к органам выделения.

Количество гемолимфы в теле рабочей пчелы составляет 2,7-7,2 мг; у спарившейся матки - 2,3; у яйцекладущей матки - 3,8; у трутня - 10,6 мг.

Плазма гемолимфы служит внутренней средой, в которой живут и функционируют все клетки организма насекомого, и представляет собой водный раствор неорганических и органических веществ.

Воды в гемолимфе содержится от 75 до 90%. Реакция гемолимфы большей частью слабокислая или нейтральная (рН от 6,4 до 6,8).

Свободные неорганические вещества гемолимфы очень разнообразны и находятся в плазме в виде ионов. Их общее количество не превышает 3%. Насекомые используют их не только для поддержания осмотического давления гемолимфы, но и как резерв ионов, необходимых для нормальной работы клеток.

К основным катионам гемолимфы относят натрий, калий, кальций и магний.

Среди анионов гемолимфы на первом месте стоит хлор.

В гемолимфе всегда содержатся растворимые газы - немного кислорода и значительное количество CO<sub>2</sub>. Так, у личинки пчелы диоксида углерода содержится от 25 до 30 объемных процентов, а у куколки в запечатанной ячейке - от 22 до 25 объемных процентов.

В плазме гемолимфы имеются разнообразные органические вещества - углеводы, белки, липиды, аминокислоты, органические кислоты, глицерин, дипептиды, олигопептиды, пигменты и др.

Состав углеводов гемолимфы у пчел различного возраста нестабилен и прямо отражает состав сахаров, поглощенных с кормом. У молодых пчел (не старше 56 дней) отмечается низкое содержание глюкозы и фруктозы, а у рабочих пчел сборщиц нектара гемолимфа богата этими моносахаридами. Уровень содержания фруктозы в гемолимфе пчел всегда больше, чем глюкозы.

В гемолимфе трутней глюкозы меньше, чем у рабочих пчел, и ее количество довольно постоянно - 1,2%. У неплодных маток отмечено высокое содержание глюкозы в гемолимфе (1,7%) во время брачных полетов, но с переходом к кладке яиц содержание сахаров уменьшается и поддерживается на одном достаточно постоянном уровне независимо от возраста маток. При нахождении их в семьях, которые готовятся к роению, в гемолимфе маток происходит значительное увеличение концентрации сахара.

Кроме глюкозы и фруктозы в гемолимфе пчел содержится значительное количество дисахарида трегалозы. У насекомых трегалоза служит транспортной формой углеводов. Клетки жирового тела синтезируют ее из глюкозы, а затем выделяют в гемолимфу. Синтезированный дисахарид с током гемолимфы разносится по всему телу и поглощается теми тканями, которые нуждаются в углеводах. В тканях трегалоза расщепляется до глюкозы специальным ферментом, которого особенно много у пчел сборщиц пыльцы.

Углеводы накапливаются в жировом теле и мышцах пчел в форме гликогена. У куколки гликоген поступает в гемолимфу из клеток при гистоллизе органов тела личинки.

Белки составляют существенную часть гемолимфы - от 1 до 5 г. на 110 мл. плазмы. Методом дискового электрофореза на полиакриламидном теле удается выделить из гемолимфы от 15 до 30 белковых фракций. Число таких

фракций варьирует в зависимости от таксономического положения, пола, стадии развития насекомых и режима кормления.

В гемолимфе половозрелых самок в отличие от самцов содержатся белковые фракции, получившие название вителлогенинов. Этот специфический для женских особей белок необходим для образования желтка в формирующихся яйцах. Вителлогенины синтезируются в жировом теле, а гемолимфа транспортирует их к созревающим ооцитам (зародышевым клеткам).

Особенно богата гемолимфа пчел, как и большинства других насекомых, аминокислотами. Их содержится в 50-100 раз больше, чем в плазме позвоночных животных. Обычно в гемолимфе обнаруживают 15 -16 свободных аминокислот, среди них максимального содержания достигают глутаминовая кислота и пролин.

На аминокислотный состав гемолимфы личинок влияет аминокислотный состав используемых пчелами - кормилицами перги и пыльцы.

Липиды (жиры) поступают в гемолимфу главным образом из кишечника и жирового тела. Значительную часть липидной фракции гемолимфы составляют глицериды, т. е. сложные эфиры глицерина и жирных кислот. Содержание липидов непостоянно и зависит от состава корма насекомых. В 100 мл. гемолимфы личинок рабочих пчел содержится от 0,37 до 0,58 г. липидов.

В гемолимфе насекомых можно обнаружить почти все органические кислоты, участвующие в реакциях цикла Кребса.

Среди пигментов, содержащихся в гемолимфе, чаще всего встречаются каратиноиды и флавоноиды, которые создают желтую или зеленоватую окраску гемолимфы. В гемолимфе медоносных пчел присутствует бесцветный хромоген меланина.

В гемолимфе всегда присутствуют продукты распада в виде свободной мочевой кислоты или в виде ее солей (уратов).

Наряду с отмеченными органическими веществами в гемолимфе медоносных пчел всегда присутствуют окислительные и восстановительные ферменты, а также пищеварительные, которые содержатся как в плазме, так и в гемоцитах.

Клетки гемолимфы. В гемолимфе пчел присутствуют гемоциты, представляющие собой снабженные ядрами клетки, которые образуются из мезодермы.

Большая их часть обычно оседает на поверхности различных внутренних органов, и только некоторое количество свободно циркулирует в гемолимфе. Гемоциты, прилегающие к тканям и сердцу, образуют фагоцитарные органы. У пчел гемоциты проникают и в сердце и циркулируют даже в тонких жилках крыльев.

Общее число гемоцитов, свободно циркулирующих в теле насекомого, достигает 13 млн, а их суммарный объем - 10% объема гемолимфы. По своей форме они очень разнообразны. Все гемоциты, встречающиеся у личинок, куколок, молодых и старых пчел, принято делить на пять основных типов: плазмоциты, нимфоциты, сферулоциты, эноцитоиды и платоциты (рис.22).

Каждый тип - это самостоятельная группа гемоцитов, не связанных друг с другом по происхождению и не имеющих морфологических переходов.

Плазмоциты - это клеточные элементы гемолимфы личинки. Молодые клетки часто делятся митотическим путем, проходят пять стадий развития, отличающихся размерами и строением.

Нимфоциты - это клеточные элементы гемолимфы куколки, которые вдвое меньше плазмоцитов. Нимфоциты имеют светопреломляющие гранулы и вакуоли.

Сферулоциты встречаются у куколки и взрослой пчелы. Эти клетки отличаются наличием в цитоплазме включений - сферул.

Эноцитоиды также встречаются у куколок и взрослых пчел. Клетки имеют округлую форму. В цитоплазме эноцитоидов содержатся гранулированные или кристаллические включения. Все клетки этого типа проходят шесть стадий развития.

Платоциты - небольшие, разнообразной формы клетки, составляющие 80 - 90% всех гемоцитов. Они проходят семь стадий развития.

Функции гемолимфы. Гемолимфа выполняет следующие основные жизненно важные функции.

1. Перенос питательных веществ от стенок кишечника ко всем органам - трофическая функция. В этом процессе принимают участие гемоциты и химические соединения плазмы. Часть питательных веществ поступает из гемолимфы в клетки жирового тела и откладывается там про запас. При голодании пчел эти вещества вновь переходят в гемолимфу.

2. Участие в удалении продуктов распада. Гемолимфа, протекая в полости тела, постепенно насыщается продуктами распада и приходит в соприкосновение с мальпигиевыми сосудами, клетки которых забирают из раствора мочевую кислоту, ураты и другие вещества. Из мальпигиевых сосудов эти продукты поступают в заднюю кишку, откуда выбрасываются с каловыми массами.

3. Защитная функция. В выполнении этой функции участвуют белки плазмы, гемоциты, способные к фагоцитозу, и клетки, образующие гемоцитарные капсулы вокруг многоклеточных паразитов. Гемоциты также скапливаются в местах повреждения тела, образуя своего рода пробку, закрывающую рану. При этом происходит размножение гемоцитов, а затем фагоцитоз погибших клеток. Кроме того, некоторые белки плазмы могут создавать устойчивость насекомых к болезнетворным микроорганизмам (иммунитет).

4. Механическая функция - создание необходимого внутреннего давления, или тургора. Благодаря этому у личинок поддерживается определенная форма тела. Кроме того, в результате сокращения мышц может создаться повышенное давление гемолимфы, которое используется для разрыва кутикулярного покрова у личинок при линьке или расправлении крыльев у только что вышедших из ячеек молодых пчел.

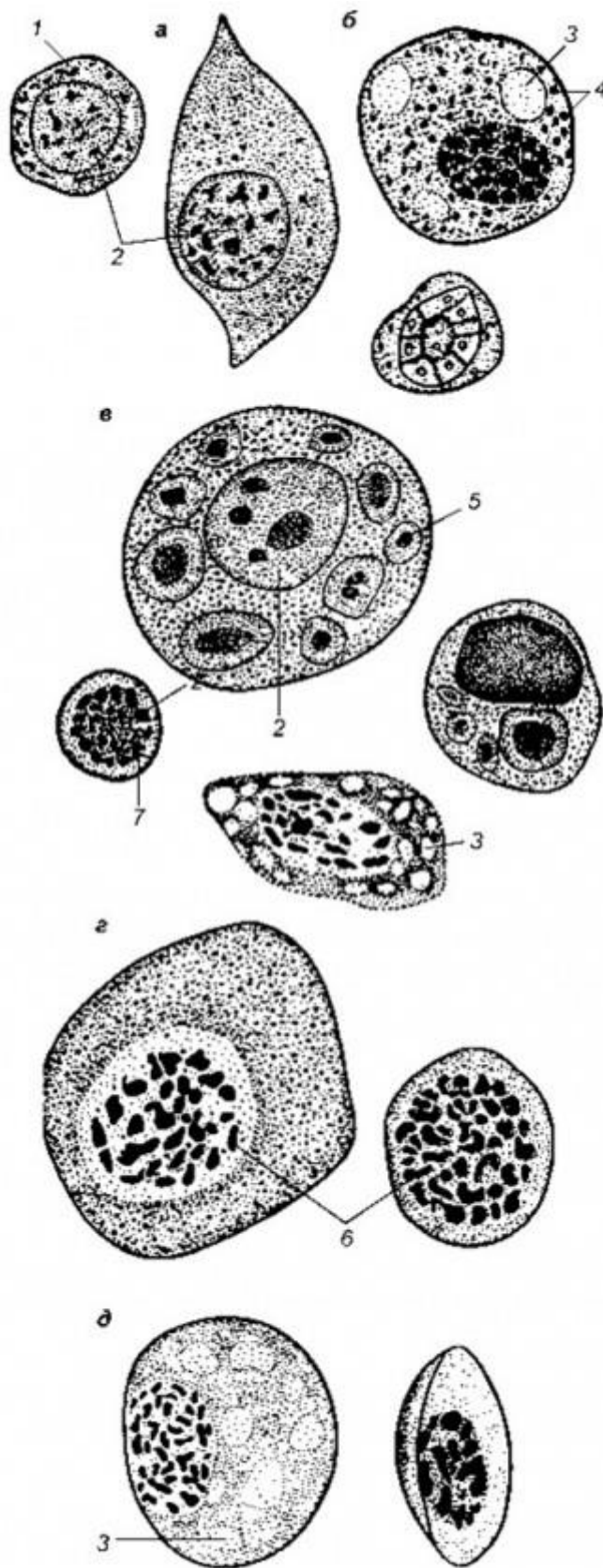
5. Поддержание активной кислотности на определенном уровне. Почти все жизненные процессы в организме могут нормально протекать при постоянной реакции среды. Поддержание постоянства активной кислотности

(рН) достигается благодаря буферным свойствам гемолимфы. Так, при разведении гемолимфы в 10 раз ее активная кислотность почти не изменяется.

6. Участие в газообмене. Образующийся в клетках диоксид углерода непосредственно попадает в гемолимфу, которая переносит его в места, где повышенные возможности аэрации обеспечивают удаление его через трахейную систему.

7. Участие в метаморфозе. Гемолимфа омывает все органы и ткани пчелы, объединяя их в одно целое. В гемолимфу попадают гормоны, ферменты и другие вещества, которые разносятся по всему телу. Под влиянием гормонов происходят процессы метаморфоза - превращения личинки в куколку и куколки во взрослую пчелу.

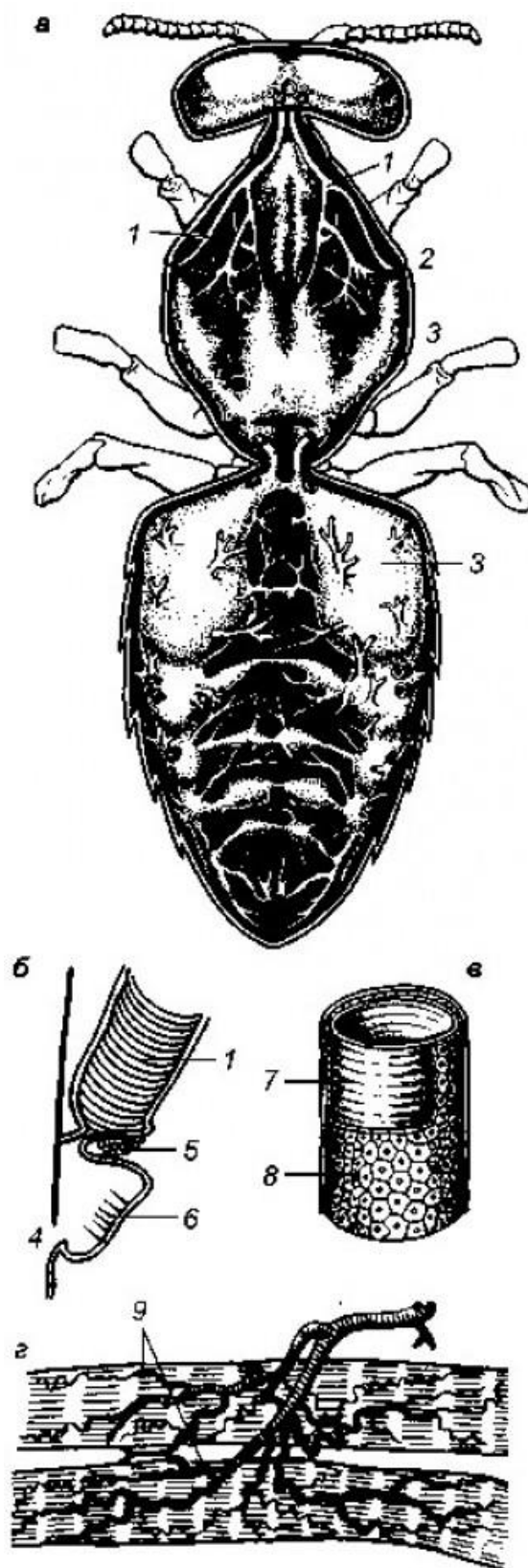
8. Терморегуляция организма. Омывая места усиленного теплообразования (грудные мышцы), гемолимфа нагревается и переносит это тепло в места с более низкой температурой.



**Рис. 22** Клетки гемолимфы: а - плазмоциты; б - нимфоциты; в - сферулоциты; г - энцитойды; д - платоциты (в стадии развития и дегенерации); 1 - цитоплазма; 2 - ядро; 3 - вакуоли; 4 - базофильные зерна; 5 - сферулы; 6 - хроматиновые глыбки; 7 - хроматиновые зерна.

### 3. Рассмотреть строение дыхательной системы пчелы.

Продукты расщепления питательных веществ, поступивших в клетки тела, могут передать содержащуюся в них энергию только при окислении. Необходимый для этого процесса кислород доставляется органами дыхания, которые одновременно удаляют из организма конечные продукты распада - диоксид углерода и воду в виде пара.



*Рис. 23 Дыхательная система пчелы: а - воздушные мешки и главные трахейные стволы; б - продольный разрез брюшного дыхальца; в - часть трахеи при сильном увеличении; г - разветвления трахеи и трахеолы в мышечной ткани; 1 - трахеи; 2 - первое грудное дыхальце; 3 - воздушные мешки; 4 - вход в дыхательную камеру; 5 - мышца замыкающего аппарата; 6 - волоски; 7 - спиральные утолщения; 8 - эпителиальные клетки; 9 - трахеолы.*

Дыхательная система насекомых своеобразна. Она состоит из большого числа сильно разветвленных воздухоносных трубок - трахей, пронизывающих все тело. Трахеи открываются наружу с помощью дыхалец (стигм). Мельчайшие разветвления трахей образуют трахейные капилляры - трахеолы. У медоносных пчел крупные трахейные стволы образуют сильные расширения - воздушные мешки (рис. 23).

Трахея представляет собой трубку, стенки которой состоят из двух слоев: внутреннего хитинового (интими) и внешнего однослойного трахейного эпителия (матрикса).

Внутренний хитиновый слой содержит тонкую экзокутикулу, которая образует спиральные утолщения (тенидии, или с пираль). Эти утолщения постоянно поддерживают трахею в расправленном состоянии. Одновременно спиральные утолщения придают трахеям прочность, гибкость и растяжимость. Так, при повышении давления трахея может укоротиться на 20-30%, а при растяжении - увеличиться почти вдвое без нарушения ее строения и функции.

Дыхальца, или стигмы, расположены по бокам сегментов груди и брюшка. У пчелы 10 пар дыхалец - три на грудном отделе и семь на брюшном.

С наружным воздухом дыхальце сообщается через небольшое продольное отверстие. Через это отверстие воздух попадает в сферическую полость дыхательную камеру, внутренние стенки которой обильно покрыты волосками. Сеть волосков выполняет функцию фильтра, проходя через который, воздух очищается от механических примесей (зерен цветочной пыльцы).

Д.Ли (1963) показал, что молодые пчелы имеют в дыхальцах мягкие эластичные волоски, через которые легко проникает в трахею клещ акарапис вуди. У пчел старше 9-дневного возраста волоски затвердевают, и клещи через такую решетку волосков проникнуть не могут. Поэтому в этом возрасте пчелы не заражаются.

От переднего края дыхательной камеры в косом направлении отходит ветвь трахеи, которая открывается вторым концом в воздушном мешке. Отверстие трахеи имеет вид щели. У входа трахеи в дыхательную камеру расположен замыкающий аппарат, который состоит из двух пружинных кусков хитина (замыкающих конусов), связанных замыкающей мышцей. Сближаясь, края конусов закрывают трахею, и воздух перестает поступать в нее. К нижнему (хорошо развитому) конусу прикреплена еще размыкательная мышца, при сокращении которой вершина конуса отводится в сторону и просвет трахеи открывается. Закрывание и открывание дыхалец обеспечивают более интенсивный обмен газов при дыхательных движениях насекомого. При закрытом дыхальце полностью прекращается доступ воздуха в трахею, что

позволяет пчелам длительное время находиться в отравленном воздухе, изолировав себя от него.

Регуляция работы дыхалец основана главным образом на рефлекторном торможении и возбуждении мышц, обслуживающих замыкающий аппарат. Помимо этого центрального механизма регуляции действует и периферический механизм, обусловленный блокирующим влиянием диоксида углерода на нервно-мышечную передачу. Дыхательный замыкающий аппарат реагирует на изменения концентрации диоксида углерода. При высокой концентрации углекислоты нервно-мышечная передача полностью блокируется и дыхальца вообще не закрываются.

Отходящие от дыхалец короткие трахейные стволы ведут в воздушные мешки. Одна пара самых крупных воздушных мешков расположена симметрично по бокам брюшка. В груди расположены четыре парных и два непарных мешка. В мешках отсутствуют спиральные утолщения, поэтому их стенки могут опадать при сжатии брюшка и увеличиваться при его расширении. В голове и груди воздушные мешки не могут спадаться, как в брюшке, так как они постоянно заполнены воздухом и сохраняют свой объем. Стиммы дыхательной пластинки жалоносного аппарата также соединены с небольшими воздушными мешками, которые дают отростки в большие воздушные мешки. Воздушные мешки брюшка, груди и головы соединены друг с другом трахейными стволами.

Воздушные мешки обеспечивают интенсивное дыхание пчелы во время полета, когда необходим добавочный кислород в связи с повышенным уровнем обмена веществ. Кроме того, воздушные мешки участвуют в вентиляции крыловых мышц и регулируют объем внутренних органов (кишечника, яичника), что в значительной степени облегчает полет пчелы. От воздушных мешков отходят многочисленные трахеи. Диаметр трахей постепенно уменьшается.

Мельчайшие трахеи с просветом 1 мкм и менее называют трахеолами. Они лежат непосредственно на поверхности клеток, но иногда проникают внутрь их и близко подходят к митохондриям. Некоторые трахеи, имеющие диаметр до 2- 5 мкм, заканчиваются особой трахейной (звездчатой) клеткой. Стенки трахеол и трахейных клеток проницаемы для газов и воды. Концы их всегда замкнуты, поэтому обмен газов происходит через их стенки. Эти клетки принимают участие в контроле снабжения тканей кислородом.

При дыхании воздух через дыхальца проникает в главные трахейные стволы и далее по разветвлениям трахей меньшего диаметра достигает трахеол, через которые кислород поступает к тканям и клеткам.

Большинство насекомых совершают дыхательные движения, заключающиеся в ритмичных сжатиях и расширениях брюшка. Так, брюшко пчелы во время таких движений увеличивается в длину на 12%, в ширину на 2,5%. Движения брюшка обеспечивают механическую вентиляцию трахейной системы. При расширении брюшка давление внутри воздушных мешков значительно снижается, что ведет к засасыванию воздуха через дыхальца. Объем воздуха в воздушных мешках и трахейных стволах при интенсивном дыхании увеличивается и уменьшается на 1/3 их общего объема. Ритм

дыхательных движений, а следовательно и интенсивность трахейной вентиляции, зависит от внешних условий и состояния пчелы. Так, спокойно сидящая пчела совершает 40 дыхательных движений в минуту, вернувшись из полета - до 150. Наиболее интенсивны дыхательные движения у пчелы во время полета. Установлено, что вентиляция трахейной системы у пчелы носит направленный характер - воздух входит в одни дыхальца и выходит в другие. Воздух в тело пчелы попадает через брюшные дыхальца в момент расслабления брюшка. При сжатии брюшка воздух перегоняется из брюшка в грудь. Брюшные дыхальца в этот момент закрыты, а проподемальные открыты. Отработанный воздух выходит через проподемальные дыхальца. При полете воздух поступает в трахейные стволы через брюшные и первое грудное дыхальца, а выходит через проподемальные дыхальца.

Трахейная система вентилируется еще дополнительно за счет мышц при полете. Воздушные мешки в голове вентилируются за счет изменений кровяного давления: при повышении его воздушные мешки сжимаются, выталкивая воздух, при снижении - раздуваются, засасывая воздух.

При выдохе воздушные мешки брюшка опадают, что создает хорошие условия для отсасывания воздуха из трахей в мешки во время выдоха. Тем самым воздушные мешки выполняют роль резервуаров, в которых воздух при вдохе накапливается, а затем при выдохе, главным образом во время фазы сжатия, несколько продвигается в трахеи.

С фазой сжатия связана ритмическая работа дыхалец, которые открываются и закрываются синхронно с общими дыхательными движениями пчелы. Ритмическая работа дыхалец и дыхательные движения брюшка регулируются как нервным, так и химическим путем.

В регуляции дыхательных движений принимают участие два типа нервных центров. Они определяют ритм и амплитуду сокращений туловищных мышц. Первичный дыхательный центр вызывает дыхательные движения, а вторичный стимулирует или тормозит деятельность первичного центра.

Первичные центры соответствуют отдельным ганглиям брюшка и заднегруди. Каждый из них контролирует дыхательные движения своего сегмента, но один из ганглиев является ведущим, который определяет ритм дыхательных движений всего тела. В качестве ведущего дыхательного центра выступает первый брюшной ганглий. Вторичные дыхательные центры соответствуют головным и грудным ганглиям. Импульсы этих ганглиев могут изменить ритм дыхательных движений, зарождающихся в первичных центрах. Вторичные дыхательные центры способны реагировать на изменение рН гемолимфы, которое определяется уровнем содержания диоксида углерода и недоокисленных продуктов обмена веществ.

Повышенное содержание  $\text{CO}_2$  приводит к увеличению частоты нервных импульсов во вторичном центре и открыванию дыхалец на длительное время. Недостаток кислорода также стимулирует дыхательные движения брюшка пчелы.

С помощью дыхательных движений при открытых дыхальцах воздух легко проникает в крупные трахеи. Проникновение же его в тонкие трахеи и

трахеолы путем нагнетания невозможно вследствие огромного капиллярного сопротивления. В этом случае, согласно диффузионной теории А. Крога (1920), транспортирование  $O_2$  и  $CO_2$  по трахейной системе осуществляется благодаря процессам газовой диффузии. Движущая сила диффузии - разность парциальных давлений газа в атмосфере и в концевых разветвленных трахеях. Парциальное давление кислорода выше в атмосфере и ниже в тканях, испытывающих потребность в этом газе. В результате возникают диффузионные потоки кислорода, направленные внутрь тела насекомого.

Вентиляция трахейной системы обеспечивает не только поступление в организм кислорода, но и удаление из него диоксида углерода. Это достигается как при дыхательных движениях (путем выдыхания), так и с помощью диффузии через кожу. Последний способ имеет немаловажное значение ввиду того, что диффузия диоксида углерода через ткани совершается в 36 раз интенсивнее, чем кислорода. Вместе с тем большая часть диоксида углерода удаляется через трахейную систему в газообразном состоянии и до 25% его выводится из организма диффузно.

При сравнении строения дыхательной и кровеносной систем отмечается взаимная отрицательная связь между ними: кровеносная система медоносной пчелы развита слабо и, за исключением аорты, никаких кровеносных сосудов не имеет; напротив, трахейная дыхательная система сильно развита, мельчайшие разветвления ее проникают в самые отдаленные части тела. Такое различие в строении дыхательной и кровеносной систем определяется их функциями: кровеносная система в основном разносит по телу питательные вещества и выводит продукты распада, а дыхательная система выполняет функцию газообмена, доводит до клеток тела кислород, обеспечивая тем самым процесс окисления, и удаляет из тела продукт окисления -  $CO_2$ .

Так как при дыхании поглощаемые и выделяемые вещества находятся в газообразном состоянии, процесс дыхания называют также газообменом. В обменных процессах, происходящих в организме, большое значение имеет дыхательный коэффициент - отношение количества выделенного  $CO_2$  к количеству поглощенного кислорода. Вычисление дыхательного коэффициента позволяет установить, какие вещества используются для окисления во время дыхания пчелы. При полном окислении углеводов он равен 1, белков - 0,78-0,82, жиров - 0,7.

Значение дыхательного коэффициента зависит от возраста пчел и используемого корма. Так, у молодых пчел, выполняющих функции по кормлению личинок и усиленно потребляющих белковый корм (пыльцу), дыхательный коэффициент равен 0,7; у лётных пчел, питающихся главным образом сахаром, в состоянии покоя и при непродолжительном полете - 1; у пчел, использующих для питания преимущественно мед (в зимний период), — 0,94. Кроме того, на этот показатель влияет температура наружного воздуха. Максимального значения он достигает при 17°C, а минимального при 32°C.

К внешним факторам, влияющим на газообмен и потребление кислорода, относится влажность. В условиях пониженной влажности, когда возникает угроза быстрого испарения воды из организма, насекомые часто закрывают дыхальца. Это приводит к снижению интенсивности дыхания.

Потребление пчелами кислорода резко повышается с изменением их активности. Так, у летящей пчелы по сравнению с находящейся в полном покое поглощение кислорода увеличивается в 48 раз и более.

Потребность пчелиной семьи в кислороде складывается из потребности самих пчел и их расплода, находящегося в разных стадиях развития. Установлено, что в нормальном состоянии для семьи пчел (вместе с расплодом) требуется в активный летний период около 20 л. воздуха в час (на 1 кг пчел), а зимой - лишь около 4 л.

Особенно велика потребность пчелиной семьи в кислороде во время выполнения интенсивных работ по выращиванию расплода, выделению воска, строительству сотов, переработке нектара в мед.

На интенсивность обмена веществ и потребление кислорода огромное влияние оказывает состояние пчелиной семьи. Беспокойство пчел, вызванное любым фактором, резко повышает обмен веществ.

### **Контрольные вопросы:**

- 1 Назовите функции пищеварительной системы медоносных пчёл.
- 2 Охарактеризуйте строение пищеварительной системы медоносных пчёл.
- 3 Охарактеризуйте функции слюнных желез медоносных пчёл.
- 4 Охарактеризуйте функции ректальной железы медоносных пчёл.
- 5 Назовите функции и особенности кровеносной системы медоносных пчёл.
- 6 Охарактеризуйте строение кровеносной системы медоносных пчёл.
- 7 Охарактеризуйте систему кровообращения у медоносных пчёл.
- 8 Охарактеризуйте систему удаления из организма пчёл продуктов обмена медоносных пчёл.
- 9 Назовите функции, особенности и строение дыхательной системы медоносных пчёл.
- 10 Охарактеризуйте отношение пчёл к содержанию кислорода и углекислого газа в составе воздуха гнезда пчелиной семьи.

### **Задание 1**

Зарисовать в тетради строение пищеварительной, кровеносной, дыхательной системы пчелы.