

А. Н. Мельниченко

**ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ГЛАЗ
МЕДОНОСНОЙ ПЧЕЛЫ APIS MELLIFERA L.
(HYMENOPTERA, APIDAE) И СОЛНЕЧНЫЙ СВЕТ**

[A. N. MELNITCHENKO. GEOGRAPHICAL VARIABILITY OF THE EYES OF THE HONEY BEE APIS MELLIFERA L. (HYMENOPTERA, APIDAE) AND THE SUN LIGHT]

«Глаз в отношении энергии приспособлен не к самому Солнцу, а к солнечному свету, рассеянному от окружающих тел».

С. И. Вавилов.

Глаза животных, в том числе медоносных пчел, самые достоверные и дальнедействующие анализаторы цвета и расстояния, формы и размеров окружающих предметов. Наряду с органами обоняния они возникли и стали совершенствоваться уже на самых ранних этапах развития животного мира.

В зрительных восприятиях пчел и других насекомых решающую роль играют фасеточные глаза, состоящие из множества мелких глазков — омматидиев. Строение и функции фасеточных глаз очень сложны и своеобразны. Пчелы обладают цветовым зрением. Их глаза хорошо различают не только цвета спектра видимого света, но и ультрафиолетовые лучи. Велика острота и значительна дальность их зрения.

Однако до сих пор многие важные вопросы анатомии и особенно физиологии органов зрения пчел изучены крайне недостаточно, что затрудняет создание полноценной теории этого процесса. Даже такая относительно простая задача, как точное определение количества фасеток и размеров глаз рабочих пчел, маток и трутней, решена лишь в грубом приближении. Так, Шенфельд (Schönfeld, 1955) считает, что сложные глаза рабочих пчел содержат от 4.000 до 4.500 фасеток, Снодграсс (Snodgrass, 1956) — от 4.500 до 5.000, Кришунас (1958) — от 8.000 до 13.000, Залесский (1958) — даже до 63.000 фасеток!

Еще более разноречивы данные о количестве фасеток глаз маток и трутней. Почти вовсе не изучены приспособления фасеточных глаз пчел и других насекомых к восприятию расстояний (аккомодация) и разной интенсивности освещения (адаптация). Сделаны только первые шаги в изучении локализации зрительных нервных центров и почти ничего не сделано в изучении физиологии этих центров и зрительных (проводниковых) путей глаза.

Только вследствие неполноты знания могла появиться на свет и получить распространение, например, «теория компасно-часового зрения», согласно которой пчелы направляются к цветам за нектаром не потому, что видят и обоняют их, а потому, что в теле пчел якобы имеются какие-то «внутренние часы» с врожденным «суточным заводом» (Мазохин-Поршняков, 1961 и др.).

Из сказанного понятно, насколько актуальным является конкретное экспериментальное исследование различных сторон зрения пчел и других насекомых.

В процессе изучения дальности зрения пчел (Мельниченко, 1961) мы столкнулись с необходимостью иметь точные сведения о количестве глазных фасеток у пчел различных популяций, а также о зависимости числа фасеток и размеров глаз от интенсивности (энергии) солнечной радиации, закономерно изменяющейся в различных биоклиматических зонах, что имеет существенное значение для понимания причин географической изменчивости пчел. При отсутствии указанных сведений в литературе нам пришлось добывать их своими силами.

Количественный состав глазных фасеток изучался нами у пчел следующих географически различных популяций: горногрузинской из района Чхороцку (42.5° с. ш., 42.2° в. д.), кубанской из района Майкопа (44.6° с. ш., 40.2° в. д.), воронежской из Гремячского района (51.5° с. ш., 39.0° в. д.) и горьковской из Варнавинского района (57.5° с. ш., 45.1° в. д.).

Названные популяции — это хорошо различающиеся по комплексам экстерьерных и интерьерных признаков расы, или подвиды медоносных пчел. Особенно контрастны различия между горногрузинскими и кубанскими пчелами, между горногрузинскими, кубанскими и среднерусскими лесными пчелами. Районы обитания каждого подвида пчел расположены в разных биоклиматических зонах: горногрузинских — в зоне влажных субтропиков, обильных солнечным светом и теплом; кубанских — в лесостепи предгорий Кавказа; воронежских — в зоне разнотравной степи среднерусской равнины; горьковских — в зоне таежных лесов Верхнего Заволжья, где летом преобладает облачная и прохладная погода.

Чтобы сделать подсчет фасеток точным, необходимо иметь хорошие многократно увеличенные фотоснимки хрусталиковой роговицы глаза. Для получения таких фотоснимков нами была применена следующая методика препаровки фасеточных глаз и микрофотографирования. Глаза вместе с головой пчелы вываривались в течение 15 минут в 10%-м растворе калийной щелочи, затем несколько раз промывались водой и помещались на 25—30 минут в 70%-й спирт. Ткань хрусталиковой роговицы, отслоенная в результате указанной обработки, отделялась от поверхности глаза при помощи препаровальных игл и бритвы, очищалась от волосков и погружалась в каплю глицерина, находящуюся на предметном стекле. Для удаления из глицерина пузырьков воздуха, резко ухудшающих фотографиярование, стекло вместе с препаратом роговицы подогревалось на спиртовой лампе, после чего препарат накрывался покровным стеклом.

Успешное фотографиярование хрусталиковой роговицы возможно лишь тогда, когда препарат ее плоский. Но сделать целый препарат плоским удается (и то не всегда) лишь в отношении глаз рабочих пчел и маток. Препарат же роговицы глаза трутней обязательно надо разрезать на 3—4 дольки, после чего можно его сделать плоским, чтобы сфотографировать все фасетки. Хорошо изготовленные препараты фотографияровались в проходящем свете при помощи микрофотонасадов. При печатании фотоснимки роговицы увеличивались в 75—100 раз. Подсчет фасеток производился только на тех фотоснимках препаратов, которые были вполне доброкачественными. При строгом отборе до 30% препаратов приходилось браковать.

Данные раздельного подсчета глазных фасеток рабочих пчел, маток и трутней различных популяций обрабатывались методом математической статистики. Полученные числовые величины оказались статистически достоверными.

Сведения об интенсивности солнечной радиации в зонах обитания исследуемых популяций пчел взяты из работ по актинометрии и других источников (Калитин, 1938, 1947; Шаронов, 1945; Клешнин, 1954, и др.).

Весьма трудоемкая и квалифицированная работа по изготовлению препаратов хрусталиковой роговицы, фотографиярованию и подсчету глазных фасеток выполнялась под руководством автора студентами-дипломниками кафедры дарвинизма и генетики Горьковского университета Н. Никифоровой, Л. Палигиной и частично ассистентом В. М. Неручевым, которым автор приносит искреннюю благодарность.



Рис. 1. Хрусталиковая роговица фасеточного глаза рабочей особи домашней пчелы.

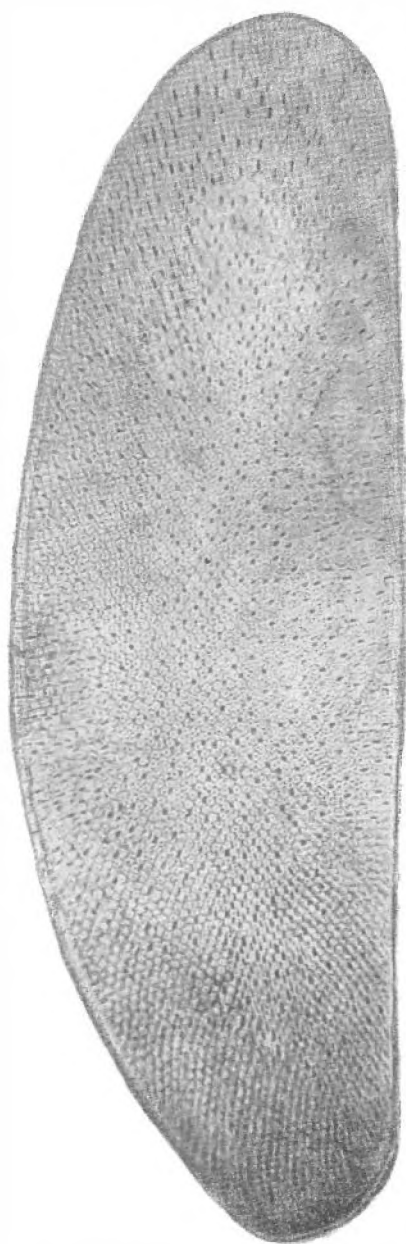


Рис. 2. Хрусталиковая роговица фасеточного глаза матки домашней пчелы.

Общий вид фотоснимков увеличенной в 100 раз хрусталиковой роговицы фасеточных глаз рабочих пчел, маток и трутней горьковской популяции показан на рис. 1—3.

Из рисунков видно, что фасеточные глаза маток, в сравнении с глазами рабочих пчел и трутней, заметно меньше по площади и более узкие. Самые крупные и «широкие» глаза — у трутней. Глазные фасетки снаружи имеют форму правильных шестигранников одинаковых размеров. Фасетки отделяются друг от друга тонкостенной оболочкой, а также мелкими волосками. Последние, очевидно, играют важную роль в направлении световых лучей к центрам хрусталиков, что делает зрение пчел очень острым на близком расстоянии от предметов. Все фасетки глаза вместе взятые образуют единое лучепреломляющее тело, обеспечивающее целостное отраже-

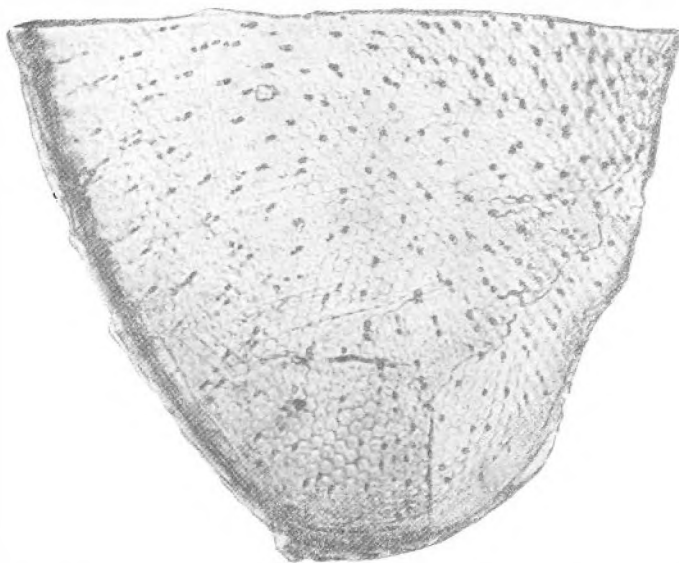


Рис. 3. $\frac{1}{4}$ часть хрусталиковой роговицы фасеточного глаза трутня.

ние предметов на сетчатке глаза, что подтверждается фотографированием предметов через срез хрусталиковой ткани фасеточного глаза (Ехнер, 1891; Эльtringем, 1934).

Итоги вариационно-статистического анализа количественного состава фасеток глаз рабочих пчел, маток и трутней различных популяций показаны на табл. 1—3.

Из приведенных таблиц видно прежде всего, что количество глазных фасеток резко различно не только у разных стаз (рабочих пчел, маток, трутней) семей данной популяции, но также у одной и той же стазы, например рабочих пчел географически разных популяций. Так, глаза рабочих пчел горногрузинской популяции содержат в среднем 4503.27 ± 75.12 фасеток, а глаза рабочих пчел горьковской популяции 5340.72 ± 62.61 (разница с грузинскими — 837 фасеток). Глаза маток горногрузинских пчел содержат в среднем 3294.50 ± 53.90 фасеток, а глаза маток горьковской популяции 3871.00 ± 127.70 (разница с грузинскими — 575 фасеток).

Глаза трутней горногрузинской популяции содержат в среднем 9349.00 ± 127.80 фасеток, а глаза трутней горьковской популяции 9955.00 ± 152.90 (разница с грузинскими — 606 фасеток). Глаза трутней имеют фасеток вдвое больше, чем глаза рабочих пчел, и почти втрое больше, чем глаза маток. Наибольшим оказывается у них и размах изменчивости

Таблица 1

Количество фасеток глаза рабочих пчел различных популяций

Популяция пчел и район	Крайние пределы числа фасеток (lim.)	Среднеарифметическое число фасеток ($M \pm m$)	Квадратическое отклонение (σ)	Коэффициент изменчивости ($Cv\%$)	Количество измеренных особей (n)
Горногрузинская (Чхороцку) . . .	3962—5270	4503.24 ± 75.12	375.60	8.3	25
Кубанская (Майкоп)	3407—5549	4695.00 ± 50.70	277.70	7.6	28
Воронежская (Гремячье)	4887—6140	5156.80 ± 67.50	357.40	5.3	30
Горьковская (Варнавино)	4904—6569	5340.62 ± 62.61	313.08	5.8	25

Таблица 2

Количество фасеток глаза маток различных популяций

Популяция пчел и района	Крайние пределы числа фасеток (lim.)	Среднеарифметическое число фасеток ($M \pm m$)	Квадратическое отклонение (σ)	Коэффициент изменчивости ($Cv\%$)	Количество измеренных особей (n)
Горногрузинская (Чхороцку) . . .	2862—3872	3294.50 ± 53.90	252.78	7.8	22
Горьковская (Варнавино)	3668—4244	3871.00 ± 127.70	255.3	6.5	14

Таблица 3

Количество фасеток глаза трутней различных популяций

Популяция пчел и район	Крайние пределы числа фасеток (lim.)	Среднеарифметическое число фасеток ($M \pm m$)	Квадратическое отклонение (σ)	Коэффициент изменчивости ($Cv\%$)	Количество измеренных особей (n)
Горногрузинская (Чхороцку) . . .	8322—10186	9349.00 ± 127.80	541.30	5.7	18
Горьковская (Варнавино)	8348—11086	9955.00 ± 152.90	648.80	6.2	18

(σ) числа фасеток. Эти особенности строения фасеточных глаз трутней, очевидно, связаны с важной ролью их органов зрения при поисках матки во время «брачного лёта». Большие глаза трутней — одно из следствий полового отбора.

Широкая изменчивость количества фасеток и размеров глаз пчел свидетельствует о высоком функционально-приспособительном их значении. Не случайно и то, что наибольший размах изменчивости размеров глаз (σ) обнаруживается у трутней и рабочих пчел и наименьший — у маток.

При значительной изменчивости количества глазных фасеток их величины оказываются специфическими (стандартными) для пчел каждой популяции (табл. 1, 2, 3). Последнее подтверждается и более точным анализом величин вариационных рядов.

Следовательно, можно с достаточным основанием утверждать, что среднеарифметические и другие величины, характеризующие количественный состав глазных фасеток, являются надежными признаками географической изменчивости медоносных пчел.

Однако самое значительное в географической изменчивости пчел заключается в том, что количество фасеток и размеры глаз закономерно увеличиваются с юга на север при движении от меньших географических широт к большим. Так, если принять среднее количество M глазных фасеток горногрузинских пчел за 100 %, то у кубанских оно равно 104.2, у воронежских 114.5, а у горьковских 118.5 %. То есть при движении от района Чхороцку (42.5° с. ш.) к северу до Майкопа (44.6° с. ш.), Воронежа (51.6° с. ш.) и Горького (56.2° с. ш.) на каждый градус широты увеличивается количество глазных фасеток у рабочих пчел в среднем на 60, у трутней — на 43 и у маток — на 41. При этом более значительным оказывается увеличение количества глазных фасеток на 1° широты от Чхороцку до Майкопа (96 фасеток), чем от Майкопа до Воронежа (70 фасеток), и от Воронежа до Горького (36 фасеток).

Необходимо особо подчеркнуть тот факт, что закономерное изменение количества глазных фасеток происходит параллельно у рабочих пчел, маток и трутней, что свидетельствует о единстве причин, вызывающих это изменение.

Каковы же причины закономерного увеличения количества фасеток и размеров глаз пчел при движении их с юга на север?

Известно, что у пчел в направлении с юга на север изменяются многие признаки их тела — длина хоботка, площадь крыла, кубитальный индекс, размеры восковых желез, длина—ширина тергитов и др., что неоднократно описывалось рядом автором (Хохлов, 1915; Скориков, 1924, 1930; Михайлов, 1926, 1930; Алпатов, 1925, 1940, 1948; Губин, 1928; Шереметьев, 1962). Правда, ни один из названных признаков не изменяется в широтном направлении с достаточной правильностью (Алпатов, 1948; Шереметьев, 1962), что, по-видимому, является следствием многообразия причин изменчивости. Необходимо при этом отметить, что большинство авторов, изучавших географическую изменчивость пчел, уклонилось от раскрытия ее причин, некоторые же сделали надуманные выводы. Так, В. В. Алпатов (1948), отрицая роль условий существования в изменчивости наследуемых признаков, сводит причины географической изменчивости пчел к случайным, независимым от условий жизни мутациям, которые посредством естественного отбора чудесным образом становятся полезными целесообразностями. Нетрудно понять, насколько ошибочно представление о всемогуществе естественного отбора при отрицании роли условий жизни в изменении наследственности организмов.

Наши данные показывают, что ни один из мерных признаков медоносных пчел не изменяется с такой правильностью в широтном направлении, как количество фасеток и размеры фасеточных глаз. Это определенно направленное и наследственно закрепленное изменение фасеточных глаз должно быть связано с каким-то жизненно важным условием существования пчел, которое так же закономерно изменяется в широтном направлении.

Таким постоянно действующим и могущественным условием жизненной среды пчел является солнечный свет, интенсивность (энергия) которого на Земле закономерно изменяется в широтном направлении. Несмотря на то что высота, рельеф местности и облачность, иногда значительно разнящиеся на одной и той же географической широте, вносят изменение в широтное распределение солнечного освещения, они не нарушают общей закономерности этого распределения, что доказано многими актинометрическими измерениями, проведенными в СССР и за его пределами.

На табл. 4, 5, 6 и рис. 4 приведены данные широтного изменения солнечной радиации и фасеточных глаз медоносных пчел. Из табл. 4 видно,

Таблица 4

Изменение суммарной радиации Солнца и напряжения ультрафиолетовой его радиации на разных широтах европейской части СССР в период мая—августа

Широта местности (в градусах сев. широты)	Количество суммарной солнечной радиации в гр/калориях, получаемой 1 см ² поверхности закрытого грунта за май—август (по Клепшнину)	Напряжение ультрафиолетовой радиации Солнца в полдень первого часа в сумме за май и июль (по Калитину)
40	573 (100%)	0.119 (100%)
45	532 (92.8%)	0.115 (96.6%)
50	517 (90.2%)	0.111 (93.2%)
55	496 (86.5%)	0.103 (86.5%)
60	474 (82.7%)	0.099 (83.2%)

Таблица 5

Высота Солнца в 12 часов дня календарного десятого числа мая—июня—июля—августа на различных широтах (по Шаронову)

Широта местности (в градусах сев. широты)	Май	Июнь	Июль	Август
	градусы угла			
40	68	72	72	66
45	62	67	66	61
50	57	62	62	56
55	53	57	57	51
60	48	53	52	46

что интенсивность солнечной радиации (суммарной и ультрафиолетовой) действительно закономерно убывает в направлении с юга на север. Разница

ее величин между 40° с. ш. и 60° с. ш. достигает 14.5%. Интенсивность солнечной радиации находится в прямой зависимости от высоты стояния солнца, которая также закономерно убывает с юга на север (табл. 5).

Очень важно учитывать, что широтное изменение интенсивности солнечной радиации служит первопричиной зонального (поясного) изменения климата, почвенного покрова, растительности и животного мира. Наличие в расположении отдельных биоклиматических зон отступлений от строгой широтности, вызываемых рельефом и разной удаленностью территории и от океанов, являющихся источником циклонических депрессий, не противоречит общему закону широтного размещения зон.

Каково же соотношение величин широтного изменения солнечной радиации и количества глазных фасеток медоносных пчел?

Последнее показано на табл. 6.

Из табл. 6 видно, что между широтными изменениями интенсивности солнечного света и изменениями размеров фасеточных глаз рабочих пчел существует глубокая, почти математически точно выраженная связь — зависимость. Причем зависимость эта обратная, чем меньше интенсивность солнечного света:

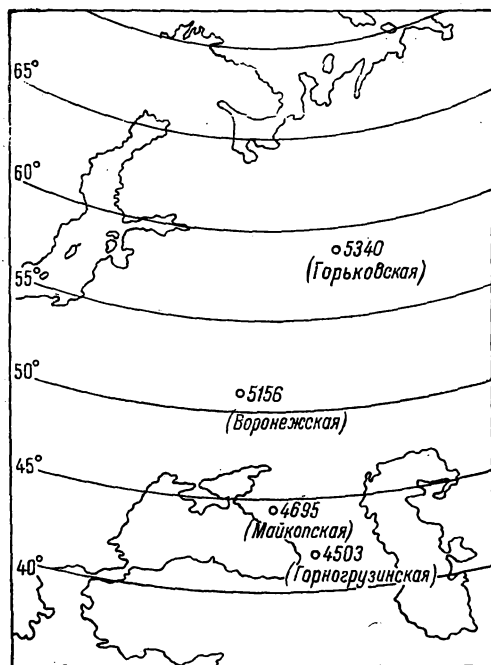


Рис. 4. Среднее количество глазных фасеток у рабочих особей домашней пчелы географически разных популяций.

Таблица 6

Соотношение величин широтного изменения солнечной радиации и фасеточных глаз пчел

Показатели широтного изменения солнечной радиации (в процентах суммарной и ультрафиолетовой)	Градусы актино-метрических измерений	Показатели широтного изменения количества глазных фасеток рабочих пчел
Суммарная — 100 Ультрафиолетовая — 100	} 40° с. ш.	Чхоропку — 42.5° с. ш. 4503 ± 75 фасет. — 100%
Суммарная — 92.8 (—7.2) Ультрафиолетовая — 96.6 (—3.4)		Майкоп — 44.6° с. ш. 4695 ± 50 фасет. — 104.2% (+4.2)
Суммарная — 90.2 (—9.8) Ультрафиолетовая — 93.2 (—6.8)	} 50° с. ш.	Гремячье — 51.5° с. ш. 5156 ± 67 фасет. — 114.5% (+14.5)
Суммарная — 86.5 (—13.5) Ультрафиолетовая — 86.5 (—13.5)		Варнавино — 57.4° с. ш. 5340 ± 62 фасет. — 118.5% (+18.5)
Суммарная — 82.7 (—17.3) Ультрафиолетовая — 83.2 (—18.8)	} 60° с. ш.	—

тем большее количество фасеток содержат глаза пчел.

Такая же закономерная связь существует между величинами изменений солнечной радиации и размеров фасеточных глаз маток и трутней. Например, у маток горьковских пчел глазных фасеток на 14.5% больше, чем у маток горногрозинских пчел. Фактически на эту же величину (13.5—15%) меньше в районе Варнавина (57.5° с. ш.) солнечная радиация.

Следовательно, параллелизм имеется не только в географической изменчивости фасеточных глаз рабочих пчел, маток и трутней, но также в зависимости этой изменчивости от географического распределения интенсивности солнечного света. По мере уменьшения интенсивности солнечной радиации происходит увеличение количества глазных фасеток у рабочих пчел, маток и трутней, что имеет приспособительное значение.

Таким образом, факты природы вынуждают нас сделать следующий единственно правильный вывод: решающей причиной географической изменчивости фасеточных глаз медоносных пчел является солнечный свет, интенсивность которого закономерно изменяется в широтном направлении.

Солнечный свет относится к тому комплексу важнейших условий (климат, пища, избирательное оплодотворение), которые служат не только факторами естественного отбора, но и решающими причинами изменения наследственности пчел.

ЛИТЕРАТУРА

- Агеева Л. С. и Н. В. Никифорова. 1962. Популяционная изменчивость фасеточных глаз медоносной пчелы. Сб. «Пчелы в сельском хозяйстве и медицине». Изд. Горьковск. ун-в.: 158—161.
- Алпатов В. В. 1940. Географическая изменчивость маток и трутней. Бюлл. Моск. общ. исп. прир., XLIX, 3—4: 87—99.
- Алпатов В. В. 1948. Породы медоносной пчелы. Изд. Моск. общ. исп. прир.: 1—168.
- Алпатов В. В. и Ф. А. Тюнин. 1925. К познанию изменчивости длины хоботка медоносной пчелы. Русск. зоол. журн., V, 4: 79—81.
- Вавилов С. И. 1961. Глаз и солнце. Изд. АН СССР: 1—158.
- Губин А. Ф. 1928. О значительных погрешностях в изучении изменчивости пчел. Пчелов. дело, 11.

- Залеский Ю. М. 1958. Как видит пчела, Пчеловодство, 11 : 32—41.
- Калитин Н. Н. 1938. Актинометрия : 1—175.
- Калитин Н. Н. 1947. Лучи солнца. Изд. АН СССР, М.—Л. : 1—120.
- Клешнин А. Ф. 1954. Растение и свет. Изд. АН СССР, М. : 1—424.
- Крицунас И. В. 1958. Пчеловодство (на литовском языке), Вильнюс : 1—657.
- Мазохин-Поршняков Г. А. 1961. Астрономическая ориентация членистоногих. Энт. обзор., XL, 4 : 724—736.
- Мельниченко А. Н. 1959. Природа сигнальных движений пчелы и приемы управления их летной деятельностью. Тр. IV Всесоюзн. съезда энтомолог. общ., 2, Л. : 191—194.
- Мельниченко А. Н. 1961. Роль внутри- и внеульевых сигнализаторов в направлении полета пчел к источникам пищи. Доклады XVIII конгресса по пчеловодству, М. : 87—98.
- Михайлов А. С. 1926. О зависимости длины хоботка медоносной пчелы от широты местности. Опытн. пасека, 2 : 7—10.
- Михайлов А. С. 1930. Географическая изменчивость и пределы вариации экстерьера медоносной пчелы. Тр. Всесоюзн. съезда генет., VI : 160—178.
- Скориков А. С. 1924. Вес северной пчелы. Пчеловодное дело, 10 : 298—300.
- Скориков А. С. 1930. Как изменяется длиннохоботность мингрельской пчелы вне ее родины. Изв. Отд. прикладн. энтомолог. Гос. инст. опытн. агроп., IV, 2 : 503—548.
- Холов Б. П. 1915. Исследование длины хоботка у рабочей пчелы. Пчелопольное хозяйство, 1 : 16—32.
- Шаронов В. В. 1945. Таблицы для расчета природной освещенности и видимости. Изд. АН СССР, М. : 1—225.
- Шереметьев А. Ф. 1962. О параллелизме в изменчивости мерных признаков медоносных пчел, обитающих в сходных широтных и вертикальных зонах. Сб. «Пчелы в с. х. и медицине». Изд. Горьк. унив. : 144—152.
- Эльтрингем Г. 1934. Строение и деятельность органов чувств насекомых (перевод с английского). Биомедгиз, М.—Л. : 1—91.
- Exner S. 1891. Die Physiologie der Facettenaugen von Krebsen und Insekten. Wien : 1—206.
- Schönfeld A. 1955. Anatomie, morphologie a fisiologie včely medonosne. Praga : 1—260.
- Snodgrass R. E. 1956. Anatomy of the honey bee. New York : 1—314.

Горьковский государственный университет,
г. Горький.