

бионтных сукторий пять — вероятно, моноксенные: *Misacineta acilii*, *Peciacineta argyronetae*, *Elatodiscophrya stammeri*, *Discophrya gessneri*, *Stylocometes digitata*. Для остальных видов по литературе и нашим наблюдениям характерна меньшая степень приуроченности к хозяевам-носителям, тем не менее они, как правило, специфичны к их родам, семействам или отрядам. Сутории, ранее известные как комменсалы жуков (*D. ochthebii*, *D. wrzesniowskii*), обнаружены нами на клопах. По-видимому, специфичность большинства сукторий определяется в основном экологическими особенностями хозяев и не связана с совместной эволюцией и видообразованием (Кеннеди, 1978).

Таким образом, фактором, определяющим распространение сосущих инфузорий в обследованном регионе, является состав фауны хозяев-носителей в биотопах, зависящий в основном от наличия определенных растительных группировок. Наиболее оптимальны для этих цилиат условия в пойменных водоемах и речных заливах. Об этом свидетельствует и крайняя бедность фауны сукторий в р. Словечна на спрямленных участках (1 вид), где такие водоемы отсутствуют. Следовательно, в Полесье УССР неблагоприятное антропогенное влияние оказывает не только осушительная мелиорация, как это отмечалось ранее (Радзимовский, 1987), но и мероприятия, связанные со спрямлением речных русел, приводящие к ликвидации наиболее продуктивных водоемов.

Гаевская Н. С. Роль высших водных растений в питании животных пресных водоемов.— М.: Наука, 1966.— 327 с.

Довгаль И. В. Щупальцевые инфузории (Ciliophora, Suctoria) восточной части Украинского Полесья // Вестн. зоологии.— 1987.— № 4.— С. 3—8.

Ивлев В. С. Влияние тростниковых зарослей на биологию и химический режим водоемов // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва.— 1950.— 2.— С. 79—102.

Кеннеди К. Экологическая паразитология.— М.: Мир, 1978.— 230 с.

Кокин К. А. Экология высших водных растений.— М.: Изд-во Моск. ун-та, 1982.— 158 с.

Мережко А. И., Рябов А. К., Цыцарин Г. В. Влияние макрофитов на некоторые гидрохимические показатели мелководий Кременчугского водохранилища // Гидробиол. журн.— 1977.— 13, № 3.— С. 111—115.

Радзимовский В. Д. О редких видах ветвистых ракообразных Украинского Полесья и предпосылках их охраны // Вестн. зоологии.— 1987.— № 1.— С. 81.— 82.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена  
АН УССР (Киев)

Получено 21.03.90

**Peculiarities of the Ciliophora Suctoria Biocoenotic Distribution in Water Bodies of the Right-Bank Ukrainian Polesye Area.** Dovgal I. V.— Vestn. zool., 1991, N 3.— Habitat distribution has been studied in 103 different type water bodies of Zapadny Bugh and Prip'yat' basins. Host composition, depending on certain plant associations, is found to be an essential factor determining Suctoria distribution.

УДК 595.221.5:591.35

Г. П. Краснощеков, Н. С. Томиловская

## РЕАКЦИЯ ГАММАРУСОВ НА ГОМО- И ГЕТЕРОТРАНСПЛАНТАЦИЮ ЛИЧИНОК ГЕЛЬМИНТОВ

Специфичность беспозвоночных в качестве промежуточных хозяев гельминтов определяется не отсутствием способности идентифицировать паразитов в качестве чужеродных объектов, а формированием комплекса реакций избегания повреждения иммунными механизмами хозяина (Salt, 1970). При этом даже в специфичном хозяине на ранних стадиях постэмбрионального развития на поверхности личинок развивается ге-

© Г. П. КРАСНОЩЕКОВ, Н. С. ТОМИЛОВСКАЯ, 1991

моцитарная реакция, редуцирующаяся при дифференцировке покровных тканей (Collip, 1970; Неупетан, Voge, 1971).

Защита паразита от реакций хозяина реализуется в основном его покровными тканями, обладающими как цитолитическими свойствами, так и способностью противодействовать развитию воспалительной реакции на их поверхности, обеспечивающейся в основном гликокаликсом. Особенности защитной функции тегумента цестод определяют его онтогенетическую и локальную дифференцировку. У цистицеркоидов на ранних стадиях развития он представлен первичным лярвальным тегументом, адаптированным к защитным реакциям беспозвоночных. У зрелых личинок этот тегумент сохраняется на поверхности хвостового придатка; на цисте он замещается вторичным лярвальным тегументом, отличающимся организацией поверхностного синцития и наличием мощного слоя гликокаликса. Это связано, по нашему мнению с переходом тегумента цисты к менее энергоемкой «пассивной» защите в период диапаузы. Тегумент цисты у некоторых типов цистицеркоидов обособляется от среды хозяина дополнительной защитной оболочкой — экзоцистой, образующейся трансформацией хвостового придатка, секретом цистогенных желез онкосфер, или ее аналогом — капсулой хозяина (Краснощев, 1982).

**Материал и методика.** С целью выявления защитной роли дополнительных оболочек, образуемых хозяином и личинками гельминтов, нами была проведена гомотрансплантация (гаммарус—гаммарус) лишенных капсулы акантелл *Polymorphus* sp. и наружной оболочки циклоцерков *Microsomacanthus microscrjabini*, а также гетеротрансплантация акантелл (гаммарус—типулида); флоридерков *Aploparaksis birulai* (олигохета — гаммарус) и диплоцист *Aploparaksis polystictae* (олигохета — гаммарус); моноцерков *Paricterotaenia porosa*, *Trichocephaloides megalocephala* (хинономида—гаммарус).

Эксперименты проведены в августе—сентябре на стационаре Усть-Чаун (ИБПС ДВО АН СССР). Личинок получали из естественно инвазированных хозяев, за исключением моноцерков, выращенных заражением хинономид *Chironomus obtusidens* эмбрионами цестод. Личинок извлекали в разбавленный водой раствор Локка (1 : 1) и переносили в течение 10—30 мин, необходимых для подготовки реципиента. У акантелл, циклоцерков и части моноцерков механическим путем удаляли наружную оболочку. Личинки вводили пипеткой в полость тела *Gammarus lacustris*. В качестве реципиента пытались использовать типулид *Prionocera gracilistyla*, но вследствие их массовой гибели в первые сутки после трансплантации из-за потери полостной жидкости через раневое отверстие, от этих животных пришлось отказаться. Помимо нативных личинок, трансплантировались личинки, обработанные в течение 1—2 мин фиксирующими жидкостями (2 % -й раствор глютаральдегида, 70 % -й спирт) с целью денатурации поверхностных отделов покровных тканей.

Рачков изучали в первые сутки через 6 ч, в последующие сроки через сутки путем микроскопирования при легкой компрессии. Затем трансплантаты извлекали, фиксировали для электронной микроскопии, часть их инкубировали в растворе Локка при 37°C для определения подвижности и способности к эвагинации.

**Гомотрансплантация.** Пересадка 35 \* акантелл без капсулы не вызывала видимых изменений — через 10 сут они свободно располагаются в полости тела хозяина, признаки адгезии клеток на их поверхности отсутствуют. При помещении в раствор Локка при 37°C акантеллы эвагинируют в течение 1—3 ч, независимо от срока нахождения в реципиенте. Обработка акантелл фиксирующими жидкостями (35 экз.) существенно изменяет реакцию на трансплантацию. Через 6—14 ч на их поверхности отмечаются скопления клеток, наиболее массивные на полюсах личинок. Через сутки акантеллы спаяны с тканями хозяина, — окружены хорошо выраженной капсулой с очаговыми отложениями пигмента. В дальнейшем капсула утолщается, уплотняется, пигментация ее усиливается. В одном случае после трансплантации произошла эвагинация хоботка с образованием вокруг него пигментированной капсулы.

Циклоцерки *M. microscrjabini* (102 экз.) в первые сутки после трансплантации спаяны с тканями реципиента, после извлечения на их поверхности имеется отложение зернистого материала и небольшие скопления клеток хозяина. Через 2 сут вокруг трансплантата формируется хорошо заметная капсула с разной величины очагами пигментации. Последняя наиболее постоянно выявляется в просвете выходной щели,

\* Животные, пережившие 6 ч и более.

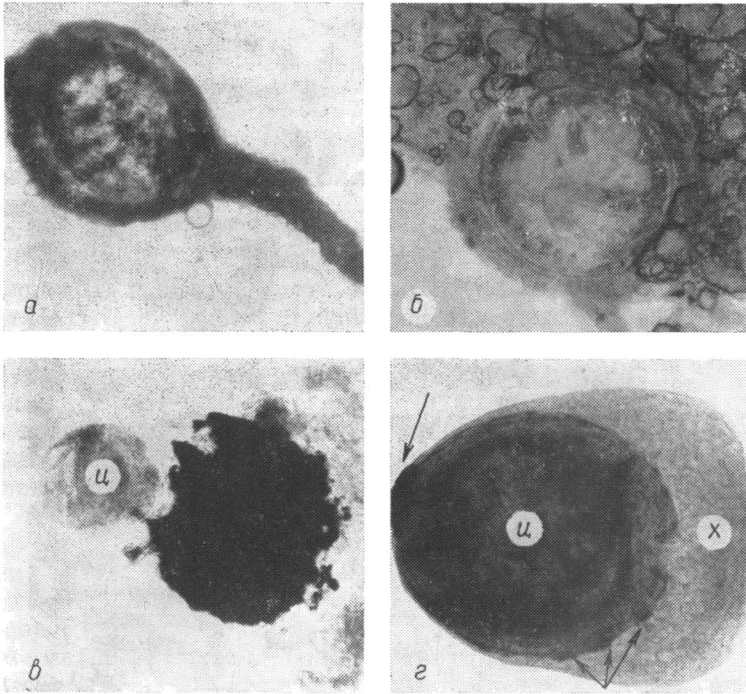


Рис. 1. *Microsomacanthus microscrjabini*: а — образование рыхлой клеточной капсулы с массивным отложением пигмента на поверхности цисты и хвостового придатка (1,5 сут после гомотрансплантации,  $\times 100$ ); б — клеточная капсула на поверхности цисты без отложения пигмента (3 сут после трансплантации,  $\times 100$ ); в — плотная пигментированная капсула вокруг цисты, отсутствие элементов хозяина на поверхности цисты, вышедшей из полости капсулы (10 сут после трансплантации,  $\times 60$ ); г — диплоциста *Aploparaksis polystictae*, скопление клеток и отложение пигмента над выходным отверстием экзоцисты, локальные отложения пигмента на поверхности эндоцисты (4 сут после трансплантации,  $\times 90$ ).

у основания хвостового придатка и на его поверхности (рис. 1, а, б). Наряду с этим встречаются личинки, свободно лежащие в гемоцеле, реакция на их поверхности, как правило, менее выражена.

В последующие дни капсула уплотняется, очаги пигментации сливаются, образуя крупные поля. Через 8—11 сут личинки заключены в двухслойную капсулу, внутренние отделы которой плотные, интенсивно пигментированы, наружные — более рыхлые, не содержат пигмента. При компрессионном исследовании целостность капсулы нередко нарушается и из ее полости выходит циста, поверхность которой может представлять не измененной (рис. 1, в). Полость цисты заполнена зернистым материалом, в котором располагаются хоботковые крючья.

Максимальный срок сохранения жизнеспособности личинок в этой серии — 8 сут, но четверть трансплантированных личинок, судя по отсутствию подвижности сколекса, в том числе при активизации, гибнет через 3 сут.

**Гетеротрансплантация.** При трансплантации акантелл в типулид максимальный срок наблюдения составил 24 ч. Клеточная реакция на поверхности акантелл не развивалась, но эвагинация личинок наблюдалась лишь в 1 случае из 16 трансплантированных акантелл после 24-часовой экспозиции в растворе Локка. По-видимому, пребывание в типулидах сопровождается функциональными изменениями, ведущими к нарушению эвагинации.

При трансплантации флорицерков *A. birulai* (96 экз.) предельный срок переживания личинок составил 5 сут, но уже через 3 сут погибло

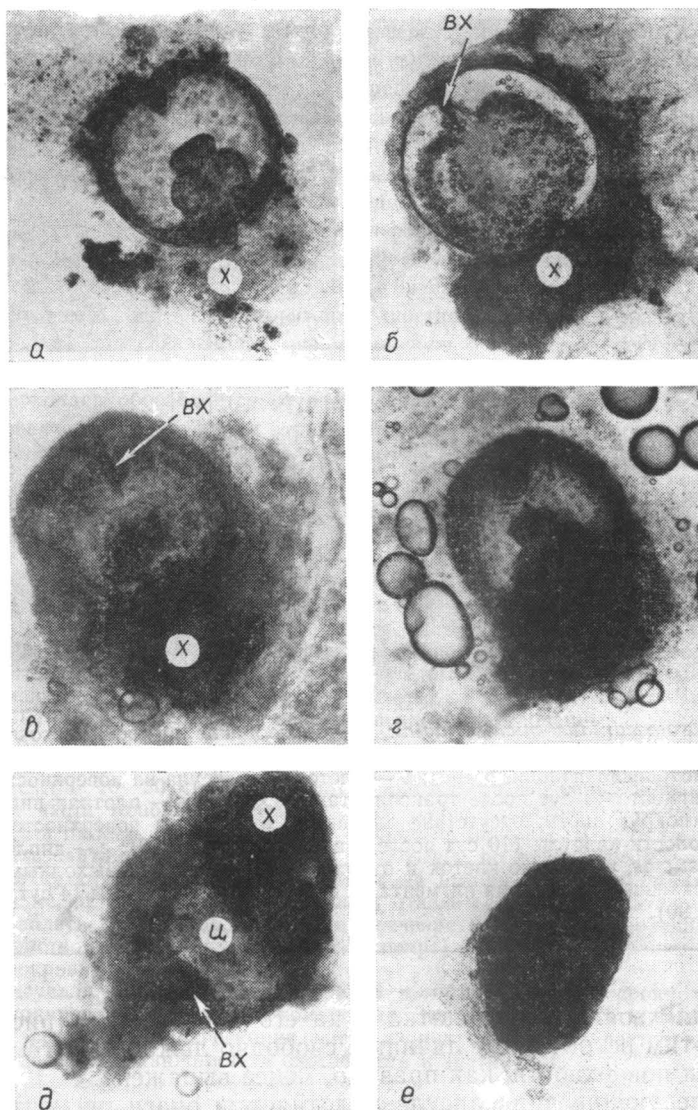


Рис. 2. *Aploparaksis birulai*: а — расширение полости цистицеркоида, локальные клеточные скопления и отложения пигмента на поверхности цисты и хвостового придатка (1,5 сут после трансплантации,  $\times 100$ ); б — деструкция сколекса, клеточная капсула вокруг цистицеркоида, локальные отложения пигмента на поверхности хвостового придатка в просвете выходной щели (3 сут после трансплантации,  $\times 100$ ); в — увеличение толщины капсулы и отложений пигмента на поверхности хвостового придатка и в просвете выходной щели (4 сут после трансплантации,  $\times 100$ ); г — уплотнение капсулы вокруг цистицеркоида, локальные отложения пигмента в капсуле (7 сут после трансплантации,  $\times 100$ ); д — плотная капсула вокруг цистицеркоида (12 сут после трансплантации,  $\times 100$ ); е — плотная, интенсивно пигментированная капсула вокруг трансплантата (25 сут после трансплантации,  $\times 75$ ).

56 %, и жизнеспособность еще 12 % оценивалась как сомнительная. Через сутки после трансплантации большая часть личинок рыхло спаяна с тканями хозяина, формирующаяся капсула более выражена в области выходной щели. Сколекс проявляет повышенную двигательную активность, не свойственную личинкам в полости тела естественного хозяина. Повышение двигательной активности нередко наблюдается и в последующие сроки, но на 3 сут движения становятся редкими и вялыми. На вторые сутки личинки заключены в рыхлую капсулу с очагами пиг-

ментации, более постоянными в просвете выходной щели. Капсула более выражена вокруг личинок, локализующихся в тканях хозяина. Она легко разрушается при компрессионном исследовании, и на поверхности вышедших цист непостоянно выявляются скопления клеток, пигмента. У части личинок наблюдается расширение полости цистицеркоида с оттеснением сколекса к заднему полюсу (рис. 2, а). На третьей сутки у подобных личинок расширение полости цистицеркоида усиливается, стенка цисты истончается, напряжена, легко нарушается при наложении покровного стекла с выходом сколекса через дефект.

На 3—4-е сут личинки окружены хорошо сформированной капсулой, более выраженной и сильнее пигментированной в области хвостового придатка. В отдельных личинках происходит распад содержимого цисты (рис. 2, б), но у большинства структура сколекса, шейки сохраняется не измененной (рис. 2, в). Через 6—7 сут происходит уплотнение внутреннего слоя капсулы и усиление ее пигментации; наружный, рыхлый слой капсулы в значительной степени редуцируется (рис. 2, г). Нарушения целостности цисты не происходит и через 25 сут после трансплантации, поверхность ее при извлечении из капсулы не имеет видимых изменений.

При трансплантации обработанных глютаральдегидом личинок хорошо выраженные признаки образования капсулы и ее меланизации отмечаются уже через 6 ч. Через 1—2 сут формируется плотная, интенсивно пигментированная капсула, через которую не всегда можно обнаружить содержащуюся в ней личинку.

Максимальный срок наблюдения при трансплантации диплоцист составил 4 сут (10 экз.). В этот срок одна личинка была погибшая, две — со слабыми, редкими движениями сколекса. На вторые сутки на поверхности экзоцисты выявляется зернистый материал, в отдельных случаях — отслоение тегумента на наружной поверхности. На третьи сутки поверх экзоцисты выявляется хорошо развитая капсула, лишенная пигмента. На эндоцисте встречаются небольшие скопления клеток хозяина и пигмента в области выходной щели, устье которой, как правило, прикрыто тонкой капсулой (рис. 1, г). При нарушении целостности экзоцисты при трансплантации образование капсулы происходит более интенсивно. У этого типа личинок наблюдается помутнение стенки цисты с накоплением большого количества капель липидов.

Результаты трансплантации моноцерков изучены на 66 экз., 11 из них пересаживались после удаления экзоцисты. Максимальный срок наблюдения — 6 сут. Первые погибшие личинки зарегистрированы на вторые сутки после трансплантации; наиболее интенсивная гибель наблюдалась на 4 сут (10 из 19 экз.).

В первые двое суток личинки в большинстве случаев спаяны с тканями реципиента; отложений пигмента, как правило, не происходит. Сколекс проявляет повышенную двигательную активность. В других случаях личинки свободно располагаются в гемоцеле, признаки инкапсуляции на их поверхности менее выражены или отсутствуют (рис. 3, а). На 3—4-е сут капсула вокруг личинок хорошо развита, двуслойная, слабо пигментирована за счет меланизации ее внутренних отделов. Содержимое экзоцисты не одинаково у разных личинок: у одних фолликулы ее обычного вида, у других — число их увеличивается, фолликулы вакуолизируются и на 4—5-е сут распадаются, замещаясь зернистой массой. В дальнейшем происходит уплотнение капсулы и у части личинок усиление ее пигментации. У личинок, лишенных экзоцисты, в первые сутки после трансплантации наблюдается отложение зернистой массы на поверхности цисты, на 2—3-и сут — образование капсулы с более выраженной пигментацией, обычно в области выходной щели.

Реакция на трансплантацию значительно варьирует от серии к серии и в пределах одной серии. Это может быть связано с рядом факторов. Прежде всего с повреждением личинок при пересадке, особенно на поверхности хвостного придатка, которые ведут к быстрой локальной

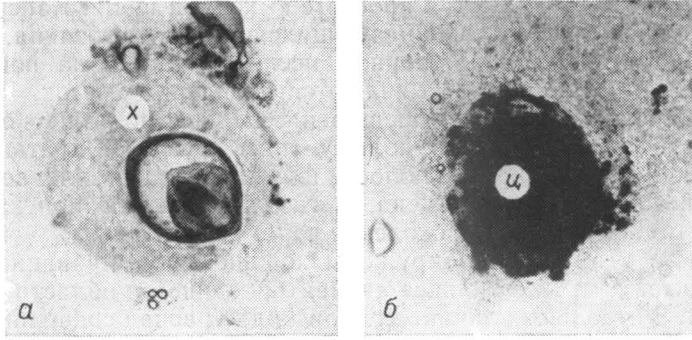


Рис. 3. *Trichocephaloides magalocephala*: а — расширение полости цистицеркоида, локальная клеточная реакция на поверхности экзоцисты с очаговым отложением пигмента (1,5 сут после трансплантации,  $\times 100$ ); б — интенсивно пигментированная, плотная капсула на поверхности лишенной экзоцисты личинки (10 сут после операции,  $\times 100$ ); ВХ — выходная щель; X — хвостовой придаток и его гомологи (экзоциста); Ц — циста.

инкапсуляции. Такие повреждения, судя по трансплантации моноцерков и диплоцист, экзоциста которых легко разрушается, встречаются редко, но у других типов личинок они сложны для распознавания. Более часты нарушения капсулы при поиске и выделении трансплантата, особенно в первые трое суток, когда капсула рыхлая. Поскольку капсула в цисту не прорастает, поверхность вышедшей из нее цисты в поздние сроки обычно не демонстрирует видимых изменений. В ранние сроки на ней обычно зернистый материал, разной величины скопления клеток хозяина и пигмента, представляющие собой остатки капсулы. Об истинной реакции можно с уверенностью судить лишь на основании исследования трансплантатов в полости тела хозяина, что не всегда удается из-за небольших размеров личинок, особенно в случаях слабой пигментации капсулы.

Реакция хозяина, по-видимому, в значительной степени определяется его физиологическим состоянием. Она более интенсивна в летний период и снижается с наступлением похолодания, когда животные готовятся к зимовке. Влияние на результат трансплантации может оказывать и количество циркулирующих в целоме гематоцитов. Подсчет их числа с помощью камеры Горяева выявил индивидуальные колебания от нескольких сотен до 6—7 тыс (рис. 4).

С учетом вариаций реакции на трансплантацию в разных сериях экспериментов можно сделать следующие выводы. Гомотрансплантация лишенных капсулы акантелл не сопровождается заметной реакцией хозяина на их поверхности и изменением жизнеспособности личинок. Известно, что образование капсулы вокруг акантелл происходит в период преодоления эмбрионами стенки кишечника (Crompton, 1964); оформление ее осуществляется с участием секрета покровных тканей развивающихся акантелл, обладающего цитолитическим действием (Rotherham, Crompton, 1972). Судя по нашим данным, зрелые акантеллы не провоцируют гемоцитарную реакцию на их поверхности и наличие капсулы не является необходимым условием длительного переживания зрелых личинок в хозяине.

В отличие от акантелл гомотрансплантация лишенных наружной оболочки циклоцерков сопровождается развитием капсулы как на поверхности цисты, так и хвостового придатка. Ни активно функционирующий тегумент последнего, ни мощный слой гликокаликса тегумента цисты не способны предотвратить реакцию хозяина при непосредственном контакте со средой хозяина. Таким образом, адаптация тегумента цистицеркоидов в онтогенезе к своему специфичному хозяину осу-

Рис. 4. Количество гемоцитов в полости тела гаммарусов.

шествляется в основном посредством наружной бесклеточной оболочки. Секреция тегумента этих личинок не способна трансформировать образующуюся капсулу в наружную оболочку личинки.

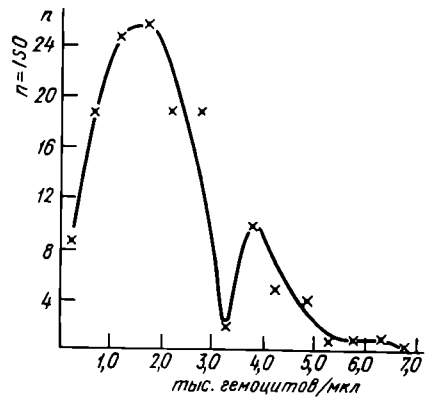
Наличие у моноцерков наружной оболочки, сходной с таковой циклоцерков, угнетает в определенной степени капсулообразование при трансплантации в полость неестественного для них хозяина. Тем не менее у моноцерков отмечаются функциональные изменения, проявляющиеся повышенной двигательной активностью сколекса, гипертрофией фолликул экзоцисты с последующей их деструкцией (Красношеков, Томиловская, 1989). Эти эффекты, по-видимому, связаны не с клеточными, а с гуморальными компонентами реакции хозяина.

При трансплантации флоридерков, цистицеркондов с частично изолированной от среды хозяина эндоцистой инкапсуляция более выражена и приводит к гибели личинок в наиболее ранние сроки. Реакция на поверхности цисты развивается прежде всего на переднем полюсе и ассоциирована с выходной щелью. Образование «пробок», закрывающих выходную щель, ведет к нарушению обмена между полостью цистицеркоида и средой, повышению давления в полости цистицеркоида и ее расширению с истончением стенки цисты и нарушением ее устойчивости к механическим воздействиям. Локальная инкапсуляция в области выходной щели — одна из основных причин гибели цистицеркоидов, хотя сопровождающие ее изменения, отмеченные выше, наблюдаются постоянно.

Наличие дополнительной, образованной хвостовым придатком экзоцисты у диплоцист не препятствует проникновению гемоцитов к эндоцисте и образованию агломератов с отложением пигмента на ее поверхности. Наиболее уязвимой, как и у других личинок, оказывается зона выходного отверстия, но у диплоцист эта закономерность распространяется и на выходную щель экзоцисты. На этом основании можно полагать, что инкапсуляция в этой зоне индуцируется секретом, поступающим через выходную щель из полости цистицеркоида. Хотя в отношении эндоцисты могут иметь значение и особенности дифференцировки тегумента на ее стенках, структура которого, по нашим наблюдениям, является переходной от тегумента цисты к имагинальному тегументу, покрывающему шейку.

При обработке личинок фиксирующими жидкостями происходит быстрая интенсивная инкапсуляция с обильным отложением пигмента, что соответствует наблюдениям других авторов (Salt, 1970). Электронно-микроскопическое изучение показало, что в участках поверхностного повреждения тегумента наблюдается компенсаторная секреция мембранного материала с вершин микроворсинок хвостового придатка и гологов микротрихий тегумента цисты. В результате взаимодействия секрета с капсулой последняя отделяется от цисты шелевидной полостью и мембранным комплексом. В местах глубокого повреждения тегумента наблюдается импрегнация его поверхностных структур (гликокаликс, микроворсинчатый бордюр) пигментом и демаркации капсулы от поверхности цисты не происходит.

Результаты проведенного исследования показали существенное различие защитной функции наружных оболочек личинок в зависимости от



их происхождения. Капсула хозяина выполняет у акантелл защитную функцию на ранних стадиях постэмбрионального развития — удаление ее у зрелых личинок не индуцирует гемоцитарную реакцию. У циклоцерков, имеющих аналогичную по структуре оболочку, высокая чувствительность к защитным реакциям хозяина сохраняется и у зрелых личинок. Тегумент личиночных оболочек не обеспечивает защиту цистицеркоидов от инкапсуляции при пересадке неестественному хозяину. Однако секретами им мембранного материала, обладающего цитолитическим действием, создается предпосылка для преодоления клеточной реакции хозяина и, таким образом, для гостальной радиации на личиночной стадии жизненного цикла.

- Краснощеков Г. П. Лявrogenез и морфологическая изменчивость тегумента высших цестод: Автореф. дис. ... докт. биол. наук.— М., 1982.— 42 с.
- Краснощеков Г. П., Томиловская Н. С. Морфология и развитие цистицеркоидов *Raicteterotaenia porosa* (Rudolphi) (Cestoda: Dilepidida) // Паразитология.— 1978.— 12, вып. 2.— С. 108—115.
- Краснощеков Г. П., Плужников Л. Т., Томиловская Н. С. Изменения церкомера моноцерков дилепидид в полости цистицеркоида и в гемоцеле неспецифического хозяина // Там же.— 1989.— 23, вып. 1.— С. 54—59.
- Краснощеков Г. П., Томиловская Н. С. Изменения личиночного тегумента цистицеркоидов при трансплантации неспецифическому хозяину // Там же.— 1989.— 23, вып. 6.— С. 39—44.
- Collin W. K. Electron microscopy of postembryonic stages of the tapeworm *Hymenolepis citelli* // J. Parasitol.— 1970.— 56, N 6.— P. 1159—1170.
- Crompton D. The envelop surrounding *Polymorphus minutus* (Goeze 1792) (Acanthocephala) during its development in intermediate host *Gammarus pulex* // Parasitology.— 1964.— 54, N 3.— P. 721—735.
- Heyneman D., Voge M. Host-response of the flour-beetle *Tribolium confusum* to infections with *Hymenolepis diminuta* // J. Parasitol.— 1971.— 57, N 6.— P. 881—886.
- Rotheram S., Crompton D. Observations on the early relationship between *Moniliformis dubius* (Acanthocephala) and the hemocyte of the intermediate host *Periplaneta americana* // Parasitology.— 1972.— 64, N 1.— P. 75—121.
- Salt G. The cellular defence reactions of insects.— Cambridge: Univ. Press, 1970.— 118 p.

Институт экологии Волжского бассейна  
АН СССР (Тольятти)

Получено 22.01.90

**Gammarid Response to Homo- and Heterotransplantation of the Helminth Larvae.**  
Krasnoschekov G. P., Tomilovskaya N. S.— *Vestn. zool.*, 1991, N 4.— Results of passage experiments with *Polyomorphus* sp. acanthellae and *Microsomacanthus microschrjabini* cyclocercae into the *Gammarus* body cavity.

УДК 638.121

А. Д. Комиссар

## ТЕРМОПРЕФЕРЕНДУМ МЕДОНОСНЫХ ПЧЕЛ В СОСТАВЕ СЕМЬИ ВО ВРЕМЯ ЗИМОВКИ

Зимовка является критическим периодом в жизни медоносных пчел, и в среднем 10 % пчелиных семей зимой погибает. Процессы, происходящие в зимнем клубе, изучены недостаточно, хотя известны температурная структура клуба, его газовый режим, температурная зависимость метаболизма и даже зарегистрирована динамика тепловыделения отдельной пчелы при перемещении ее в пределах клуба (Esch, 1960). Несмотря на существование огромного количества разрозненных фактов из жизни пчелиной семьи зимой, не существует единой теории, которая могла бы объяснить механизмы терморегуляции в клубе и предсказать оптимальный температурный режим.

© А. Д. КОМИССАР, 1991