

НАУЧНАЯ МЫСЛЬ



Биология

Е.К. Еськов

# СОЦИАЛЬНЫЕ НАСЕКОМЫЕ

Экология, этология, эволюция



СЕРИЯ ОСНОВАНА В 2008 ГОДУ

Е.К. ЕСЬКОВ

# СОЦИАЛЬНЫЕ НАСЕКОМЫЕ

ЭКОЛОГИЯ, ЭТОЛОГИЯ, ЭВОЛЮЦИЯ

МОНОГРАФИЯ

Электронно-  
Библиотечная

[znanium.com](https://znanium.com)

Москва  
ИНФРА-М  
2023

**УДК 591.55(075.4)**

**ББК 28.6**

**E87**

**Р е ц е н з е н т ы:**

*Мишевлов Е.Г.*, доктор биологических наук, профессор кафедры экологии и природопользования Северо-Кавказского федерального университета;

*Фомичев Ю.П.*, доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник, заведующий лабораторией Федерального исследовательского центра животноводства — Всероссийского института животноводства имени академика Л.К. Эрнста

**Еськов Е.К.**

**E87** Социальные насекомые. Экология, этология, эволюция : монография / Е.К. Еськов. — Москва : ИНФРА-М, 2023. — 369 с. — (Научная мысль). — DOI 10.12737/1903346.

ISBN 978-5-16-018011-3 (print)

ISBN 978-5-16-111017-1 (online)

В монографии рассматриваются разнообразие и конвергентное сходство адаптаций к типичным условиям среды обитания основных представителей социальных насекомых: термитов, муравьев, бумажных ос, шмелей и пчел. Рассматриваются трофические связи, способы строительства и охраны гнезд, внутри- и межвидовые отношения, формы проявления и происхождения социальных отношений. Анализируются видоспецифические механизмы пространственной ориентации и связи, роль запрограммированного и модифицируемого поведения в жизни семей социальных насекомых. Обсуждаются филогенетические пути, по которым происходило превращение семей эусоциальных насекомых в целостные биологические единицы, индивидуально подлежащие действию естественного отбора — основного движущего фактора эволюции.

Для студентов, аспирантов и преподавателей биологических вузов и факультетов, а также широкого круга читателей, интересующихся вопросами эволюции.

**УДК 591.55(075.4)**

**ББК 28.6**

ISBN 978-5-16-018011-3 (print)

ISBN 978-5-16-111017-1 (online)

© Еськов Е.К., 2023

# Оглавление

<b>Введение .....</b>	<b>3</b>
<b>Глава 1. МЕСТА ПОСЕЛЕНИЙ И ГНЕЗДОВЫЕ ПОСТРОЙКИ .....</b>	<b>4</b>
1.1. ТЕРМИТЫ .....	4
1.1.1. Конструкции термитников .....	5
1.1.2. Выращивание грибов .....	11
1.2. МУРАВЬИ .....	11
1.2.1. Подземные и полуподземные постройки .....	12
1.2.2. Надземные муравейники .....	17
1.2.3. Гнездовые постройки муравьев, выращивающих грибы .....	21
1.3. БУМАЖНЫЕ ОСЫ .....	23
1.3.1. Полисты .....	24
1.3.2. Веспины .....	30
1.4. ШМЕЛИ .....	36
1.4.1. Уровни социальности .....	36
1.4.2. Сооружение гнезд .....	38
1.4.3. Расплодные ячейки .....	40
1.4.4. Полиэтизм и продолжительность жизни .....	44
1.5. ПЧЕЛЫ .....	46
1.5.1. Галикты .....	48
1.5.1.1. Места поселения и гнездовые постройки .....	48
1.5.1.2. Расплодные ячейки .....	50
1.5.1.3. Обеспечение личинок кормом .....	51
1.5.1.4. Организация семьи .....	52
1.5.1.5. Агрегация гнезд .....	56
1.5.2. Безжальные пчелы .....	57
1.5.2.1. Места поселений и гнездовые постройки .....	58
1.5.2.2. Расплодные и кормовые ячейки .....	60
1.5.2.3. Выращивание расплода .....	62
1.5.2.4. Кастовая детерминация .....	63
1.5.2.5. Размножение семей .....	64
1.5.3. Пчелы рода APIIS .....	66
1.5.3.1. Карликовая индийская пчела .....	67
1.5.3.2. Черная карликовая пчела .....	69
1.5.3.3. Гигантские пчелы .....	71
1.5.3.4. Красная пчела ( <i>A. Koschevnikoviae</i> ) .....	74
1.5.3.5. Средняя индийская пчела .....	75
1.5.3.6. Медоносная пчела ( <i>Apis mellifera L.</i> ) .....	81
Выводы .....	99
<b>Глава 2. ВНУТРИГНЕЗДОВОЙ МИКРОКЛИМАТ .....</b>	<b>103</b>
2.1. ТЕРМИТЫ .....	103
2.1.1. Микроклимат термитника .....	103
2.1.2. «Магнитные» или «компасные» термиты .....	107
2.1.3. Хемо- и механорецепция .....	108
2.1.3.1. Вкусовая и обонятельная хеморецепция .....	108

2.2.	МУРАВЬИ .....	110
2.2.1.	Тропики .....	111
2.2.2.	Саванны .....	112
2.2.3.	Пустыни .....	112
2.2.4.	Засушливые злаковые прерии .....	116
2.2.5.	Лесные биоценозы .....	117
2.2.6.	Субарктика .....	121
2.3.	БУМАЖНЫЕ ОСЫ..	124
2.3.1.	Полистини..	125
2.3.2.	Веспины .....	127
2.4.	ШМЕЛИ .....	133
2.4.1.	Температура расплода .....	134
2.4.2.	Температурная зависимость продолжительности развития .....	137
2.4.3.	Толерантность взрослых особей к гипо- и гипертермии .....	137
2.4.4.	Температурная зависимость электрической активности сердца (ЭКГ).....	138
2.5.	БЕЗЖАЛЫЕ ПЧЕЛЫ .....	139
2.6.	ПЧЕЛЫ РОДА APIS .....	145
2.6.1.	Микро- и мегапис .....	145
2.6.1.1.	Полиморфизм и полигетизм .....	145
2.6.1.2.	Защитная живая оболочка гнезда .....	147
2.6.1.3.	Терморегуляция .....	148
2.6.1.4.	Температурная зависимость летной активности .....	149
2.6.1.5.	Социотомия и сезонные миграции .....	151
2.5.2.	Средняя индийская пчела ( <i>A. cerana</i> ) .....	153
2.5.2.	Медоносная пчела ( <i>Apis mellifera L.</i> ) .....	155
2.6.2.1.	Терморегуляция .....	155
2.6.2.2.	Терморецепция .....	155
2.6.2.3.	Термогенез .....	156
2.6.2.4.	Теплопродукция расплода .....	158
2.6.3.	Температурная толерантность .....	160
2.6.3.1.	Эмбриональная стадия .....	160
2.6.3.2.	Стадия личинки .....	161
2.6.3.3.	Стадия куколки .....	162
2.6.3.4.	Имаго .....	163
2.6.3.4.1.	Гипертермия .....	163
2.6.3.4.2.	Гипотермия .....	166
2.6.3.5.	Холодовое оцепенение .....	169
2.6.3.6.	Температура максимального переохлаждения (ТМП) .....	171
2.6.3.7.	Холодовая агрегация .....	173
2.6.4.	Регуляция внутригнездовой температуры .....	174
2.6.4.1.	Расплодный период .....	175
2.6.4.2.	Репродуктивная диапауза (безрасплодный период) .....	180
2.6.5.	Газовая среда .....	185
2.6.5.1.	Содержание CO <sub>2</sub> и O <sub>2</sub> в пчелином гнезде .....	185
2.6.5.2.	Толерантность к гипоксии .....	188
2.6.6.	Внутргнездовая относительная влажность воздуха .....	196
2.6.5.1.	Весенне-летний период .....	196
2.6.6.2.	Осенне-зимний период .....	198
2.6.6.3.	Толерантность пчел к гигрофактору .....	198
	<i>Выходы.....</i>	199

<b>Глава 3. ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРИЕНТАЦИЯ И СИГНАЛИЗАЦИЯ.....</b>	<b>204</b>
3.1. ТЕРМИТЫ .....	204
3.1.1. Зрение и визуальная ориентация .....	204
3.1.2. Химическая ориентация и связь.....	205
3.1.2.1. Экзокринные железы.....	205
3.1.2.2. Химические сигналы связи .....	210
3.1.3. Сигналы угрозы и нападения .....	212
3.1.3.1. Химические сигналы тревоги.....	212
3.1.3.2. Динамические позы и вибрации.....	214
3.1.3.3. Звуки кормления.....	215
3.1.4. Хемо- и механорецепция.....	217
3.1.4.1. Хеморецепция.....	217
3.1.4.2. Восприятие вибраций .....	219
3.2. МУРАВЬИ .....	222
3.2.1. Кормовые участки и границы охраняемых территорий.....	222
3.2.2. Фуражировочные тропы.....	225
3.2.3. Ориентация по наземным объектам.....	228
3.2.4. Астрономическая ориентация .....	230
3.2.5. КОММУНИКАЦИИ.....	231
3.3. БУМАЖНЫЕ ОСЫ.....	235
3.3.1. Оборонительные реакции .....	235
3.3.2. Акустическая сигнализация .....	235
3.3.2.1. Акустический шум осиного гнезда .....	235
3.3.2.2. Звуковые сигналы связи .....	236
3.4. ШМЕЛИ .....	238
3.4.1. Поведение фуражиров .....	238
3.4.2. Отношение к запаху корма.....	240
3.4.3. Дальность полета фуражиров.....	241
3.4.4. Пространственная ориентация и выбор пищи фуражирами .....	242
3.4.5. Возрастной и кастовый полигаттизм .....	244
3.4.6. Межсемейные и межвидовые отношения .....	246
3.4.7. Замена самки-основательницы .....	247
3.4.8. Акустический шум шмелиной семьи.....	249
3.4.9. Сигналы угрозы и тревоги .....	250
3.5. БЕЗЖАЛЬЕ ПЧЕЛЫ .....	251
3.5.1. Кастовая детерминация .....	251
3.5.2. Функциональная дифференциация .....	253
3.5.3. Пищевая мобилизация .....	254
3.5.4. Сигналы тревоги .....	258
3.6. ПЧЕЛЫ РОДА APIS .....	259
3.6.1. Визуальная ориентация .....	259
3.6.1.1. Освещенность .....	260
3.6.1.2. Цветоразличение .....	261
3.6.1.3. Ориентация по Солнцу .....	262
3.6.1.4. Ориентация по наземным объектам .....	263
3.6.1.5. Опознание цели .....	265
3.6.1.6. Зрительная память .....	265
3.6.1.7. Суточная и сезонная динамика летной активности .....	267

3.6.2.	<b>Химическая ориентация и связь.....</b>	269
3.6.2.1.	Экзосекреторные органы.....	269
3.6.2.2.	Хеморецепция.....	271
3.6.3.	<b>Защита гнезда.....</b>	273
3.6.4.	<b>Сигнальные движения и динамические позы.....</b>	278
3.6.4.1.	Сигнальные движения фуражиров безжалых пчел .....	278
3.6.4.2.	Сигнальные движения фуражиров карликовой и гигантской пчел .....	278
3.6.4.3.	Динамические позы и сигнальные движения индийской и медоносной пчел .....	279
3.6.	<b>АКУСТИЧЕСКАЯ СИГНАЛИЗАЦИЯ И СВЯЗЬ .....</b>	282
3.6.1.	Конфликты половозрелых самок.....	283
3.6.2.	Сигналы оповещения о дальности полета.....	286
3.6.3.	Сигнал, останавливающий танцовщицу .....	289
3.6.4.	Сигналы пчел-квартирмейстеров.....	290
3.6.5.	Звуки, сопутствующие процессам жизнедеятельности пчелиной семьи .....	293
3.6.5.1.	Звуки пчел-вентилировщиков.....	293
3.6.5.2.	Акустический шум пчелиной семьи .....	294
3.6.5.3.	Вибрации сот .....	296
3.6.6.	Механизмы генерации звука .....	298
3.6.7.	Восприятие звуковых колебаний .....	299
3.6.7.1.	Фонорецепторы .....	300
3.6.7.2.	Восприятие колебаний опорного субстрата.....	302
3.6.1.	Восприятие и использование электромагнитных полей .....	303
3.6.1.1.	Реагирование на суточные вариации геомагнитного поля.....	303
3.6.2.	Низкочастотные электрические поля .....	304
3.6.2.1.	Реагирование на ЭП .....	304
3.6.2.2.	Механизмы восприятия низкочастотных ЭП .....	307
3.6.3.	Статическое электричество .....	308
3.6.3.1.	Электризация пчел .....	308
3.6.3.2.	Восприятие колебаний электростатического поля .....	310
	<i>Выходы.....</i>	313
	<b>Список использованной литературы .....</b>	318