

## КОНВЕРГЕНТНОЕ СХОДСТВО МЕХАНИЗМОВ ТЕРМОРЕГУЛЯЦИИ У ТЕПЛОКРОВНЫХ ЖИВОТНЫХ И КОНСОЛИДИРОВАННЫХ СКОПЛЕНИЙ НАСЕКОМЫХ

© 2013 Е.К. Еськов<sup>1</sup>, В.А. Тобоев<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Российский государственный аграрный заочный университет, г. Балашиха

<sup>2</sup> Чувашский государственный университет, Чебоксары

Поступила в редакцию 12.02.2011

Калориметрическим методом исследована тепловая инерция пчел в скоплении при различных внешних и внутренних возмущениях. В качестве интегральной величины, отражающей тепловое состояние агрегировавшихся насекомых, предложено рассматривать изменение теплосодержания, определяемого их численностью и геометрией агрегации. Рассматриваются конвергентное сходство и основные отличия механизмов терморегуляции у гомойотермных животных и агрегирующихся пчел. Предлагается их использования для моделирования тепловых процессов, происходящих при охлаждении млекопитающих.

Ключевые слова: терморегуляция, скопления насекомых, самоорганизация, температура, теплосодержание, уравнение теплового баланса, теплокровные животные

Современное представление о физиологических механизмах терморегуляции базируется на интеграции биосистемой температурных сигналов от многих ее элементов, чем достигается определенное взаимодействие между различными термочувствительными областями [10,17]. Гипотеза о средней температуре тела и теплосодержании как о предмете терморегуляции [22] получила развитие в последующих работах, выполненных при использовании в качестве объекта моделирования кролика. В результате было показано, что теплосодержание может являться объектом терморегуляции [14,15]. Подобно этому изменение тепловых процессов в консолидированных скоплениях насекомых можно рассматривать как одну из форм отклика на изменения внешней температуры [3,4,6,9].

Исходя из общего представления об открытых системах, для моделирования процессов саморегуляции можно использовать скопления насекомых, поскольку изменение энтропии в их агрегациях обуславливается необратимыми процессами, протекающими в ходе обмена энергии и вещества с окружающей средой. Согласно второму началу термодинамики [12], любые необратимые процессы сопровождаются образованием энергии диссипации, что в рассматриваемых условиях соответствует теплоте диссипации. И если система далека от равновесия, а скорость образования теплоты диссипации велика, то не вся эта теплота может покинуть систему. Некоторое количество теплоты диссипации может использоваться для осуществления ряда необратимых процессов. В

таких системах продукция энтропии не компенсируется потоком

$$\frac{dS_t}{dt} - \frac{dS_s}{dt} = \frac{1}{T_{cp}} \frac{dU_t}{dt}, \quad (1)$$

где  $\frac{dS_t}{dt}$  - скорость продукции энтропии,  $\frac{dS_s}{dt}$

- скорость потока энтропии,  $\frac{dU_t}{dt}$  - скорость изменения внутренней энергии,  $T_{cp}$  - средняя температура.

Умножив обе части уравнения (1) на значение средней температуры  $T_{cp}$  и с учетом соотношений

$$\begin{aligned} T_{cp} \frac{dS_t}{dt} &= \frac{dQ_t}{dt} = q_t, \\ T_{cp} \frac{dS_s}{dt} &= \frac{dQ_s}{dt} = q_s, \end{aligned} \quad (2)$$

$$\frac{dU_s}{dt} = mc_{cp} \frac{dT_{cp}}{dt} = \Delta q,$$

получим в общем виде уравнение теплового баланса

$$q_t = q_s + \Delta q. \quad (3)$$

Здесь  $Q_t$  и  $Q_s$  - количество теплоты, продуцируемой и отдаваемой во внешнюю среду, а  $q_t$  и  $q_s$  - соответственно мощности этих процессов, обозначаемые как теплопродукция и теплоотдача,  $\Delta q$  - изменение теплосодержания агрегировавшихся насекомых,  $m$  - общая масса насекомых в скоплении,  $c_{cp}$  - средняя удельная теплоемкость.

В скоплениях насекомых, которые обычно образуют медоносные пчелы (*Apis mellifera*), по-

Еськов Евгений Константинович, д.б.н., зав кафедрой экологии и охотоведения. E-mail: ekeskov@yandex.ru

Тобоев Вячеслав Андреевич, к.ф.-м. н., доцент кафедры высшей математики. e-mail: stoboev@gmail.com

видимому, не существует единственной регулируемой установочной температуры. У них терморегуляция, очевидно, связана с тепловым состоянием всех агрегировавшихся пчел, которое характеризуется изменением теплосодержания  $\Delta q$ . В соответствии с уравнением теплового баланса (3), степень напряжения уровня терморегуляции определяется соотношением между теплопродукцией  $q_t$ , теплоотдачей  $q_s$  и изменением теплосодержания  $\Delta q$  агрегировавшихся пчел. При определенных температурах пчелы сохраняют теплопродукцию на постоянном уровне, уменьшая теплоотдачу и увеличивая теплосодержание посредством уплотнения, с чем связано уменьшение объема скопления [3,4]. Рассредоточению пчел, стимулируемому повышением внешней температуры, сопутствует увеличение теплоотдачи и уменьшение теплосодержания. Но независимо от направления изменения температуры, каждой особи, входящей в скопление, биологически целесообразно способствовать по мере возможности сохранению такого соотношения между  $q_t$  и  $q_s$ , при котором  $\Delta q \approx const$ , что наиболее вероятно в зоне оптимальности [16]. За ее пределами изменение теплосодержания, зависящее от геометрии скопления и численности пчел в нем, претерпевает значительные колебания.

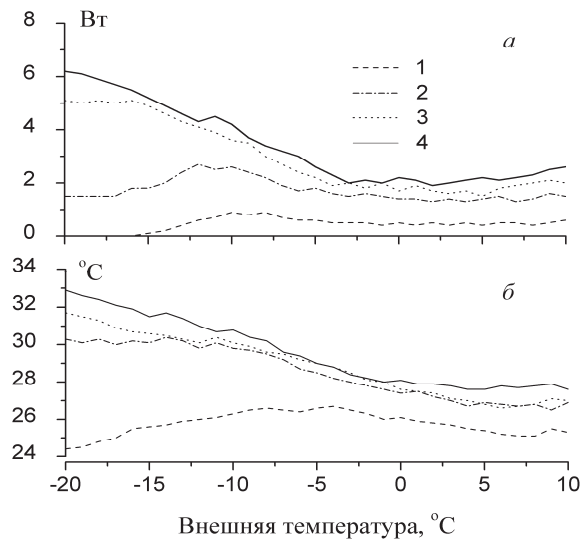
Изменение теплосодержания в скоплении пчел соответствует увеличению или уменьшению количества тепла в нем и описывается выражением

$$\Delta q = m c_{cp} \Delta T_{cp}, \quad (4)$$

где  $m$  - масса пчел в скоплении (кг),  $c_{cp}$  - средняя удельная теплоемкость ккал/(кг·°C) или кДж/(кг·°C),  $\Delta T_{cp}$  - изменение средней температуры в зоне агрегации пчел (°C). Из трех величин в правой части этого выражения только масса пчел поддается точному определению. Учет распределений теплоемкостей и температур в объеме всего скопления осложняется высокой вариабельностью его формы, что зависит от случайного изменения локомоторной активности, метаболизма и локализации отдельных пчел в пределах скопления.

Калориметрическим методом установлено [8], что скоплениях пчел разной численности, стимулируемых охлаждением, процессы тепловыделения, теплонакопления и теплоотдачи взаимосвязаны и зависят от внешней температуры. С нею связана активность агрегирования, объем, занимаемый насекомыми, и энергозатраты на их жизнеобеспечение. Множеством случайных факторов определяется локализация особей в образуемом ими скоплении. Но каждая из них соответственно наследственной программе группового поведения определенным образом реагирует на изменение температуры.

*Регуляция теплоотдачи.* Как и у гомойотермных животных, отдача тепла скоплениями пчел в окружающее воздушное пространство зависит от его температуры. В определенном интервале температур (в зоне температурной оптимальности), зависящем от численности пчел в образуемом ими скоплении, теплоотдача сохраняется на относительно постоянном минимальном уровне (рис. 1). Зона оптимальности для группы, содержащей  $550 \pm 6$  пчел, ограничивается  $8.7 \dots 10.4^\circ\text{C}$ , в пределах которых тепловыделение поддерживается в среднем на уровне  $0.48 \text{ Вт}$  (lim.  $0.40 - 0.55$ ). Увеличение численности агрегировавшихся пчел примерно в 7 раз (до  $3980 \pm 26$ ) отражается на расширении зоны оптимальности и ее смещении на область более низких температур. Ее минимальное значение равняется  $5.6$  максимальное –  $9.4^\circ\text{C}$ . В пределах этого диапазона теплоотдача составляет в среднем  $2.23 \text{ Вт}$  (lim.  $2.02 - 2.40$ ).



**Рис. 1.** Изменение теплоотдачи и разогрева скопления пчел в зависимости от их численности (1 -  $550 \pm 6$ . 2 -  $1250 \pm 13$ . 3 -  $2570 \pm 18$ . 4 -  $3980 \pm 26$ ) и внешней температуры (ось абсцисс): а – теплоотдача; б – средняя температура по показаниям пяти датчиков.

За пределами нижнего значения происходит постепенное нелинейное увеличение теплоотдачи соответственно понижению окружающей температуры. При неограниченной возможности потребления корма потенциальные возможности повышения теплоотдачи в ответ на охлаждение лимитируются численностью агрегировавшихся насекомых. В частности, максимальная теплопродукция группы из 550 пчел при  $-3.7 \pm 0.4^\circ\text{C}$  достигает  $1.82 \pm 0.10 \text{ Вт}$ . Группа, содержащая около 4000 особей, в состоянии противостоять охлаждению до  $-21.8 \pm 0.5^\circ\text{C}$ , выделяя  $6.42 \pm 0.14 \text{ Вт}$  тепла.

Повышение тепловыделения скопления при понижении температуры за пределы нижней границы зоны оптимальности связано с их стремлением противостоять охлаждению увеличением

теплопродукции. На это указывает повышение температуры внутри скопления, особенно в его наиболее разогретой области (тепловом центре). В группе, содержавшей около 550 пчел за 6 ч охлаждения со средней скоростью  $2^{\circ}\text{C}/\text{ч}$ , теплоотдача возросла в 3.8 раза, а температура в тепловом центре - на  $2.1^{\circ}\text{C}$  (с  $24.9$  до  $27.0^{\circ}\text{C}$ ). В пересчете на одну пчелу тепловыделение возросло в 2.4 раза. Увеличение численности пчел в группе примерно в 7 раз повлияло на увеличение тепловыделения каждой из них в среднем в 1.2 раза. Температура теплового центра возросла на  $1.1^{\circ}\text{C}$  (от  $28.1$  до  $29.2^{\circ}\text{C}$ ).

За пределами верхней границы зоны оптимальности происходит резкое повышение тепловыделения, что связано с влиянием разогрева на активизацию локомоций насекомых. Верхний предел зоны оптимальности для групп, содержащих около 550, 1250, 2600 и 4000 пчел, ограничивается соответственно  $10.4^{\circ}\text{C}$ ,  $9.9^{\circ}\text{C}$ ,  $9.6^{\circ}\text{C}$  и  $9.4^{\circ}\text{C}$ . Отклонение температуры за указанные ее предельные значения на  $1.0^{\circ}\text{C}$  стимулирует увеличение тепловыделения по отношению к таковому в зоне оптимальности в среднем в 1.2, 1.7, 2.0 и 2.3 раза.

*Теплосодержание.* Температура, поддерживаемая в разных местах скоплений, может использоваться для определения их теплосодержания. По результатам измерений температуры пятью термодатчиками в скоплениях с разной численностью насекомых установлена ее относительно невысокая вариабельность в тех случаях, когда окружающая температура не выходила за пределы зоны оптимальности. В ее пределах флуктуации разогрева теплового центра не превышали  $0.5...0.9^{\circ}\text{C}$ . С этим связана невысокая изменчивость теплосодержания.

Теплоемкость в скоплении пчел изменяется незначительно, и определяется в основном содержанием воды в их теле. Теплоемкость гемолимфы, очевидно, близка к теплоемкости воды и составляет  $3.77...3.89$  кДж/(кг $\cdot^{\circ}\text{C}$ ) или  $0.9...0.93$  кал/(г $\cdot^{\circ}\text{C}$ ). Исходя из этого, можно предположить, что удельная теплоемкость всего скопления увеличивается линейно в пределах  $2.51...3.35$  кДж/(кг $\cdot^{\circ}\text{C}$ ) или  $0.6...0.8$  кал/(г $\cdot^{\circ}\text{C}$ ) в зависимости от увеличения плотности пчел. С учетом этих допущений изменение теплосодержания в скоплении, содержащем около 550 пчел, не превышает 0.05 Вт. Под влиянием их 6-часового охлаждения теплосодержание возросло на 619 кал, а скорость изменения теплоотдачи - на 0.12 Вт (1.72 кал/мин), что обусловлено низким потенциалом теплогенерации скоплениями малой численности. Для указанных значений теплоотдачи и теплосодержания соответственно уравнению (3) максимальная теплопродукция составляла 1.94 Вт. Тепловая нагрузка на одну пчелу (общая теплопродукция, поделенная на коли-

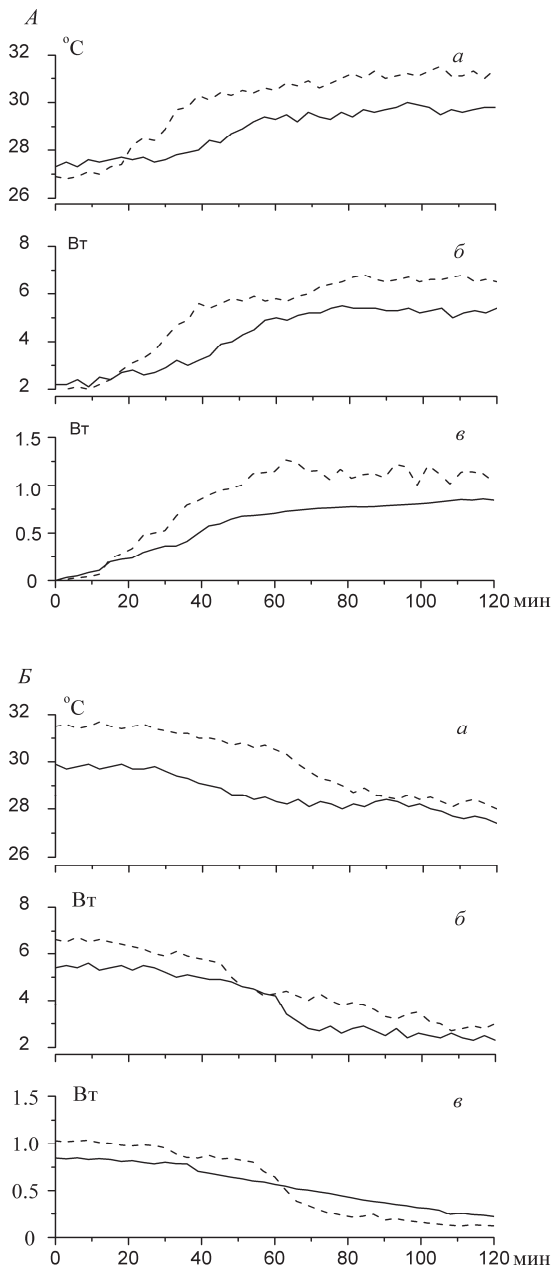
чество особей в скоплении) при максимальном напряжении терморегуляции достигала 0.003 Вт, а области температурного оптимума - около 0.0009 Вт. Такой уровень теплопродукции не выходит за пределы вариабельности ее значений (минимум 0.0005, максимум 0.0015 Вт), определенных по интенсивности метаболизма у индивидуально изолированных пчел, находящихся в состоянии покоя [2,3,9].

Скопления, образованные относительно большим количеством пчел, имели возможность изменять теплонакопление в более широких пределах и в течение большей продолжительности охлаждения на высоком уровне поддерживать терморегуляторную активность. Так, в скоплении, образованном примерно 4 тыс. пчел, находившихся при температуре, колебания которой ограничивалась пределами оптимального диапазона, скорость изменения теплосодержания не выходила за пределы 0.2...0.3 Вт (2.87...4.31 кал/мин), а средняя тепловая нагрузка на пчелу составляла в среднем 0.0006 Вт. В результате охлаждения, продолжавшегося в течение 15.5 ч, максимальная теплоотдача достигала 2.7 Вт. Исходя из этого, общая теплопродукция составила  $9.12\pm 0.20$  Вт. Средняя же значение тепловой нагрузки на одну пчелу, равняющаяся 0.0023 Вт, несущественно отличалась от таковой в скоплениях с относительно небольшой численностью.

Таким образом, даже сравнительно малочисленным скоплениям насекомых, находящимся в зоне температурного оптимума, накопленного тепла и небольшой теплопродукции необходимо и достаточно для поддержания устойчивого теплового состояния. Возможность изменения теплосодержания позволяет пчелам мобильно реагировать на изменения внешней температуры, не увеличивая резко теплопродукцию. Биологически целесообразно пчелам сохранять теплопродукцию на постоянном уровне за счет внутреннего накопления тепла, что достигается их уплотнением. Но повышение плотности агрегирования насекомых, стимулированное охлаждением в пределах температурного оптимума, не существенно влияет на теплоотдачу. Ее изменение не превышает 0.2 Вт. Примерно на столько же изменяется теплопродукция.

За пределами нижней границы зоны температурного оптимума теплоотдача и теплосодержание находятся в тесной зависимости от численного состава агрегирующихся насекомых. С увеличением их численности возрастают возможности изменения теплосодержания при сохранении определенного оптимального соотношения между теплопродукцией и теплоотдачей. Увеличение численности замедляет относительный прирост теплопродукции, но повышение теплоотдачи не имеет прямой связи с понижением внешней температуры. Лишь превышение ею верхней границы

оптимального диапазона стимулирует резкое повышение теплоотдачи, что как отмечалось выше связано с активизацией пчел.



**Рис.2.** Реагирование скоплений, содержащих около 4.5 тыс. зимующих (сплошная линия) и летних пчел (сплошная линия) на скачкообразные изменения внешней температуры: *А* – ее понижения в течение 120 мин от +6 до -15°; *Б* - повышения в таких же пределах (*а* - температура в тепловом центре, *б* – теплоотдача, агрегировавшихся пчел, *в* – изменение теплосодержания)

В экстремальных ситуациях при угрозе гипертермии функция системы терморегуляции ограничивается в основном удалением избытка тепла. Терморегуляция прекращает функционирование, когда внешняя температура достигает температуры разогрева скопления пчел (средняя объемная температура оболочки сравнивается с температу-

рой камеры биокалориметра). Максимальное значение разогрева пчел зависит от их численности и физиологического состояния. Так, скопление, состоящее из  $550 \pm 6$  пчел, разогревается максимально до  $36.4 \pm 0.4^\circ\text{C}$ , а из  $3980 \pm 26$  - до  $38.9 \pm 0.5^\circ\text{C}$ .

*Эффекты скачкообразного изменения внешней температуры.* Опыты выполнены в разное время на пчелах весенне-летней (летом) и осенней (зимой) генераций. Подопытные пчелы (примерно по 4.5 тыс. особей) содержались в камере калориметра. Температуру его внешней оболочки поддерживали вначале в пределах оптимального диапазона, а затем резко охлаждали или нагревали. Для охлаждения использовалась холодильная камера, для нагревания – термостат [8].

Под влиянием охлаждения от +6 до -15°С в течение 120 мин среднее (по пяти термодатчикам) значение температуры в скоплениях пчел, адаптировавшихся к зимовке, повышалось в среднем на  $4.1^\circ\text{C}$ , а у летних - на  $5.8^\circ\text{C}$  (рис. 2, *А*). По расчетам (формула 3), это соответствовало увеличению теплопродукции на 7.12 Вт и 11.23 Вт. У зимующих пчел она возрастала постепенно и стабилизировалась на указанном уровне через 80-85 мин, а у летних - через 35-45 мин. Что касается теплоотдачи, то у первых она достигала максимального значения через 60 (lim.54-68) и у вторых – через 40 (lim.34-45) мин.

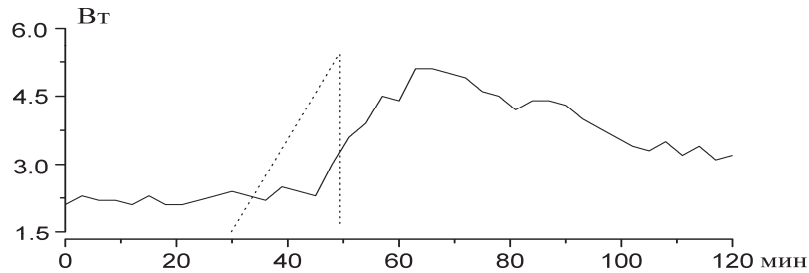
На повышение температуры от -15°С до +6°С пчелы, адаптировавшиеся к зимовке, реагировали почти линейным уменьшением теплоотдачи, которая в течение 60 мин. (lim. 58-64) устанавливалась на уровне 2.45 Вт. У летних пчел примерно за такое же время теплоотдача достигала 3.78 Вт (рис. 2, *Б*). Значительное превышение теплоотдачи у летних пчел по отношению к зимующим пчелам обусловлено разной стратегией их реагирования на охлаждение. Зимние пчелы стремятся равномерно поддерживать температуру во всем объеме скопления, а летние – изменяют ее в относительно широких пределах. Повышенной вариативности температуры в скоплениях летних пчел соответствует высокая изменчивость теплосодержания и теплопродукции. Поэтому адаптация пчел к охлаждению, приобретенная в ходе зимовки, способствует экономии затрат энергии на терморегуляцию.

*Температурные возмущения, стимулируемые введением тепла внутрь скопления.* Тепловую инерцию скоплений, образуемых пчелами, определяли при воздействии на них различных температурных возмущений. Для этого с помощью термодатчика, расположенного внутри скопления, в него вводилось тепло. Мощность нагрева термодатчика составляла в среднем 0.85 Вт (12.2 кал/ мин), а его поверхность разогревалась не более чем на  $3.5-4.3^\circ\text{C}$ . В течение всего времени температура окружающего воздуха поддерживалась на уровне  $5-6^\circ\text{C}$ . За тепловой отклик пчел на нагрев прини-

малось повышение температуры камеры калориметра на 3-4°C через 10-12 мин после включения термодом. Теплоотдача и количество введенного тепла в реальном масштабе времени графически отображалась компьютером (рис. 3).

Установлено, что пороговые значения вводимого тепла, стимулирующие резкое увеличение теплоотдачи (тепловые отклики), зависят от внешней температуры и количества агрегировавшихся пчел. Скоплению, образуемому примерно 2 тыс. пчел, для стимуляции теплового отклика при -10°C требуется в среднем в 1.26 раза меньше

тепла, чем при 5°C. При таком же изменении внешней температуры скоплению, содержащему 3140 пчел, для заметного повышения теплоотдачи необходимо повысить количество тепла, вводимого термодом в 1.35 раза, а 4400 особям – 1.83 раза (рис. 3, таблица). Уменьшение количества тепла, необходимого для стимуляции теплового отклика, в ответ на понижение внешней температуры очевидно связано с изменением теплосодержания, возрастающего соответственно повышению плотности агрегирования пчел.



**Рис. 3.** Изменение теплоотдачи скоплением, содержащим около 4.5 тыс. пчел под влиянием введения в него 2328 Дж (556 кал) тепла (продолжительность включения термодом и развиваемая им мощность показаны пунктирной линией)

Связь между внешней температурой, количеством агрегирующихся пчел и изменением их теплосодержания указывает на наличие зоны физиологически допустимых колебаний теплосодержания, в пределах которой оно может варьировать, не оказывая влияния на изменение терморегуляторной активности насекомых. В пределах зоны оптимальности введение тепла на уровне его пороговых значений, стимулирующих резкое изменение теплоотдачи, несущественно влияет на

изменение терморегуляторной активности. Исходя из изложенного и соответственно формуле (4), увеличение средней температуры на 1°C в скоплениях, содержащих 3±1 тыс. пчел, изменяет теплосодержания в пределах 620-1474 Дж (148 – 352 кал). Но это стимулирует лишь незначительные сдвиги терморегуляторной активности, которая существенно возрастает при повышении средней температуры разогрева в скоплении до 2±0.1°C теплом, вводимым термодом.

**Таблица.** Зависимость от численности пчел и внешней температуры пороговых значений вводимого тепла, стимулирующего активизацию терморегуляции (±m рассчитана при уровне значимости p≤0.005)

Количество пчел	Количество тепла (кал), вводимого при внешней температуре		
	-10.0°C	0°C	5.2°C
1850±10	106±10	120±14	134±10
3140±20	132±12	164±10	178±12
4400±15	175±20	226±18	320±17

Мощность основного обмена в зоне оптимальности для скопления, содержащего примерно 4.5 тыс. пчел, составляет в среднем 2.09 Вт (30 кал/мин). Увеличение мощности основного обмена на 10-20% за 20 мин. обеспечивает прибавку тепла на 251-502 Дж (60-120 кал), что соответствует увеличению средней температуры скопления всего на 0.2-0.3°C. Накопление такого количества тепла в скоплении не стимулирует терморегуляторную активность. Но увеличение теплоотдачи достигается в результате уменьшения плотности агрегирования.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Прогрессирующему усилению взаимосвязи и взаимозависимости между членами семьи у социальных насекомых сопутствовала утрата ими индивидуальных преимуществ в борьбе за существование. Естественный отбор благоприятствовал превращению семьи в эволюционирующую биологическую единицу, функционирование которой достигло наивысшего совершенства у представителей рода *Apis*, и особенно у медоносной пчелы. Этот вид имеет превосходство над другими пчелиными по эвритермности, что позволило медоносной пчеле занять широкий ареал – от экватора до Полярного круга. В наиболее холодной части ареала вида температура зимой опускается нередко до -40...-45°C.

Несмотря на то, что пчелиная семья выдерживает сильные морозы, каждый из ее членов обладает невысокой толерантностью к охлаждению. Как и другие пойкилотермные животные, пчелы реагируют на охлаждение холодным оцепенением, в состоянии которого могут сохранять жизнеспособность в течение нескольких суток. Неглубокое холодное оцепенение стимулирует охлаждение тела пчел до  $+13^{\circ}\text{C}$ . Из такого их состояния может вывести прикосновение активной пчелы. Из оцепенения при  $0^{\circ}\text{C}$  или близкой к нему температуре пчелу может вывести только разогрев. Температура максимального переохлаждения, понижающаяся от весенне-летних к осенним генерациям пчел, не опускается ниже  $-12...-16^{\circ}\text{C}$  [2,4,5].

Биологически целесообразное реагирование пчел на охлаждение связано с агрегированием, в состоянии которого возможна реализация наследственно запрограммированных механизмов активной терморегуляции. Ей принадлежит доминирующая роль в комплексе этологических и морфофизиологических адаптаций пчел к холодному воздействию. Агрегировавшись, пчелы в состоянии поддерживать температуру в тепловом центре (наиболее разогретой части) на уровне  $24...32^{\circ}\text{C}$ . Иногда она может повышаться до  $35...37^{\circ}\text{C}$ , а при появлении в гнезде зимующих пчел расплода стабилизируется в пределах  $33.5...34.5^{\circ}\text{C}$  [3,4]. Температура тела пчел, находящихся в наиболее охлаждаемых зонах периферии скопления, обычно не опускается до ее значений, стимулирующих глубокое холодное оцепенение.

В комплексе холодных адаптаций у пчел и гомойотермных животных прослеживается более или менее выраженное конвергентное сходство. Это позволяет использовать агрегировавшихся пчел для моделирования процессов теплогенерации, накопления и рассеяния тепла гомойотермными животными. Подобно гомойотермному животному, в скоплении агрегировавшихся насекомых имеется область высокой температурной стабилизации - тепловой центр. Но его разогрев в отсутствие расплода варьирует в диапазоне, приближающемся, а в некоторых биологических ситуациях превышающих  $10^{\circ}\text{C}$ . У одного из наиболее высокоорганизованных гомойотермных - человека температура ядра колеблется в пределах  $2^{\circ}\text{C}$  [11]. Предельное охлаждение периферии скопления пчел в области температурного оптимума для их зимовки ограничивается температурой, стимулирующей глубокое холодное оцепенение. Поэтому пчелам необходимо и достаточно поддерживать примерно трехкратное различие по температуре теплового центра и наиболее охлаждаемой части на периферии их скопления. У человека, находящегося в условиях температурного комфорта, температура ядра ( $37^{\circ}\text{C}$ ) превышает температуру поверхностных тканей примерно на

$10\%$  [11]. Но при охлаждении до  $0...3^{\circ}\text{C}$  температура кожи у человека может понижаться до  $22^{\circ}\text{C}$  [1].

В комплексе механизмов терморегуляции млекопитающих принципиальное значение принадлежит наличию установочной точки (set point) центра терморегуляции, изменяющейся под влиянием суммации температурных сигналов от множества различных периферических термосенсоров [10]. Центр, взаимодействуя с ними, регулирует температуру по принципу отрицательной обратной связи. Интеграция температурных сигналов от ядра и оболочки, очевидно, необходима для определения теплового состояния организма, показателем которого может служить его средняя температура. Она стабильно поддерживается при колебаниях внешней температуры благодаря высокой плотности размещения на теле чувствительных холодных и тепловых рецепторов. Но введение в тело человека или животного некоторого количества тепла ( $209-293$  Дж/кг или  $50-70$  кал/кг), неравномерно распределяющегося по телу, отражается на изменении его средней температуры в пределах нескольких сотых градуса [10]. Поскольку обширные области тела (внутренние органы, мышцы, кости и др.) практически лишены терморепторов, средняя температура тела может контролироваться по разогреву крови и интенсивности тепловых потоков, циркулирующих через кожу. Таким путем возможно отслеживание теплосодержания организма.

У человека [21] и пчелы [20] терморепторы реагируют на изменение температуры со скоростью нескольких десятых градусов в секунду. Сенсорная суммация информации многих рецепторов позволяет контролировать изменение температуры на сотые доли градуса в секунду [13], что очевидно используется в системе терморегуляции и млекопитающих, и пчел. Но регуляция агрегировавшимися пчелами внутригнездовой температуры не связана с наличием в их скоплении какого-то координирующего центра. Агрегировавшиеся пчелы функционируют как простые самостоятельные субъекты с малым числом эффективных степеней свободы. Отсутствие установочной точки (set point), подобной гипоталамусу у млекопитающих, исключает возможность интеграции (суммации) температурной информации от различных участков скопления. К тому же между агрегировавшимися пчелами, локализуемыми в разных местах скопления, отсутствуют информационные контакты и взаимодействия [19,23,24], широко используемые в весенне-летний период для защиты гнезда, накопления кормовых запасов и др. [2].

Не имея централизованного механизма контроля и регуляции разогрева разных зон скопления, пчелы, тем не менее, поддерживают в них температуру в пределах, необходимых для выживания. Их взаимодействие обеспечивается по

принципу децентрализованного управления, согласно которому многочисленные подсистемы (отдельные особи), составляющие скопление, функционируют, используя лишь ограниченную, локальную информацию, получаемую от терморепцепторов. Поскольку охлаждению подвергаются лишь пчелы, локализующиеся на периферии скопления и, особенно те из них, которые локализируются на его нижней части, то они испытывают в наибольшей мере неблагоприятное температурное воздействие. Поэтому у пчел, случайно оказавшихся в этой зоне, холодные рецепторы испытывают наибольшее возбуждение, что, очевидно, стимулирует миграцию внутрь скопления. Эти озябшие пчелы, проникнув внутрь скопления, воздействуют холодом на соприкасающихся с ними особей, которые получают таким образом информацию о понижении внешней температуры. В этом смысле наиболее охлаждаемая часть пчел выполняет в их скоплении функцию «динамического холодного рецептора» и «холодоносителя».

От локализации пчел в скоплении во многом зависит их участие в терморегуляции и затраты энергии на собственное жизнеобеспечение. Локализуясь в разных местах скопления, пчела может находиться в состоянии неглубокого оцепенения, относительного покоя, не связанного с охлаждением или активной теплогенерацией, которая сопряжена с локомоторной активностью или микровибрациями грудной мускулатуры [2,18]. Минимизацию энергозатрат обеспечивает холодное оцепенение или близкое к нему состояние, связанное с высокой вероятностью элиминации, возрастающей соответственно охлаждению пчел. У пчел, находящиеся в теплой части скопления в состоянии относительного покоя, энергозатраты выше, но ниже вероятность элиминации неблагоприятными температурными условиями. Поскольку пчелы, образующие скопление, мигрируют с периферии внутрь, а из нее на периферию, то их затраты на выживание и терморегуляцию в значительной мере выравниваются.

Распределение температурных полей в агрегациях насекомых позволяет заключить, что в используемой ими системе терморегуляции координирующая роль принадлежит интегральной температуре всего скопления, соответствующей среднему уровню теплосодержания. На это указывает отсутствие четко выраженной стабильности конфигурации тепловой картины внутри скопления. Температурные градиенты в нем, характеризующие теплосодержание, поддерживаются в диапазоне температурного оптимума на относительно постоянном уровне. От теплового центра к верхней границе скопления температура понижается примерно в 1,5, а к нижней – в 3 раза. Эти соотношения за пределами температурного оптимума меняются в зависимости от колебаний

внешней температуры, физиологического разогрева пчел или введения тепла внутрь скопления, что отражается на изменении теплосодержания. Его стабилизация, вероятно, достигается взаимодействием разных тепловых профилей скопления, стимулирующих локализованных в них пчел в зависимости от вектора температурного воздействия (охлаждения или нагрева) случайно перемещаться на периферию, внутрь скопления, сохранять состояние относительного покоя или генерировать тепло. Изменение теплосодержания возможно также за счет уплотнения агрегирующихся пчел в ответ на их охлаждение. Наибольшее уплотнение пчел соответственно интенсивности охлаждения происходит в нижней части периферии скопления.

Если устойчивое тепловое состояние агрегировавшихся насекомых сопряжено с наименьшей диссипацией энергии, соответствующей минимальной скорости изменения интенсивности теплопродукции, то надежное функционирование механизма терморегуляции обуславливается динамикой процессов энергетического метаболизма, теплоизоляции и теплонакопления. На понижение внешней температуры насекомые реагируют интенсификацией метаболизма за счет увеличения потребления корма и уплотнением агрегирования, чем достигается уменьшение занимаемого пространства (объема скопления) и повышение теплоизоляционных свойств его поверхностной части. Это приводит к увеличению средней температуры и теплосодержания, что сходно с динамикой тепловых процессов у гомойотермных животных.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 07-04-00305)

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Витте Н.К.* Тепловой обмен у человека и его гигиеническое значение. Киев: Гос. мед. изд-во УССР. 1956. 148 с.
2. *Еськов Е.К.* Микроклимат пчелиного жилища. М.: Россельхозиздат. 1983. 192 с.
3. *Еськов Е.К.* Экология медоносной пчелы. Рязань. Русское слово. 1995. 392 с.
4. *Еськов Е.К.* Индивидуальные и социальные адаптации медоносной пчелы к зимовке // Успехи современной биологии. 2003. Т. 123. № 4. С. 383 – 390.
5. *Еськов Е.К.* Физиологические эффекты гипотермии маток медоносной пчелы *Apis mellifera* // Журн. эвол. биохимии и физиологии. 2004. Т. 40. № 3. С. 225 – 228.
6. *Еськов Е.К., Долгов Л.В.* Регуляция температуры в гнезде и ее роль в жизни шмелиной семьи // Зоол. журн. 1986. Т. 65. № 10. С. 1500 – 1507.
7. *Еськов В.А., Тобоев В.А.* Стратегия, используемая пчелами для защиты от переохлаждения // Пчеловодство. 2007. № 3. С. 18-20.
8. *Еськов Е.К., Тобоев В.А.* Генерация, накопление и рассеяние тепла в скоплениях агрегирующихся насекомых. Журнал общей биологии. 2009. Т.70. №2. С. 110-120.
9. *Еськов Е.К., Торопцев А.И.* Сравнительный анализ терморегуляции в гнездах некоторых видов общественных насекомых // Журн. эвол. биохимии и физиологии. 1979. Т. 15. № 5. С. 500 – 507.
10. *Иванов К.П.* Основы энергетики организма. Т.1 Об-

щая энергетика, теплообмен и терморегуляция. М.: Наука. 1990. 309 с.

11. *Майстрах Е.В.* Тепловой баланс гомойотермного организма // Руководство по физиологии. Физиология терморегуляции. 1984. Л.: Наука. С. 78 – 112.

12. *Пригожин И., Стенгерс И.* Порядок из хаоса. М.: Прогресс. 1986. 431 с.

13. *Проссер Л., Браун Ф.* Сравнительная физиология животных. 1967. М.: Мир. 767 с.

14. *Румянцев Г.В., Морозов Г.Б.* Особенности теплообмена организма со средой // Физиол. Журн. СССР. 1988. Т. 74. № 9. С. 1321-1326.

15. *Слепчук Н.А., Румянцев Г.В.* Роль снижения теплосохранения организма в терморегуляции // Физиол. Журн. СССР. 1978. Т. 64. № 6. С. 843-900.

16. *Тобоев В.А.* Теплофизическая модель холодовой агрегации пчел // Пчеловодство. 2007. № 1. С. 20-21.

17. *Шмидт-Нильсон К.* Размеры животных: почему они так важны? 1987. М.: Мир. 259 с.

18. *Esch H.* Über den zwischen Temperatur. Aktionspotentialen und Thoraxbewegungen bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.) // Z. Verg. Physiol. 1964. V. 48. № 4. P. 547-551.

19. *Heinrich B.* The social physiology of temperature regulation in honeybees // *Forsch. Zool.* 1985. V. 31. P. 393-406.

20. *Heran H.* Temperature Sense of Honey Bees // Z. Vergl. Physiol. 1952. № 34. P. 179-206.

21. *Konietzny D.R., Hensel H.* Warm fibre activity in human skin nerves // *Pflug. Arch.* 1975. Bd. 359. P. 265 – 267.

22. *Snellen J.W., Mitchell D., Busansky M.* Calorimetric Analysis of the effect of drinking saline solution of whole-body sweating. An attempt to measure average body // *Pflug. Arch.* 1972. V. 331. № 1. P. 124-133.

23. *Sumpter D., Broomhead D.* Shape end dynamics of thermoregulating honey bee clusters // *J. Theor. Biol.* 2000. V. 204. P. 1-14.

24. *Watmough J., Camazine S.* Self-organized thermoregulation of honeybee clusters // *J. Theor. Biol.* 1995. V. 176. P. 391-402.

## CONVERGENT SIMILARITY OF THERMOREGULATION MECHANISMS WITH WARM-BLOODED ANIMALS AND CONSOLIDATED CONGESTIONS OF INSECTS

© 2013 E.K. Es'kov<sup>1</sup>, V.A. Toboev<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Russian State Agricultural Correspondence University, Balashicha

<sup>2</sup>Chuvash State University, Cheboksary

The heat inertia of bees in clusters has been investigated by calorimetric method with respect to internal and external perturbations. It is suggested to use the changing of heat content of body as an integral value reflecting the heat state of the aggregated insects; it is determined, in turn, by the value of their population and by geometry of aggregation. The convergent similarity and basic differences of thermoregulation mechanisms between mammals and aggregated bees are considered. It is supposed to use these mechanisms for modeling of heat processes that take place at cooling of mammals.

Key words: thermoregulation, aggregations of insects, self-organizing, temperature, heat content of body, the equation of thermal balance, warm-blooded animals

---

*Eskov Evgeniy Konstantinovich, Doctor of Biology, Head at the Ecology and Hunting Department.*

*E-mail: ekeskov@yandex.ru*

*Toboev Vyacheslav Andreevich, Associate Professor at the Higher Mathematics Department.*

*E-mail: stoboev@gmail.com*