

- Газохроматографический метод идентификации хлорорганических пестицидов // Хроматография в биологии и медицине: Тез. докл. I Всесоюз. конф., М., 21—25 нояб.— М., 1983.— С. 27.*
- Друй Э. Г., Хохрякова В. С., Гар К. А. и др. Продолжительность сохранения и метаболизм ДДТ в почве: Тез. II Всесоюз. совещ. по исследованию остатков пестицидов и профилактике загрязнения ими продуктов питания, кормов и внешней среды.— Таллин, 1971.— С. 260—263.*
- Израэль Ю. А. Экология и контроль состояния природной среды.— Л.: Гидрометеиздат, 1979.— 368 с.*
- Мельников Н. Н. Химия пестицидов.— М.: Химия, 1968.— 435 с.*
- Плохинский Н. А. Биометрия.— Новосибирск: Изд-во АН СССР, 1961.— 362 с.*
- Федоров В. Д. Роль эксперимента для обоснования и осуществления биологического мониторинга // Докл. на рабочей группе по проекту № 14 программы ЮНЕСКО «Человек и биосфера».— М., 1975.*
- Францевич Л. И. Обработка результатов биологического эксперимента на микро-ЭВМ «Электроника БЗ-21».— Киев: Наук. думка, 1979.— 91 с.*
- Шварц С. С. Теоретические основы глобального экологического прогнозирования // Всесторонний анализ окружающей природной среды: Тр. II Сов.-амер. симпоз.— Л.: Гидрометеиздат, 1976. С. 181—191.*
- Шоттгер Р. А. Регистрация пестицидов: некоторые соображения о проведении тестов по определению токсичности в воде // Влияние загрязняющих веществ на гидробионтов и экосистема водоемов.— Л.: Наука, 1979.— С. 154—168.*
- Farwar M. T., Wasif A. Destruction of aquatic and terrestrial ecosystems by pesticides in developing countries: Implic. pesticide use trop. freshwater and terrestr // Inform. Workshop. Meet. Cent. Overseas Pest. Res.— London, 1976.— P. 2—3.*
- Holden H. Monitoring persistent organic pollutants // Organochlorine Insecticides.— 1975.— P. 1—26.*
- Mayer F. L., Mehrle P. M., Dwyer W. P. Toxaphene effects on reproduction, growth and mortality of brook trout // Environ. Prot. Agency (U.S.) . Ecol. Res. Ser. EPA-600/3-75-013.— 1975.— P. 1—43.*
- Mayer F. L., Mehrle P. M., Schoettger R. A. Collagen metabolism in fish exposed to organic chemicals. Recent advances in fish toxicology: a symposium // Ibid. Ser. EPA-600/3-77-085.— 1977.— P. 31—54.*
- Mayer F. L., Mehrle P. M., Crutcher P. L. Interactions of toxaphene and vitamin C in channel carrass // Trans. Am. Fish. Soc.— 1978.— 107, N 2.— P. 326—333.*
- Mauk W. L., Mehrle P. M., Mayer F. L. Effects of the polychlorinated biphenyl Aroclor 125 on growth survival and bone development in brook trout (*Salvelinus Fontinalis*) // J. Fish. Res. Bd. Can.— 1978.— 35.— P. 1084—1088.*
- Mehrle P. M., Mayer F. L. Toxaphene effects on growth and bone composition of fathead minnows, *Pimephales promelas* // Ibid.— 1975.— 32, N 5.— P. 593—598.*

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

Получено 16.06.86

УДК 591.185.1 : 595 : 799

Ю. Л. Неведомский, Л. И. Францевич, И. А. Левченко, В. В. Баранчук

## ПОИСКОВЫЕ ДВИЖЕНИЯ МЕДОНОСНОЙ ПЧЕЛЫ

### 2. ПОИСК АРОМАТИЗИРОВАННОГО КОРМА В НЕПОДВИЖНОМ ВОЗДУХЕ

Локализация источника запаха занимает значительное место в ориентационном поведении насекомых. Такие жизненно важные функции как питание, размножение, поиск жилища и др. у многих насекомых прямо зависят от эффективности ориентации по запаху.

В настоящее время выделяют две категории механизмов локализации химического источника — прямой и непрямой. Прямой (хемотропизм) представляет собой движение по химическому градиенту. Непрямая хемоориентация включает движение по дополнительным источникам ориентиров (зрительные стимулы, ветер и др.), и управляется концентрацией.

Продолжая исследовать поисковые движения медоносных пчел, мы рассматривали такие условия, в которых насекомое получало ольфакторную информацию о расположении цели поиска, но было лишено дополнительных источников ориентации. Целью нашей работы является выявление влияния ароматизации корма на поисковое поведение пчел.

**Методика.** В опытах использовались медоносные пчелы итальянской и серой горной кавказской рас, которых содержали в оранжерее. Арена для пешего движения пчел и техника киносъемки описаны в сообщении 1 (Францевич, Левченко, Баранчук, 1987). Киносъемка велась со скоростью 12 кадров в секунду. В качестве ароматизированного корма использовался натуральный мед белой акации, капля которого наносилась на арену. Температура при проведении эксперимента была равна 20 °С. Время, которое проходило от момента нанесения корма до захода пчелы на арену, колебалось от 1 до 6 мин.

Отснятые траектории движения насекомых переводились в координаты X и Y при помощи цифрового преобразователя «График-М». Перемещая бегунок преобразователя по точкам траектории, на индикаторах мы получаем координаты этих точек относительно заранее выбранного начала координат. Координаты траектории вводились в ЭВМ.

Первичная обработка данных и моделирование траекторий велись по модифицированным программам Л. И. Францевича, описанным в сообщении 1. Программа обработки состоит из трех основных программ, написанных на языке ФОРТРАН, и ряда вспомогательных программ, написанных на языке БЭЙСИК. Все расчеты велись на ЭВМ ЦЛАНП 0270 в Институте зоологии им. И. И. Шмальгаузена АН УССР. В программе вычислялись следующие характеристики: длина пути, средняя скорость движения, угол поворота, его модуль (абсолютное значение), перемещение пчелы от кадра к кадру («шаг»). Для определения эффективности поиска мы вычисляли отношение расстояния от точки входа до кормушки к общей длине пути, выраженное в %. Выявить периодические изменения направления движения пытались при помощи автокорреляционной функции изменений курса («поворотов») от кадра к кадру.

Координаты вектора перемещения за первую секунду вычисляли следующим образом:

$$X_1 = \frac{\sum_{i=1}^n x_i}{n}, \quad Y_1 = \frac{\sum_{i=1}^n y_i}{n},$$

где  $X_i$ ,  $Y_i$  — координаты насекомого в соответствующую секунду движения. Началом координат каждого следующего вектора являются координаты конца предыдущего. Тогда координаты следующего вектора будут:

$$X_2 = \frac{\sum_{i=1}^n (x_i - X_1)}{n}, \quad Y_2 = \frac{\sum_{i=1}^n (y_i - Y_1)}{n}.$$

Суммирование ведется по всем траекториям.

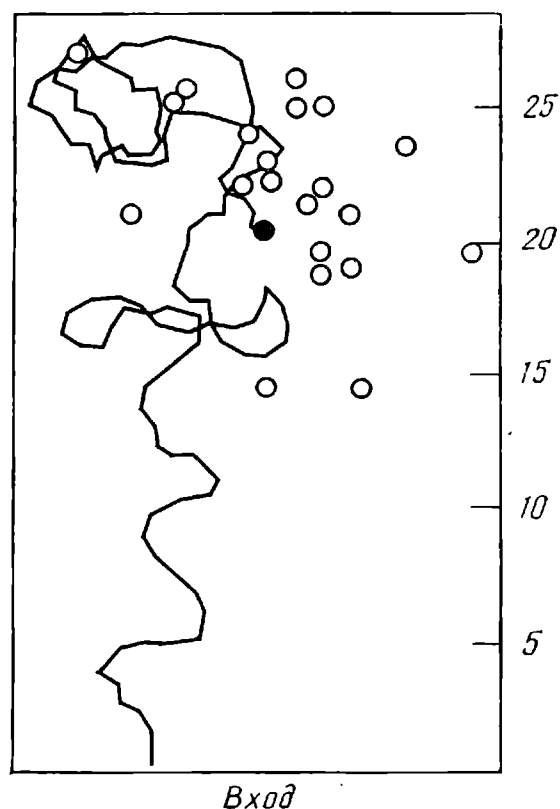
Для обнаружения влияния ароматизации корма на поисковое поведение насекомого мы определяли зависимость отклонения курса движения относительно направления к кормушке от расстояния до кормушки, представленную как зависимость среднего вектора от указанного расстояния. Диффузия ароматического вещества в условиях неподвижного воздуха идет одинаково во всех направлениях (Bossert, 1963). Поэтому уровень концентрации зависит только от расстояния до источника запаха ( $t = \text{const}$ ).

Критерии значимости угловых распределений взяты из книги К. Мардиа (Мардиа, 1978). Для сглаживания кривых использовали алгоритм гауссовской низкочастотной фильтрации.

В ходе эксперимента было проанализировано 22 траектории пчел общей длиной 20,8 м. Суммарное время движения по арене составило 246,3 с. Количество проанализированных кадров равно 2957.

**Характеристики поисковых движений.** Пример поисковой траектории показан на рис. 1. Средняя скорость перемещения пчелы по арене составила  $8,3 \pm 0,3$  см/с. Двигались пчелы без остановок, совершая иногда короткие броски-перелеты. В целом распределение линейной скорости нормальное (рис. 2, А). Эффективность поиска пчелами кормушек равна  $35,3 \pm 4,4$  %. Анализ угловых скоростей показал, что асим-

Рис. 1. Траектория движения пчелы по арене в поисках ароматизированного корма в условиях неподвижного воздуха (регистрация № 15). Точки показывают размещение кормушек в других регистрациях. Масштаб — в сантиметрах.



метрия распределения угловых скоростей несущественно отличается от нуля, т. е. ни одна пчела не совершала однонаправленного поворота (рис. 2, Б).

На начальном участке пути за первые 5 с движения для выявления внутренних связей, управляющих движением, мы вычисляли автокорреляционную функцию «поворотов» (рис. 2, В). Периодическое изменение направления движения не выявилось. Значимые отрицательные значения автокорреляционной функции говорят о том, что пчела, сделав случайный поворот в одном направлении, следующие несколько «шагов» производит коррекцию движения (контрповорот). Коррекция происходит с задержкой 0,37 с. При анализе дальнейшего пути пчелы (с 6-й секунды до конца поиска) значимая автокорреляция последовательных «поворотов» уже не проявляется.

В первые секунды движения пчелы заметно продвигаются в глубину arenas, как показывает вычисление ежесекундного вектора перемещения, усредненного по всем наблюдениям (рис. 2, Г). Затем эта тенденция к направленному движению убывает, вектор перемещения уменьшается.

Из рис. 3, А, который демонстрирует зависимость вектора перемещения от расстояния до кормушки, видно, что на больших расстояниях

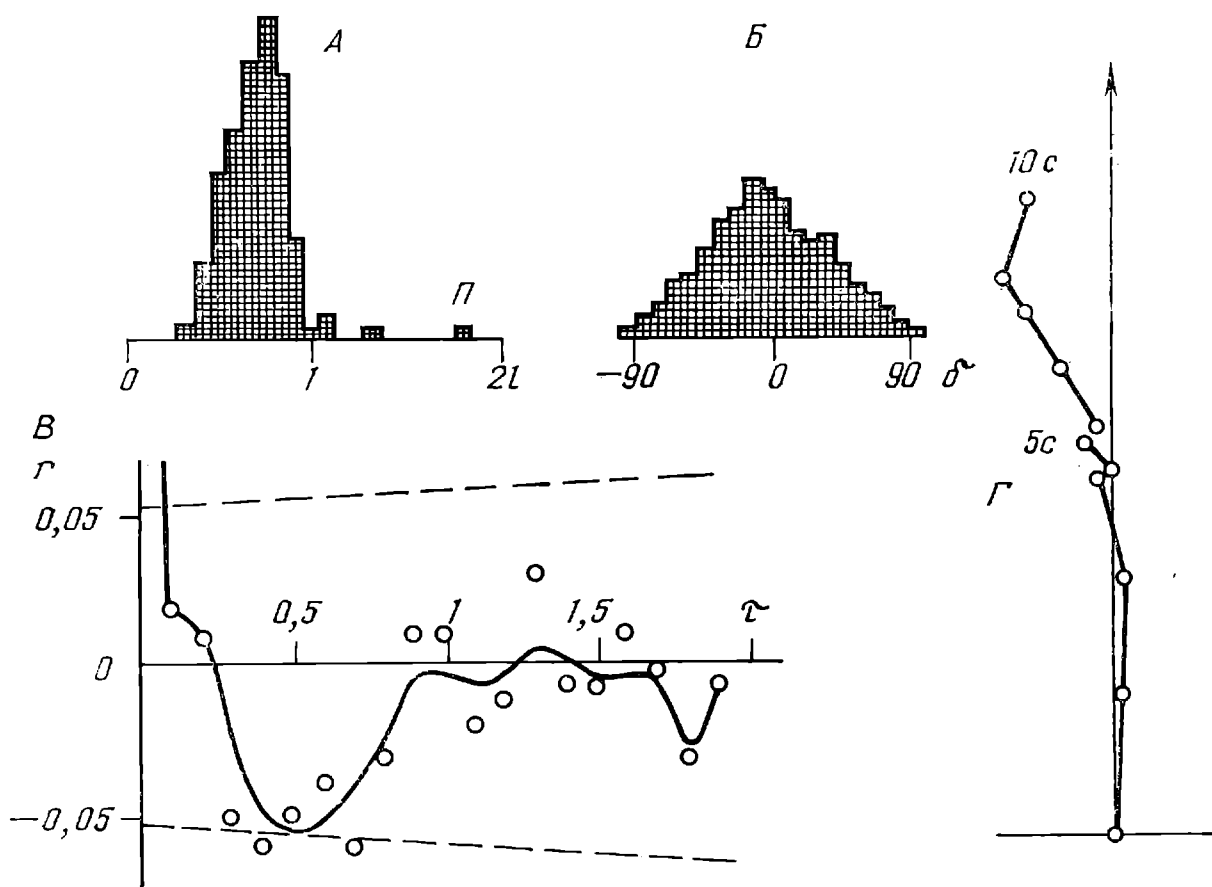


Рис. 2. Характеристики поисковых движений:

А — распределение перемещений за 1/12 с («шагов») в см; П — перелеты (регистрация № 11); Б — распределение «поворотов» за 1/12 с, в градусах (по всем регистрациям); В — автокорреляционная функция «поворотов» за первые 5 с (по всем регистрациям, 1200 кадров); r — коэффициент автокорреляции; τ — задержка, с; пунктир — 5 %-ный уровень значимости; Г — усредненное перемещение пчел за 10 с движения; стрелка — направление в глубину arenas (длина стрелки 25 см); отрезки с несущественным средним вектором перемещения опущены.

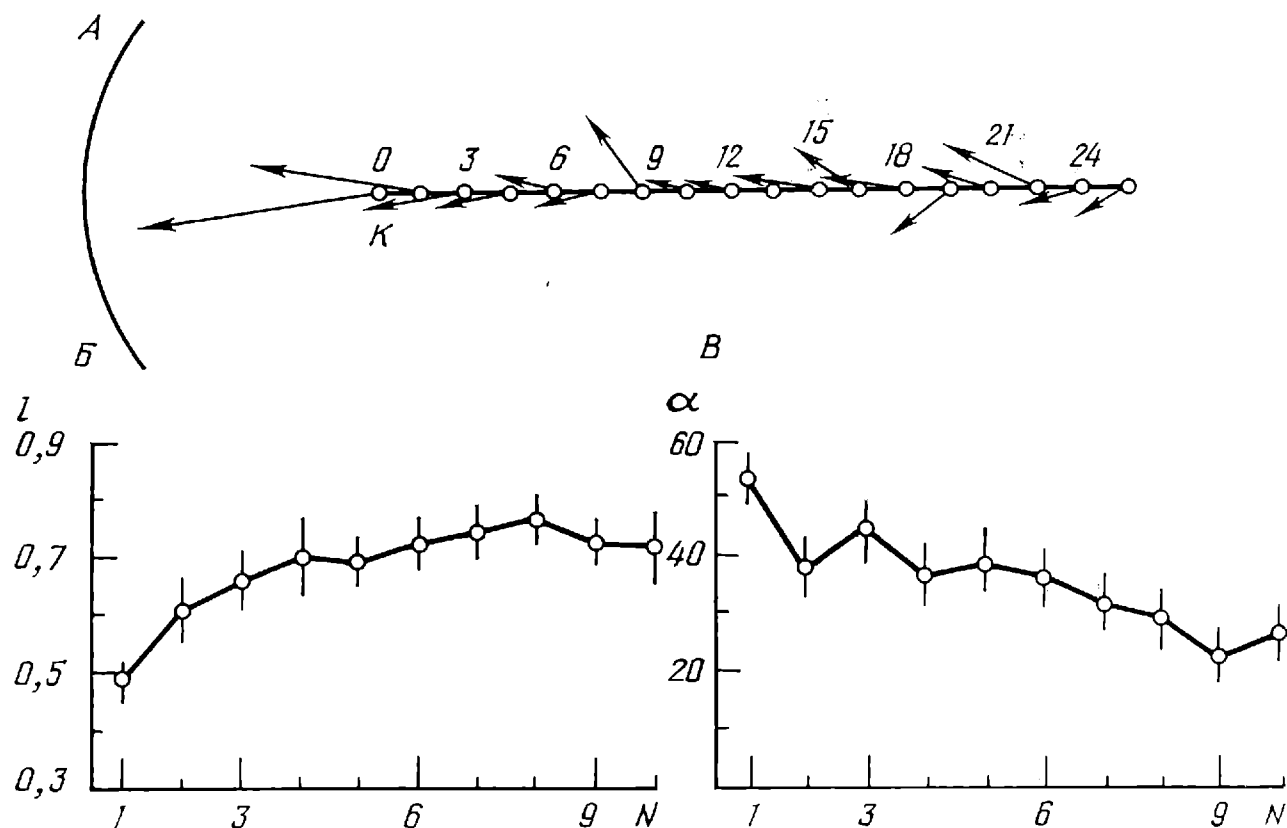


Рис. 3. Характеристики конечного участка поиска:

A — зависимость вектора перемещения от расстояния (в см) до кормушки (по всем траекториям, 2957 кадров); K — кормушка; дуга с центром в K — масштаб единичного вектора; Б — длина «шагов» на последних кадрах поиска; N — номера «шагов» (счет с конца); L — длина «шагов» (в см); риска — ошибка среднего; B — модуль «поворотов» на последних кадрах поиска;  $\alpha$  — модуль (в градусах)

вектор мал, хотя и имеет направление в сторону кормушки или просто в глубь арены. На расстояниях меньше 30 мм от кормушки он существенно возрастает: движение становится целенаправленным. Анализ последних «шагов» насекомого перед обнаружением кормушки показал, что скорость движения снижается (рис. 3, Б), а модуль поворотов возрастает (рис. 3, В).

**Обсуждение результатов.** Коротко напомним некоторые характеристики движения пчел во время поиска неароматизированного корма. Двигались насекомые со средней скоростью 7 см/с, иногда совершая короткие остановки. Пчелы не стремились поворачивать все время вправо или все время влево или периодически менять курс, описывая зигзаги. «Повороты» за 1/12 с были случайными нормально распределенными величинами, со средним, равным нулю, и среднеквадратичным отклонением около  $48^\circ$ . На эти случайные движения в начале поиска накладывалась навигационная команда, выражавшаяся в стремлении двигаться от летка в глубь арены и исправлять отклонения от этого курса, а также слабая тенденция исправлять отклонения от предшествовавшего курса, выражавшаяся в отрицательной автокорреляции последовательных поворотов (Францевич, Левченко, Баранчук, 1987). Дополнительный анализ данных первой работы показал, что при подходе к кормушке скорость движения и распределение случайных поворотов не изменялись.

Ароматизация корма вызвала следующие изменения поискового поведения пчел. Скорость поиска возросла и составила  $8,3 \pm 0,3$  см/с. Остановки во время движения отсутствовали. Последнее можно объяснить тем, что при неароматизированном корме пчела не получает информацию о его положении, корм может оказаться около насекомого в любой момент движения. Пчела знает об этом и для обнаружения кормушки периодически останавливается, ощупывая арену хоботком. Насекомые, приученные отыскивать ароматизированный корм, совершают безостановочное движение до обнаружения запаха. Обнаружив запах, а это происходит на расстоянии около 30 мм от источника, насекомое замед-

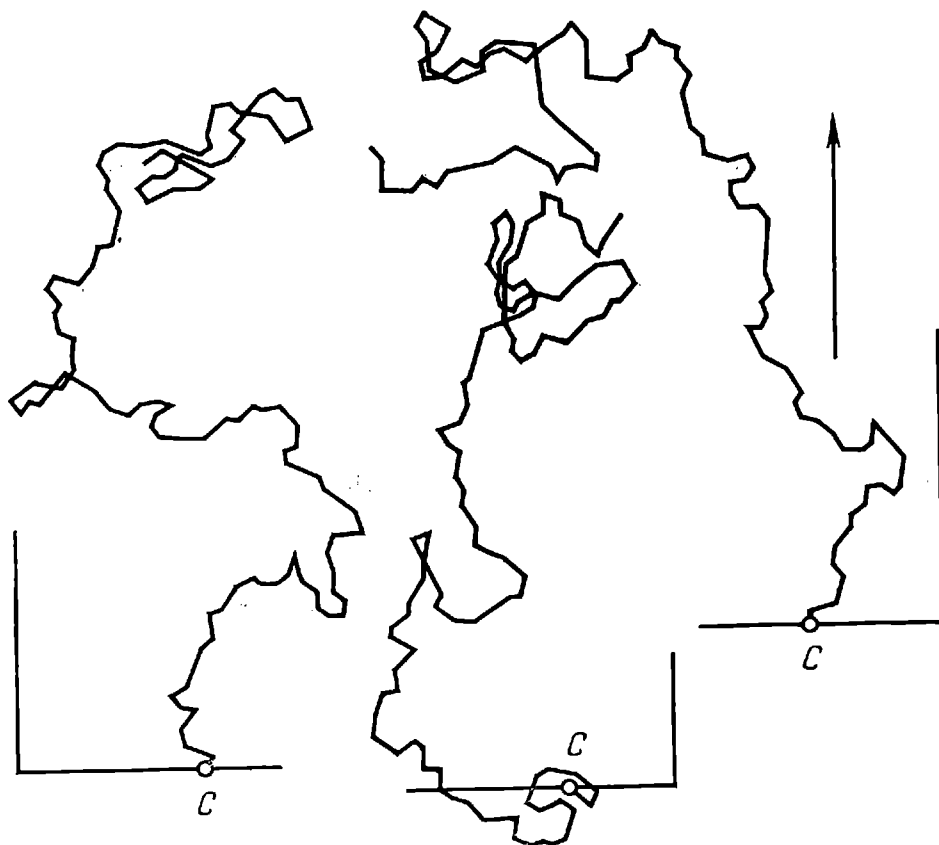


Рис. 4. Модель входа пчелы на арену:

С — точки старта; стрелка — направление в глубину арены (длина стрелки 10 см).

ляет скорость движения и увеличивает размах угловых колебаний (рис. 3 Б, 3 В). В результате таких действий пространство вблизи источника запаха обследуется более тщательно. Выявить периодичность (зигзаги) в поисковых движениях при помощи автокорреляционной функции не удалось.

Траектории поиска медоносными пчелами ароматизированного корма в условиях неподвижного воздуха условно можно разделить на три части: 1. Движение в глубь арены. 2. Поиск в центральной части арены. 3. Поиск вблизи источника запаха.

Начальное движение в глубину арены обусловлено двумя причинами: 1) начальное направление движения пчеле придает входной леток; 2) кормушки располагались преимущественно в дальней половине арены как при обучении, так и при кинорегистрациях (рис. 1), хотя выбор расположения не носил систематического характера. Поэтому насекомое в начале своего движения стремилось зайти в глубину арены, случайные отклонения от движения в этом направлении корректировались. Стремление к направленному движению убывает с постоянной времени равной 0,5 с. Полученные модельные траектории входа пчелы на арену весьма похожи на реальные (рис. 4).

Через несколько секунд после входа навигационная составляющая движения снижается до нуля, стратегия поиска становится чисто случайной. И лишь в непосредственной близости от кормушки насекомое начинает целенаправленное движение.

- Мардиа К. Статистический анализ угловых наблюдений.— М.: Наука, 1978.— 240 с.  
 Францевич Л. И., Левченко И. А., Баранчук В. В. Поисковые движения медоносной пчелы. 1. Ненаправленный случайный поиск пешеходных пчел // Вестн. зоологии.— 1987.— № 3.— С. 45—51.  
 Bossert W. H., Wilson E. O. The Analysis of Olfactory Communication Among Animals // J. Theoret. Biol.— 1963.— 5.— P. 443—469.

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

Получено 22.12.86