УДК 591.185.1:595:799

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

ПОИСКОВЫЕ ДВИЖЕНИЯ МЕДОНОСНОЙ ПЧЕЛЫ. 3. ПОИСК АРОМАТИЗИРОВАННОГО КОРМА В УСЛОВИЯХ НАПРАВЛЕННОГО ПОТОКА ВОЗДУХА

Введение. Решая навигационную задачу в реальных условиях, насекомые находятся под влиянием сразу нескольких ориентационных полей. Животному необходимо определить поля, несущие информацию о цели поиска и по ним корректировать свое движение. Природные ориентирующие поля значительно отличаются от идеальных математических моделей (Bossert, 1963), поэтому механизмы ориентации, приводящие к успеху в одном случае, в другом могут оказаться малоэффективными, либо вообще не действующими. Ориентационные механизмы насекомых защищены от случайных изменений в окружающей обстановке и достаточно просты, так как реализуются относительно несложной нервной системой.

Мы полагаем, что способы ориентации сходны у пешеходных и летящих насекомых. Наша работа выполнена на пешеходных пчелах в условиях направленного потока воздуха. Аналогичные работы выполнены на различных группах насекомых с использованием разных методов исследования (Krammer, 1976; Marsh a. o., 1981; Kennedy, 1983; Левченко, 1986).

Мы дадим сравнительную характеристику поисковых движений медоносной пчелы в различных условиях (неароматизированный и ароматизированный корм, в неподвижном и направленном потоке воздуха), покажем наличие зигзагообразных движений, а также, что для эффективного поиска ароматизированного корма необходимым условием является направленный поток воздуха.

Методика. Методика эксперимента подробно описана в сообщениях 1 и 2 (Францевич и др., 1987; Неведомский и др., 1989). Мы опишем только изменения, совершенные в ходе эксперимента.

Для создания направленного потока воздуха использовали вентилятор, который располагался с торцевой стороны в плоскости арены на удалении 0,6 м. С целью предотвращения турбулентности потока у открытого края арены была установлена сетка. У этого же края арены наносилась капля ароматизированного корма (натуральный мед белой акации). Скорость потока измерялась ручным анемометром у входной щели арены. Пчелы были приучены посещать арену, где получали пищевое подкрепление. В ходе эксперимента насекомые подлетали ко входной щели арены, совершая затем пешеходное перемещение в поисках корма. При входе на стандартную арену (размером 240×× 300 мм) пчелы могли ориентироваться в поиске источника корма не только по ольфакторным стимулам, но и в значительной мере по зрительным, главным образом, по краям арены. Чтобы уменьшить возможность ориентации по краям арены, серию опытов провели на арене больших размеров — 740 × 360 мм. Предварительно пчел дрессировали на арене, разделенной рейками на 7 секторов, в одном из которых находился ароматизированный корм. Когда пчелы начинали искать корм по запаху, рейки убирали и пчелы имели возможность совершать свой выбор на широкой арене.

Для выяснения формы запахового облака был проведен учет распределения легких частиц в потоке воздуха на арене. В качестве легких частичек были использованы: измельченный древесный уголь, споры ликоподиума, окрашенные древесные опилки и бумажные кружочки диаметром 1,5—2 мм. Последние оказались наиболее удобными в работе, так как их можно было учесть количественно. Через отверстие в верхнем стекле из воронки они сыпались на арену, где воздушный поток разносил их по площадке (рис. 1).

По координатам поисковых траекторий компьютерной программой вычислялись следующие характеристики: длина и время пути, средняя скорость, отношение кратчайшего расстояния до кормушки к пройденному пути, выраженное в %, распределение перемещений и поворотов от кадра к кадру (за 1/12 с), автокорреляционная функция последовательных поворотов, а также зависимость поворотов от направлений вглубь арены и на кормушку.

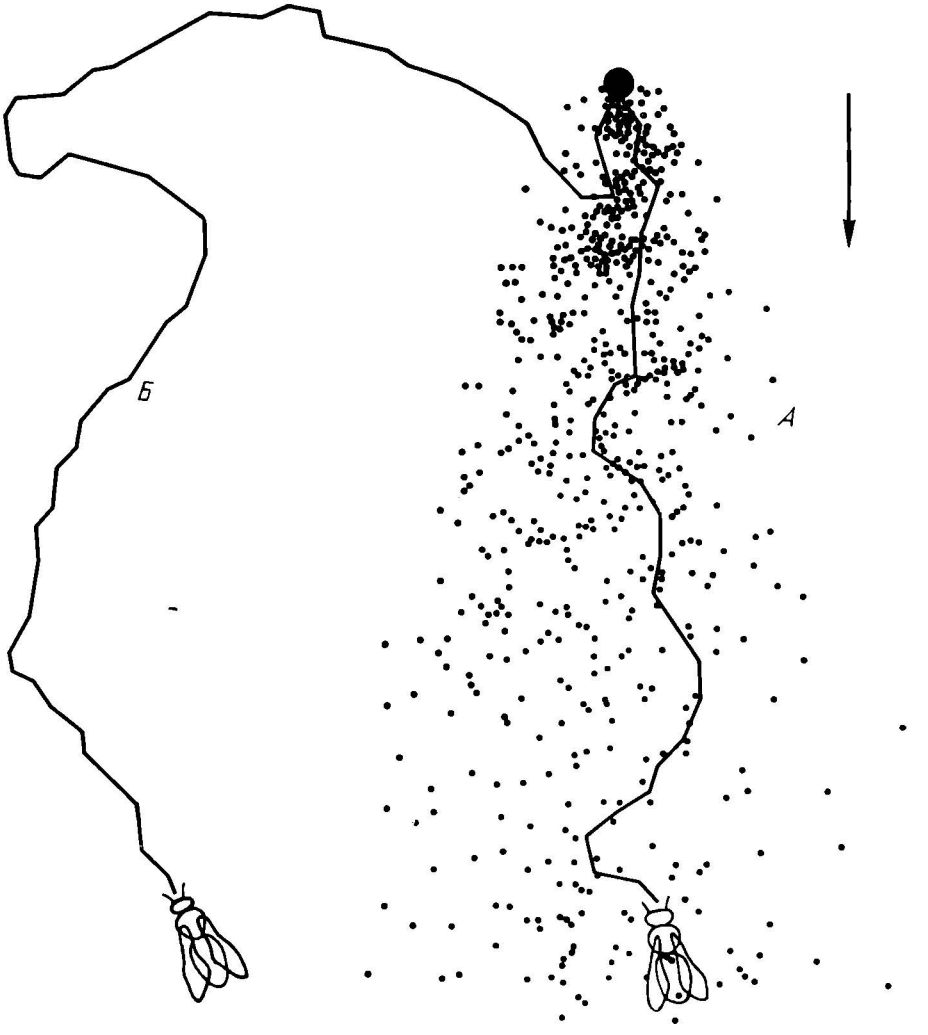

Рис. 1. Поисковые траектории:
А, Б — поисковые траектории (объяснение в тексте); большой черный кружок — кормушка с ароматизированным кормом; маленькие кружки моделируют распространение запахового облака (объяснение в тексте); стрелка — направление ветра.

Всего в ходе эксперимента было проанализировано 29 траекторий общей длиной 9 м. Суммарное время движения пчел по арене — 116 с. Количество проанализированных кадров — 1399. Скорость потока воздуха была постоянной на протяжении всего эксперимента и равнялась 3,5 м/с.

Характеристика запахового облака. Общий характер струи воздуха и распределение мелких частичек на арене видны из рис. 1. По мере удаления от места их выпуска ширина струи воздуха, несущая частички (моделирующие распространение запаха), увеличивается. Если в начале пути она составляет в среднем 27,7 $\pm$ 2,8 мм, то при выходе из арены она увеличивается до 154,5 $\pm$ 7,8 мм. Учет мелких частичек на выходе из арены показал, что распределение их носит одновершинный характер с постепенным падением по краям (рис. 2). Общая ширина струи воздуха, несущего мелкие частички в начале арены, где пчелы начинают совершать пешеходное движение, составляет в среднем 100 мм.

Характеристика поисковых движений. Совершая поиск ароматизированного корма в условиях направленного потока воздуха, пчелы пе-

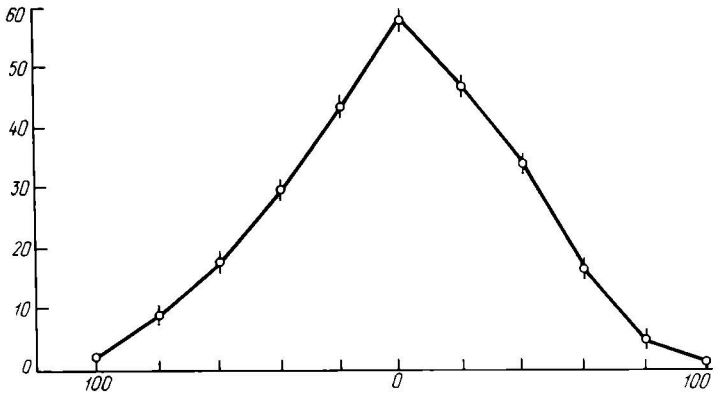

Рис. 2. Характеристика запахового облака (по оси X отложено расстояние от центра арены; по оси У — количество зафиксированных частичек; подсчет частичек, моделирующих запаховое облако, проводился у открытого края арены).

редвигались по экспериментальной арене со средней скоростью 8,2 ± ± 0,3 м/с. Средняя длина пути, пройденная насекомым до обнаружения кормушки, составила 31 ± 1 см. Самая короткая поисковая траектория незначительно отличается от прямой, ее длина составляет 26,4 см. При этом протяженность самого неудачного пути не превысила 53 см. Эффективность поиска пчелами кормушек равна 82,1 ± 1,8 %, в отдельных реализациях этот показатель достигал 93,9 %.

В подавляющем большинстве случаев пчелы двигались по арене довольно прямыми путями, не делая при этом петель и движений по ветру (рис. 1, *А*). Интерес представляет траектория пчелы под номером 27 (рис. 1, *Б*). Зайдя на арену в левом углу и двигаясь против ветра, насекомое оказалось за пределами запахового облака. Пытаясь обнаружить запах, пчела пошла под прямым углом к потоку воздуха. Дойдя до края арены и ничего не обнаружив, повернула на 180° и двигалась так до захода в запаховое облако. Попав в шлейф запаха, пчела совершила резкий поворот против ветра и быстро добралась до кормушки.

Некоторые насекомые не смогли найти кормушку в отведенные для эксперимента 20 с, однако такие случаи были редки.

Обсуждение результатов. Скорость движения пчел значимо не отличается от скорости локомоции в эксперименте с ароматизированным кормом и неподвижным воздухом (Неведомский и др., 1989). Возможно, скорость около 8 см/с является физиологически наиболее оправданной.

Распределение «шагов» (перемещений за 1/12 с) нормальное (рис. 3, *А*). Подлеты и остановки во время движения насекомого отсутствовали. Нормальному закону отвечает и распределение «поворотов» (изменение направления движения за $^1/_{12}$ с (рис. 3, *Б*).

Анализ скорости движения и угловой скорости на последних «шагах» перед обнаружением кормушки показал, что эти параметры остаются неизменными. Насекомое точно локализует местоположение корма и на протяжении всего пути движется к нему целенаправленно. В предыдущем эксперименте при неподвижном воздухе насекомое находило место наиболее вероятного нахождения кормушки и уже более тщательно обследовало это пространство (Неведомский и др., 1989).

Автокорреляционная функция «поворотов» (рис. 3, *В*) для задержки в $^1/_{12}$ с достоверно отрицательна. Это явление отмечалось нами в предыдущих работах и связано с коррекцией движения. Совершив поворот в какую-либо сторону, насекомое стремится повернуть в противоположном направлении.

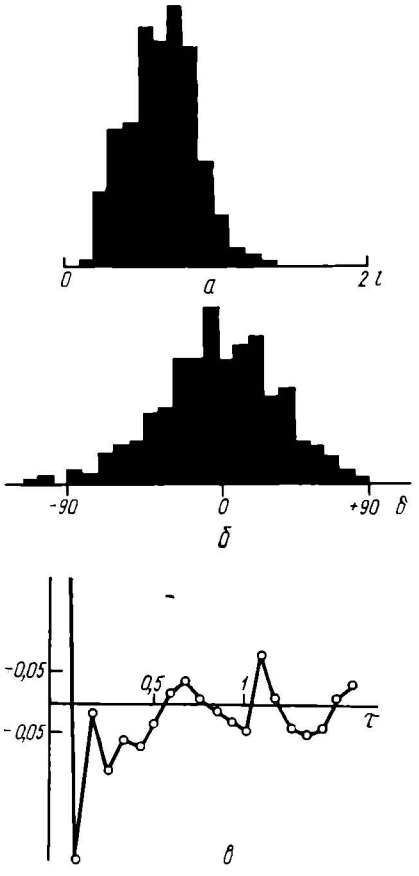

Рис. 3. Характеристики поисковых движений:
А — распределение перемещений от кадра к кадру (см); *Б* — распределение «поворотов» от кадра к кадру (°); *В* — автокорреляционная функция «поворотов». Количество проанализированных кадров — 1399.

Достоверно положительное значение автокорреляционной функции, которое наблюдается при $\tau = 1$ с, свидетельствует о том, что насекомое стремится поворачивать в ту же сторону, что и секунду назад. Тенденцию к зигзагообразному движению в предыдущих опытах обнаружить не удавалось. Такое поведение пчелы может быть вызвано внутренней «программой» движения зигзагом (Kennedy, 1983).

Если насекомое не сохраняет курс движения, другими словами, движется случайно, то отрицательная обратная связь близка к нулю. С ростом стремления двигаться в одном направлении, глубина отрицательной обратной связи возрастает. Путь становится более прямым.

Кормушки всегда располагались у противоположного от входа края арены. Поэтому для достижения цели пчеле необходимо придерживаться направления вглубь арены, а, следовательно, и корректировать движение относительно этого курса.

Мы определили зависимость поворотов от направления вглубь арены и зависимость поворотов от предыдущих направлений с различным смещением по времени. Эти зависимости показывают, что после совершения поворота в следующие $^1/_2$ с происходит исправление ошибки движения относительно направления против ветра. Зависимость поворотов от угла рассогласования имеет синусоидальный характер. Амплитуда, рассчитанная методом анализа Фурье, убывает со временем и через $^1/_2$ с приближается к нулю.

Направленный поток воздуха, с одной стороны, является дополнительным ориентиром для насекомого, с другой стороны, он вызывает изменение другого ориентирующего поля, поля концентрации ароматического вещества. Скорость диффузии ароматического вещества от источника при ветре многократно возрастает. Это уже само по себе увеличивает информацию о его положении. Изменяется пространственное распределение концентрации ароматического вещества, образуется длинный шлейф, в котором концентрация убывает очень медленно, приблизительно обратно пропорционально квадратному корню из расстояния (Францевич, 1986). Это дает возможность обнаружить запах корма на значительном удалении. Зная характер распространения запаха в струе воздуха на выходе из арены, можно объяснить поведение пчел при поиске ароматизированного источника корма. Подлетая к арене, пчела ищет источник запаха, для чего совершает сканирующее движение вдоль входной стороны арены. Обнаружив запах в струе выходящего воздуха, пчела приземляется и начинает движение вглубь арены. Характер движения пчелы при этом будет зависеть от степени точности соответствия начальной фазы движения центральной линии запахового облака, распространяемого потоком воздуха от кормушки. Если пчела входит на

арену в центре потока воздуха, несущего запах корма, движения ее прямолинейны и строго ориентированы на кормушку. Если пчела начинает движение на границе запахового облака, где постоянно меняется концентрация запаха, траектория ее извилиста, она чаще перемещается в сторону более высокой концентрации запаха. Если пчела теряет облако запаха (выходит за его пределы), она совершает броски в стороны, пока не обнаружит след запаха. Пчела, вошедшая на арену вне струи запаха, не может обнаружить источник ароматизированного корма и обычно возвращается к началу арены.

Поле концентрации — это скалярное поле, т. е. проводя измерение точечным датчиком, мы можем получить только численную характеристику поля, определить же направление на источник — невозможно. Отыскать источник можно, используя изменение (градиент) концентрации в пространстве. Такой способ ориентации, по-видимому, животные используют в безветренную погоду, что бывает довольно редко, или в экспериментальных условиях. Эффективность такого способа ориентации невелика.

Направленный поток воздуха придает полю концентрации векторный характер. Попав в такое поле, животное может определить наиболее вероятное направление на источник. Градиент используется для уточнения этого направления. В таких условиях обнаружение идет наиболее эффективно.

В нашем эксперименте пчела, заходя на арену, сразу попадает в поле концентрации ароматического вещества, что позволяет ей с очень высокой эффективностью отыскивать кормушку.

Левченко И. А. Пространственная ориентация медоносной пчелы по ольфакторным стимулам. Сообщение 1. Пространственная ориентация пешеходных пчел // Пчеловодство.— Киев : Урожай, 1986.— Вып. 17.— С. 5—9.

Неведомский Ю. Л., Францевич Л. И., Левченко И. А., Баранчук В. В. Поисковые движения медоносной пчелы. 2. Поиск ароматизированного корма в неподвижном воздухе // Вестн. зоологии.— 1989.— № 1.— С. 37—41.

Францевич Л. И. Пространственная ориентация животных.— Киев : Наук. думка, 1986.— 197 с.

Францевич Л. И., Левченко И. А., Баранчук В. В. Поисковые движения медоносной пчелы. I. 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. Theor. Biol.— 1963.— 5.— P. 443—469.

Kennedy J. S. Zigzagging and casting as a programmed response to windborne odour: a review // Physiol. Entomol.— 1983.— 8, N 2.— P. 109—120.

Kramer K. The orientation of walking honeybees in odour fields with small concentration gradients // Ibid.— 1976.— 1.— P. 27—37.

Marsh D., Kennedy J. S., Ludlow A. R. Analysis of zigzagging flight in moihs // Ibid.— 1981.— 6, N 2.— P. 225.

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

Получено 29.12.87

УДК 598.841(574.5)

С. Л. Скляренко, В. В. Лопатин

ФОРМИРОВАНИЕ КОНТАКТНОЙ ЗОНЫ МЕЖДУ БОЛЬШОЙ И БУХАРСКОЙ СИНИЦАМИ В СЕМИРЕЧЬЕ

Взгляд на таксономическое положение бухарской синицы (*Parus bokharensis* Licht.) и отношение ее к комплексу большой синицы (*Parus major* L.) многократно менялся. История вопроса детально рассмотрена Л. С. Степаняном (1983), который поддержал принятое сейчас большинством исследователей мнение о видовой самостоятельности *P. bokharensis* и достаточно убедительно его обосновал. В систематиче-