

УДК. 595.799: 591.185

ОСОБЕННОСТИ ОРИЕНТАЦИОННОГО ПОЛЕТА РАЗЛИЧНЫХ СТАЗ МЕДОНОСНОЙ ПЧЕЛЫ *APIS MELLIFERA* (HYMENOPTERA, APIDAE)

Ю. В. Луценко

Национальный научный центр «Институт пчеловодства
им. П. И. Прокоповича УААН»,
ул. Заболотного, 19, Киев, 03143 Украина

Принято 17 октября 2008

Особенности ориентационного полета различных стаз медоносной пчелы *Apis mellifera* (Hymenoptera, Apidae). Луценко Ю. В. — Методом анализа видеogramм определены характеристики ориентационных полетов различных стаз медоносной пчелы *Apis mellifera* Linnaeus и выявлены различия между ними. Ориентировочные полеты особей разных стаз отличаются количеством ориентационных петель, скоростью, временем полета, обращенного головой к летку, и продолжительностью полета в пределах кадра.

Ключевые слова: Hymenoptera, Apidae, пчелы, ориентационный полет, хоминг.

Peculiarities of the Orientation Flight in Different Castes of the Honeybee *Apis mellifera* (Hymenoptera, Apidae). Lutsenko Yu. V. — Using the video analysis, the orientation flight characteristics of different honeybee *Apis mellifera* Linnaeus castes are determined and differences between them are detected. The orientation flights of different bee castes differ by the speed, quantity of orientation turnings, by the time of flight fulfillment, when the bee flies backwards, and by the flight duration within the frame limit.

Key words: Hymenoptera, Apidae, bees, orientation flight, homing.

Введение

Навигация насекомых осуществляется благодаря способности к ориентации, которая как форма поведения животных заключается в целенаправленном поддержании заданного положения или направления движения и исправлении отклонений от этого положения или направления путем саморегулирования (Францевич, 1986). Высшие перепончатокрылые насекомые в способности к ориентации при возвращении в гнездо в некоторых отношениях превосходят позвоночных животных (Лопатина и др., 2000). Их навигация возможна благодаря проприоцептивному исчислению по ландшафтным вехам, астроориентирам и картине поляризации неба.

При вылете из гнезда насекомые делают ориентационный облет. Шмели некоторое время летят головой назад, фиксируя вход, а потом до расстояния 10 м от гнезда делают ориентационный облет (Wagner, 1907). Такое поведение получило название «повернись назад и смотри», сокращено TBL — “turn-back-and-look” (Lehrer, 1991). Когда пчелы отлетают от вновь открытого источника пищи, они тоже летят головой назад (Lehrer, 1996). Изучение ближних ориентиров при обратном полете от источника корма впервые описал Тэрнер (Turner, 1911).

При описании ориентационного полета молодых пчел до настоящего времени исследователи сосредоточивали внимание на более поздней его стадии — кружении. Кружение начинается на расстоянии 50–100 см от гнезда или источника пищи, а TBL — в начальной части отлета.

Возможное назначение TBL детально исследовано при ориентационном отлете пчел от источника корма. Определено, что TBL выполняется маток каждые 3–8 последовательных визитов во время фазы изучения отдаления. На протяжении TBL пчела может несколько раз удаляться на небольшое расстояние от источника пищи, а потом снова и снова приближаться перед тем, как отлетит к улью (Lehrer, 1991).

Семья медоносных пчел состоит из 20–80 тыс. рабочих пчел, около 200–1000 трутней и одной матки. Ориентационные способности маток при хоминге изучены очень мало, и поэтому, когда применяют средства, уменьшающие блуждание маток, используют данные, полученные на рабочих пчелах или трутнях. На данный момент точно не известно, можно ли применять к маткам результаты исследований, полученные на других стазах медоносной пчелы.

Ориентационное поведение при удалении от обнаруженного источника пищи и при вылете из гнезда исследовано у разных пчел и ос с помощью кино-, видеосъемок и анализа положения тела насекомых относительно входа в гнездо и внешних вех во время полета. Однако, кроме угловых параметров петель, количественные характеристики этих полетов не были определены.

С учетом перечисленных проблем, перед нами была поставлена задача определить характеристики начальных этапов ориентировочного полета у молодых неопытных особей трех стаз и выявить различия между ними.

Материал и методы

Измерения пространственных характеристик первых вылетов молодых рабочих пчел, маток и трутней осуществляли путем видеосъемки с помощью фотоаппарата Sony Cybershot DSC-W30 в режиме видеозаписи с частотой 30 кадров/с и размером 640×480 пикселей. Камеру устанавливали на регулируемом штативе, прикрепленном к трубе на высоте 5 м от земли. В опытах насекомые вылетали из летка на высоте 60 см от земли, поэтому чтобы перевести промеры расстояний до масштаба на уровне полета, их умножали на коэффициент $0,88 = (500-60)/500$. Длина насекомого на полученной картинке составляет около 5 пикселей.

Отобранные кадры в AVI формате были просмотрены по кадрам с помощью программы Virtual Dub. При серийном рассмотрении движения улучшилось распознавание ориентации тела пчелы. Позиции пчелы от кадра к кадру переносили на прозрачное стекло, прикрепленное к экрану компьютера, с указанием места положения головы и кончика брюшка.

Отсканированные с прозрачного стекла копии полетов открывали в программе Sigma Scan Pro 5 и определяли координаты насекомого в каждом кадре в координатах площади. В таблицу вносили данные о положении головы и кончика брюшка по осям X и Y, а также номер кадра. От точки появления насекомого из леткового отверстия до исчезновения за пределами объектива образовался набор оригинальных записей полетов в аллоцентрической системе координат, все точки которой — это проекции на горизонтальную плоскость на уровне входного отверстия в гнездо; разницу в высоте полета не учитывали.

Таблицы координат обрабатывали, используя программы Microsoft Excel или Turbo Basic. Полученные графики и схемы полетов обрабатывали с помощью программ Corel Draw и Adobe Photoshop.

Все вычисления (кроме сравнения регрессий) делали в программе Microsoft Excel отдельно для каждой пчелы. Для 21 особи разных стаз построены схемы полетов, в которых ось X отображает линию, параллельную передней стенке улья, ось Y — перпендикуляр к оси X и обозначает движение вперед. Траектория точки головы во время ориентировочного полета называется головным треком. Подсчитаны количество петель, продолжительность, угол и размах петель обращенного полета. Петли продолжительностью менее четырех кадров чаще всего относятся к периоду задержки насекомого на месте и поэтому их не учитывали.

Сравнивая положения точек серийных кадров, мы измерили следующие характеристики в аллоцентрической системе координат: линейную скорость за период между кадрами как геометрическую дистанцию между точками положения головы в двух последовательных кадрах; изменение угла направления тела; изменение угла курса. Эти показатели могут определяться за единицу времени или за кадр.

Распределение направления взгляда насекомого относительно летка определялось как абсолютное, с учетом сторон тела (правым или левым глазом), и относительно курса. На основании методики Л. Францевича и С. Горба (Frantsevich, Gorb, 2006) нами создана картинка позиции летка с точки зрения пчелы. Имея аллоцентрические координаты двух точек тела каждого кадра, мы вычисляли расстояние от входа в гнездо до точки головы и направление взгляда от точки конца брюшка до головы. Затем определяли положение тела относительно правой и левой стороны от летка в эгоцентрической системе координат и откладывали данные по оси X. Положительные показатели по оси Y обозначают положение насекомого головой к летку, а отрицательные — головой от летка. Для всех 21 особи отмечено 3589 точек на одном графике и получен рисунок позиции летка с точки зрения пчелы.

Разницу в ориентационном полете между рабочими пчелами, матками и трутнями определяли по абсолютным показателям, коэффициентам корреляции, линиям регрессии и линиям регрессии десятичных логарифмов. Графики средних показателей траекторий полетов и коэффициенты корреляций отражают только общий характер поведения. Сравнение только по ним приведет к ошибке, потому что речь идет о процессах, изменяющихся во времени. Кроме того, длительность съемок каждой особи различна. В начале графика отображен полет 7 особей, а в конце — только одной. Поэтому корректнее сравнивать между собой не объединенные графики, а линии регрессии.

Проверку достоверности различий между угловыми коэффициентами регрессии проводили с помощью F-критерия. Если разница оказывается незначимой, можно проводить подсчеты по формулам (Урбах, 1975). Отдельную программу для их расчетов составил Л. И. Францевич на алгоритмическом языке TurboBasic 1.3 и любезно предоставил ее нам.

За время проведения опытов сделано около 3 ч видеосъемок, в которых исследовано 32 матки, около 200 трутней и несколько сот рабочих особей. Проанализированы отлеты: рабочих особей — 7, маток — 7, трутней — 7. Для анализа выбирали тех насекомых, траектории полетов которых можно легко проследить среди множества других особей, совершающих ориентировочные облеты.

Результаты

Визуальный анализ видеограммы полетов позволяет выделить обращенный вначале головой к летку зигзагообразный полет, плавно переходящий в движения

по неправильному кругу, петле или полупетле головой вперед. Для примера показаны схемы полетов пчелы № 11 (рис. 1), матки № 7 (рис. 2) и трутня № 13 (рис. 3). Ориентационные полеты различных стаз отличаются по характеру движений, который сильно меняется даже в пределах одной стазы. Для поиска отличий в характере движений нами были просчитаны математические показатели полетов, и потом их сравнивали между собой.

Отличия характеристик ориентационных полетов разных стаз медоносной пчелы проявились в скорости, времени совершения ориентационного полета и количестве петель обращенного головой к летку полета (табл. 1).

При удалении от летка размах колебаний постепенно увеличивается с коэффициентом корреляции для рабочих пчел 0,68; для маток — 0,51; для трутней — 0,68, а угол колебания меняется незначительно с коэффициентом корреляции для рабочих пчел — 0,15; для маток — 0,04; для трутней — 0,12. Линии регрессии показателей колебаний различных стаз не отличаются статистически, поэтому на графиках изображены объединенные показатели (рис. 4).

Среднее количество колебаний обращенного полета для рабочих пчел составляет $8,29 \pm 0,778$, для маток — $6,0 \pm 1,397$, для трутней — $4,86 \pm 0,8$. Разница достоверна только между рабочими пчелами и трутнями $3,43 \pm 1,116$, ($P < 0,01$).

Наиболее заметные различия в ориентационных полетах выявлены в их скорости. Быстрее всех летели трутни, затем — матки и медленнее всех — рабочие пчелы (рис. 5). После логарифмических преобразований значений скорости полета получены графики, которые выравнивают распределение и корректнее отображают показатель скорости полета (рис. 6). На нем не видно резких скачков наложения увеличений скорости нескольких особей на прямых участках передвижения или уменьшения скорости во время остановок или поворотов, а также их перекрываний. В результате проведенных сравнений скорости полета различных стаз получили достоверную разницу линий регрессий абсолютных показателей, за исключением

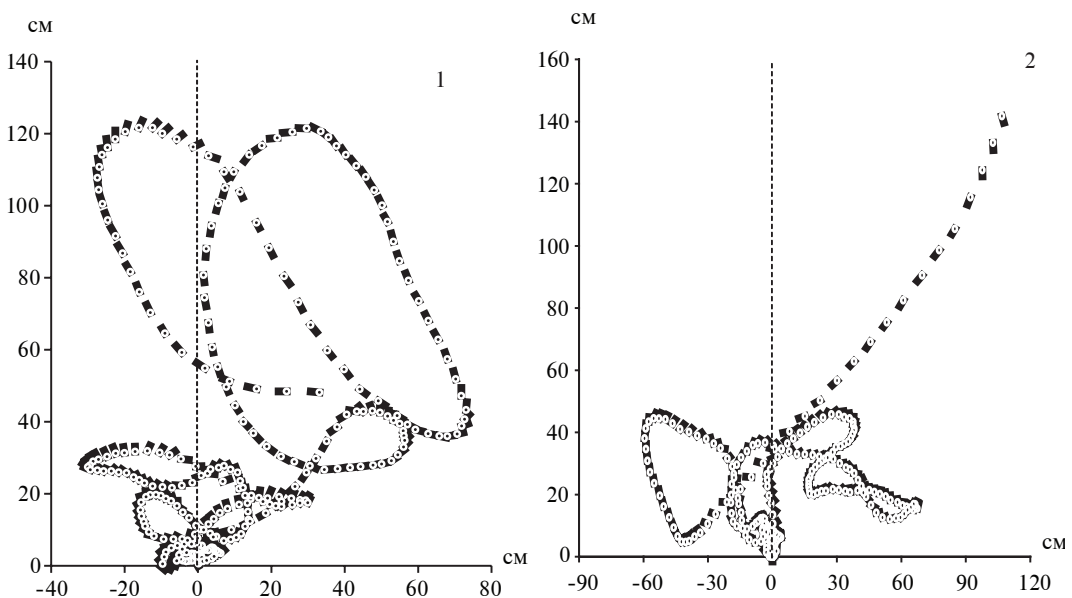


Рис. 1. Схема ориентационного полета рабочей пчелы № 11.

Fig. 1. The scheme of orientation flight of a worker bee N 11.

Рис. 2. Схема ориентационного полета матки № 7.

Fig. 2. The scheme of orientation flight of queen N 7.

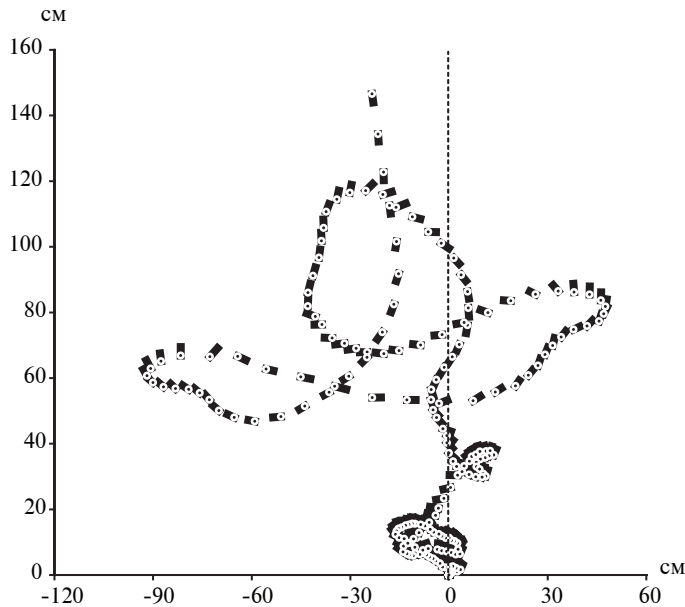


Рис. 3. Схема ориентационного полета трутня № 13.

Fig. 3. The scheme of orientation flight of drone N 13.

Таблица 1. Отличия характеристик ориентационного полета различных стаз медоносной пчел
Table 1. The differences in orientation flight characteristics of different honeybee castes

Характеристика	Стаза медоносной пчелы	Пчела	Матка	Трутень
Количество колебаний обращенного полета		$8,29 \pm 0,778$	$6,0 \pm 1,397$	$4,86 \pm 0,8$
Разница количества колебаний	трутень	0,99	< 0,95	—
	матка	< 0,95	—	< 0,95
Уравнение линейной регрессии скорости ориентационного полета		$Y=22,188 \times X+21,076$;	$Y=23,927 \times X+43,68$;	$Y=44,346 \times X+21,868$
Разница линий регрессий скорости	трутень	0,999	0,999	—
	матка	<0,95	—	0,999
Уравнение линейной регрессии скорости ориентационного полета, $\log(10)$		$Y=0,0996 \times X+1,546$	$Y=0,088 \times X+1,707$	$Y=0,160 \times X+1,619$
Разница линий регрессий скорости, $\log(10)$	трутень	0,999	0,999	—
	матка	0,999	—	0,999
Продолжительность обращенного полета		$4,08 \pm 0,26$	$3,31 \pm 0,719$	$2,95 \pm 0,34$
Разница продолжительности обращенного полета	трутень	0,95	< 0,95	—
	матка	< 0,95	—	< 0,95

разницы между пчелами и матками, и линий регрессий десятичных логарифмов между всеми стазами (табл. 1).

Не обнаружена достоверная разница между углами зрения на леток у рабочих пчел, маток и трутней. На примере пчелы № 11 (рис. 6) показан угол зрения на леток с учетом положения тела относительно летка (с правой и левой стороны). На графике видно, что пчела вылетает головой вперед и сразу же разворачивается головой к летку. В начальной стадии отлета насекомое совершает обращенные головой к летку движения, с отклонением вправо и влево на угол от

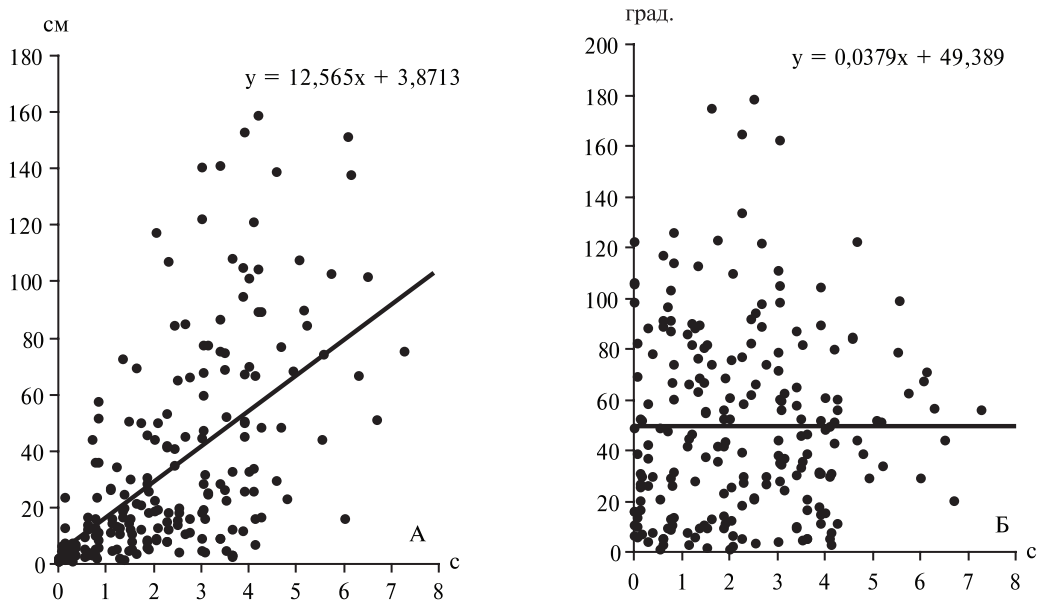


Рис. 4. Изменение размаха (А) и угла (Б) колебаний во времени при ориентировочном облете медоносных пчел.

Fig. 4. The changing of swing (A) and angle (B) of oscillation in time during the orientation flight of honeybees.

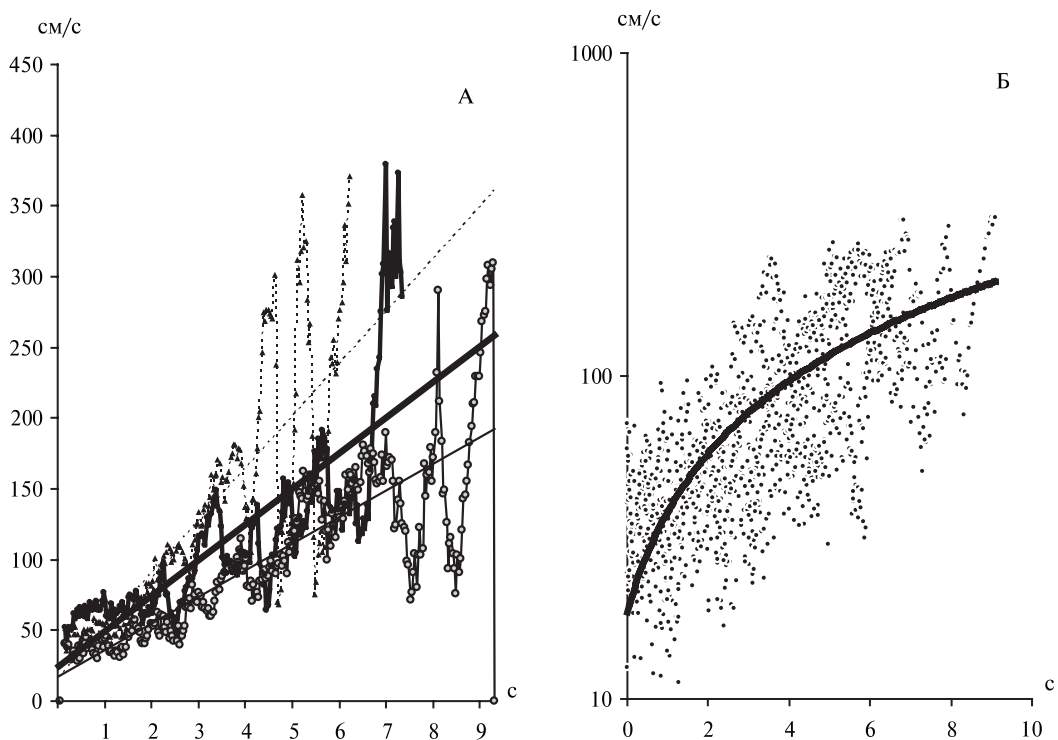


Рис. 5. Изменение скорости во времени при ориентационном полете различных стаз медоносной пчелы: А — абсолютные показатели различных стаз: трутни, матки, рабочие пчелы; Б — логарифмическое преобразование скорости полета рабочих пчел.

Fig. 5. The changing of speed in time, during the orientation flight of different honeybee castes: A — absolute indices of different castes: drones, queens, workers; B — logarithmical transformation of the honeybee's speed flight.

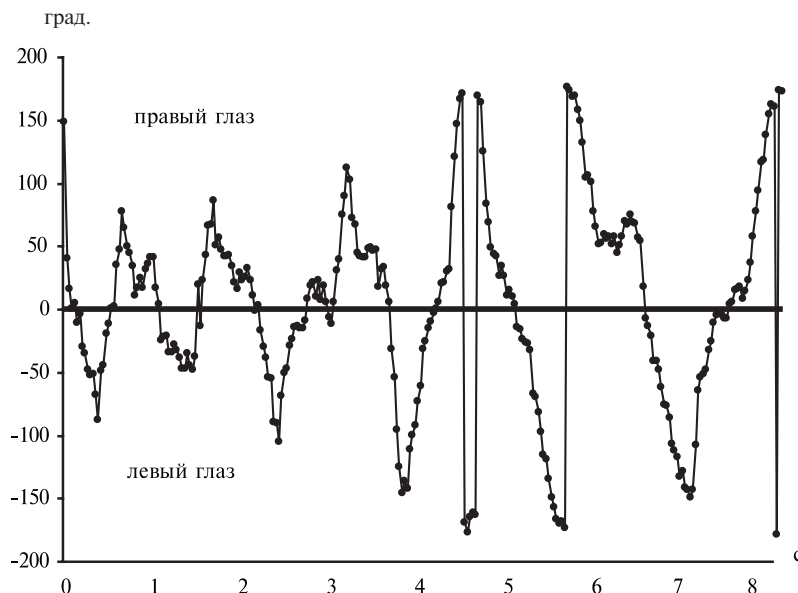


Рис. 6. Изменение положения летка в поле зрения пчелы № 11 во время ориентационного полета.
 Fig. 6. The change of hive entrance position in field of vision of bee N 11 during the orientation flight.

0° до 100° и незначительной задержкой в точке фиксации летка. Затем угол начинает изменяться от 0° до 180°, что свидетельствует о перемещении по кругу.

Для демонстрации распределения направлений летка в поле правого или левого глаза с учетом расстояния была создана эгоцентрическая картинка позиции летка (с точки зрения пчелы). На графике (рис. 7) изображена позиция летка в поле зрения 21 особи различных стад при каждом учете. По горизонтальной оси указаны распределения позиции насекомых относительно правой и левой зоны от летка, а по вертикальной — распределения положения тела относительно летка, соответствующих линии голова-брюшко. Как видно из графика, насекомые в начальной стадии отлета на расстоянии до 50 см фиксируют положение летка. Дальнейшее рассеивание точек происходит приблизительно равномерно с несистематизированными скоплениями и спиральными дугами.

Продолжительность ориентационного полета составляет у рабочих пчел $4,08 \pm 0,26$ с, у маток — $3,31 \pm 0,719$ с, у трутней — $2,95 \pm 0,34$ с. Разница достоверна только между трутнями и рабочими пчелами ($P < 0,05$). По скорости полета маток определено, что характер их отлета постепенный, приблизительно равномерный на протяжении всего периода удаления. Рабочие пчелы до 3 с находятся на близком расстоянии от летка (до 40 см), а потом начинают быстро отдаляться. У трутней наблюдается большая дисперсия между отдельными особями. Одни задерживаются возле летка, другие сразу отдаляются на значительное расстояние.

Также выявлены некоторые закономерности полета, общие для различных стад. При повороте происходит инерционное занесение тела по траектории полета. Сначала поворачивается тело, но насекомое еще некоторое время (3–5 кадров — 0,1–0,17 с) продолжает двигаться по старой траектории и только потом начинает постепенно совершать поворот. На рисунке 8 изображена схема учитываемых показателей и участок полета пчелы № 11 при совершении поворота. На рисунке 9 изображены графики, отображающие угловые характеристики этого же участка полета, которые подтверждают эффект инерционного занесения тела при повороте. Отставание характеризуется быстрой сменой угла курса на 50–80° и медленной сменой угла взгляда на 0–30°. Рисунки 8 и 9 отображают разные характеристики одного и того же процесса, и их можно сопоставлять по совпадающему показателю времени.

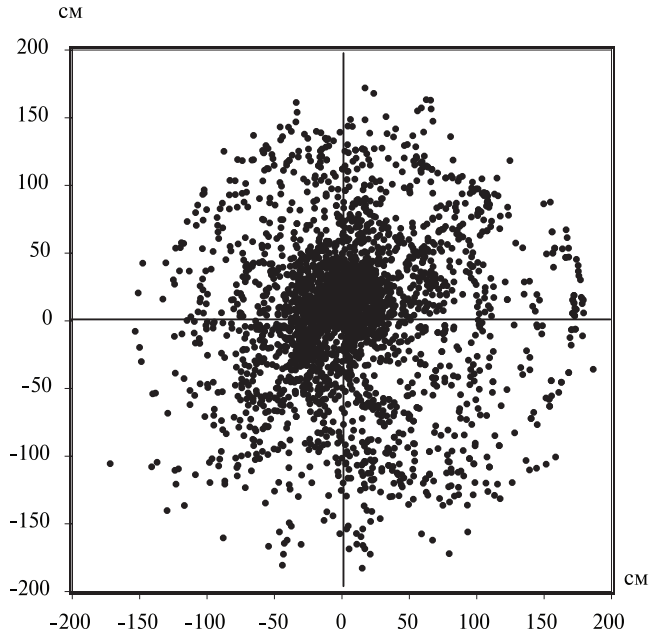


Рис. 7. Позиция летка в поле зрения медоносных пчел во время ориентировочного полета.

Fig. 7. Hive entrance position in bees' field of vision during the orientation flight.

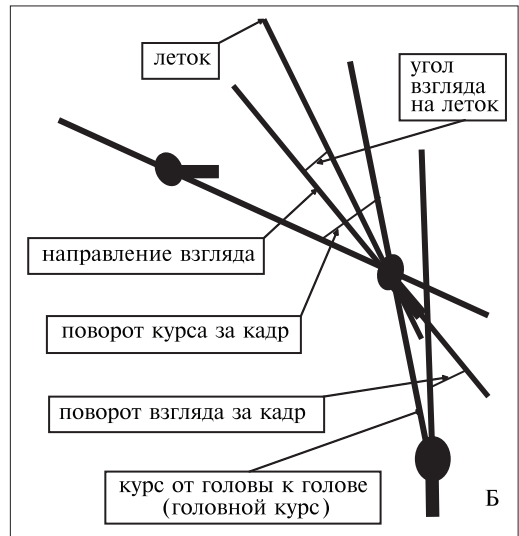
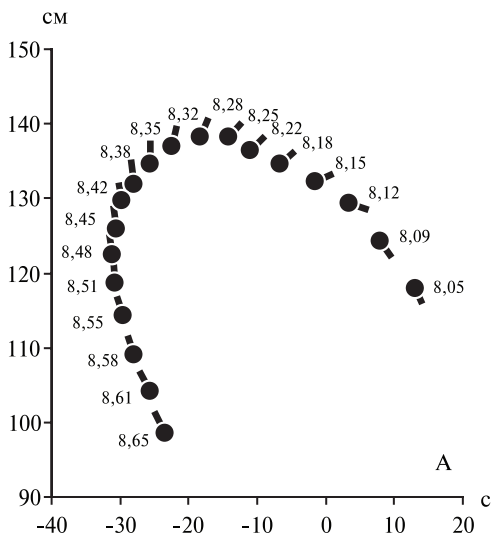


Рис. 8. А — участок полета пчелы № 11 при совершении поворота с указанием времени каждого кадра. Б — схема учитываемых показателей.

Fig. 8. А — the flight section of bee N 11 during turning, with time indication of each sequence. Б — the scheme of counted indices.

Обсуждение

Таким образом, нам удалось определить свойства ориентационных полетов различных стаз медоносной пчелы и выявить следующие различия между ними.

Среднее количество колебаний обращенного полета для рабочих пчел составляет $8,29 \pm 0,778$, для маток — $6,0 \pm 1,397$, для трутней — $4,86 \pm 0,8$. Разница достоверна только между рабочими пчелами и трутнями $3,43 \pm 1,116$ ($P < 0,01$). Линии регрессий размаха и угла колебаний различных стаз не отличаются статистически. При сравнении

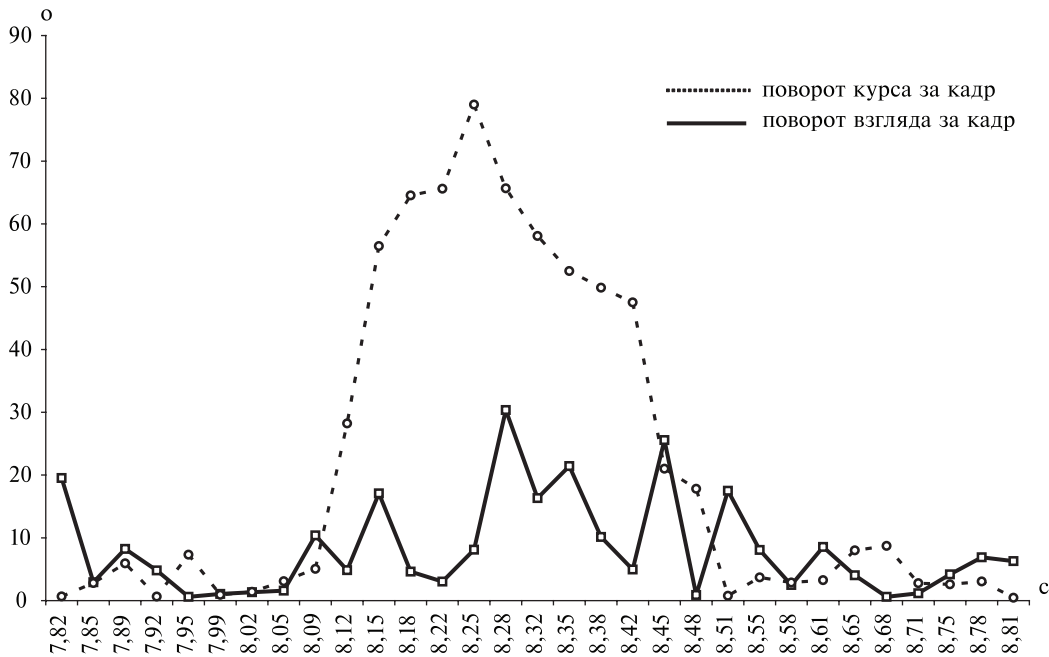


Рис. 9. Угловые характеристики полета пчелы № 11, подтверждающие инерционное занесение тела при повороте.

Fig. 9. Angular characteristics of bee's N 11 flight, which confirm inertial body skidding, when bee turns.

линий регрессии скорости полета получили достоверное отличие между различными стазами ($P < 0,001$), за исключением отличий между рабочими пчелами и матками. А когда показатели прологарифмировали, то получили достоверную разницу между всеми стазами ($P < 0,001$).

Установлено, что характер отлета различных стаз сходен, однако выявлены различия в скорости полета, количестве ориентационных петель и времени совершения ориентационного полета между некоторыми стазами. Остается неизвестным, как обнаруженные нами различия характеристик ориентационного полета влияют на способность возвращаться в гнездо.

Автор благодарен И. А. Левченко, Л. И. Францевичу и Л. И. Боднарчуку за содействие и помощь в проведении опытов.

Лопатина Н. Г., Чеснокова Е. Г., Рыжова И. В. К механизмам памяти у медоносной пчелы *Apis mellifera* L. // Материалы междунар. науч. конф. «Пчеловодство 21 века». (М., 4–5 сент. 2000). — С. 93–95.

Урбах Ю. В. Статистический анализ в биологических и медицинских исследованиях. — М.: Медицина, 1975. — 295 с.

Францевич Л. И. Пространственная ориентация животных. — Киев: Наук. думка, 1986. — 200 с.

Frantsevich L., Gorb S. Courtship dances in the flies of the genus *Lispe* (Diptera: Muscidae) from the fly's viewpoint // Archives of Biochemistry and Physiology. — 2006. — 62. — P. 26–42.

Lehrer M. Bees which turn back and look // Naturwissenschaften. — 1991. — 78. — P. 274–276.

Lehrer M. Small-scale navigation in the honeybee: active acquisition of visual information about the goal // J. Exp. Biol. — 1996. — 1. — P. 253–261.

Turner C. H. Experiments on pattern vision of the honeybee // Biological Bulletin, Wood's Hole. — 1911. — 21. — P. 249–264.

Wagner W. Psychobiologische Untersuchungen an Hummeln mit Bezugnahme auf die Frage der Geselligkeit im Tierreiche // Zoologica. — 1907. — 19. — 239 S.