

ISSN 1999-5636

АГРАРНАЯ РОССИЯ

НАУЧНО-ПРОИЗВОДСТВЕННЫЙ ЖУРНАЛ

№11

2018

DOI: 10.30906/1999-5636-2018-11-41-44

УДК (UDC) 638.12

Статья поступила (Submitted) 16.03.2018 г.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ЭФФЕКТИВНОСТИ ОБУЧЕНИЯ ДВУХ ВИДОВ ПЧЕЛ *Apis cerana* И *Apis mellifera**

© Р. А. Ильясов, Д. В. Джунг, Д. И. Ким, К. В. Ким, Х. В. Квон

Apis cerana и *Apis mellifera*, сестринские виды пчел, которые разделились около 9 млн лет назад и были географически изолированы до наших дней. Они являются активными опылителями и играют важную роль в сельском хозяйстве. Для успешного выживания пчелам важно быстро формировать и сохранять разные условные рефлексы. Рабочие пчелы должны помнить путь как к цветущим растениям, так и обратно к ульям. Кроме того, рабочие пчелы должны запоминать запахи многих присутствующих цветов для хорошего ориентирования в пространстве и быстрого сбора нектара и пыльцы. Объектом исследования служили два вида пчел *A. cerana* и *A. mellifera*, которых содержали на пасеках Инчхонского национального университета (Южная Корея). Изучали рефлекс вытягивания хоботка пчел на действие запахов в период с июня по июль 2017 г. Для эксперимента использовали по 80 рабочих особей пчел каждого вида. Все эксперименты проводили в 4-кратной повторности. Показано, что эффективность обучения различается у *A. cerana* и *A. mellifera*. Обучение *A. cerana* происходит медленнее *A. mellifera*, но кратковременная память через 1 ч у *A. cerana* выражена лучше, чем у *A. mellifera*. Однако долговременная память через 24 ч гораздо лучше выражена у *A. mellifera* по сравнению с *A. cerana*. Результаты эксперимента могут стать важной основой для разработки новых подходов по разведению пчел и опылению растений.

Ключевые слова: обучение; память; условный рефлекс; *Apis mellifera*; *Apis cerana*; рефлекс вытягивания хоботка.

COMPARATIVE ANALYSIS OF THE EFFECTIVENESS OF TRAINING OF TWO TYPES OF BEES *Apis cerana* AND *Apis mellifera*

© R. A. Ilyasov, Jung Je Won, Kim Dong In, Kim Kil Won, Kwon Hyung Wook

Apis cerana and *Apis mellifera* are sister species of bees that separated about 9 million years ago and have been geographically isolated to the present day. They are active pollinators and play an important role in agriculture. For the successful survival of bees is important to quickly form and maintain different conditioned reflexes. Worker bees need to remember the way to both flowering plants and back to the hives. In addition, the worker bees must remember the smells of many colors for a good orientation in space and collect nectar and pollen. The object of the research was two types of bees, namely: *A. cerana* and *A. mellifera*, which were kept at the National University of South Korea (Incheon). The reflex pull of the proboscis of bees to odors in the period from June to July 2017 was studied. For the experiment we used 80 workers bees of each type. All experiments were carried out in 4-fold repetition. It is shown that the effectiveness of training differs from *A. cerana* and *A. mellifera*. *A. cerana* learning occurs slower than *A. mellifera*, but the short-term memory is better expressed in *A. cerana* than in *A. mellifera*. However, the long-term memory in 24 h is much better expressed in comparison with the memory of the *A. cerana*. The results of the experiment can become an important basis for the development of new approaches to the cultivation of bees and pollination of plants.

Keywords: learning; memory; conditioned reflex; *Apis mellifera*; *Apis cerana*; proboscis pulling reflex.

Пчелы *A. cerana* и *A. mellifera* являются сестринскими видами и характеризуются широким спектром вариаций и адаптаций [1]. Подобно *A. mellifera*, *A. cerana* населяет широкий ареал с различными

* Работа проведена при поддержке Совместной исследовательской программы развития сельского хозяйства и технологий (Cooperative Research Program for Agriculture Science and Technology Development), № проектов: PJ012285 и PJ012526, а также стипендии для научных исследований докторов наук Инчхонского национального университета, Инчхон, Южная Корея (postdoctoral fellowships of Incheon National University, Incheon, South Korea).

климатическими условиями: от прохладных регионов высоких широт и абсолютных высот до жарких сухих полупустынь и влажных тропиков. *A. cerana* так же, как и *A. mellifera*, генетически и морфологически подразделяется на десятки подвидов, которые различаются по экологическим условиям и поведению, особенно между представителями умеренного и тропического климатов [1].

Медоносная пчела *A. mellifera* всегда являлась модельным организмом при изучении памяти, социальной организации, разделения труда и сложного поведе-

ния насекомых [2 – 4]. Известно, что медоносная пчела характеризуется хорошей способностью запоминать цвета [5], узоры [6] и запахи [7]. Показано, что виды пчел *A. mellifera* и *A. cerana* [8], а также подвиды *A. mellifera* характеризуются разной способностью запоминать цвета и узоры [8, 9]. Кроме того, известно, что медоносная пчела способна запоминать объекты [10], различать ориентиры [11] и формировать долговременную память, на основе которой она может оптимизировать траекторию своего полета [12].

Восприятие запахов у медоносной пчелы происходит антеннальными хеморецепторами, которые преобразуют воздействие запахов в электрические импульсы и передают их в грибовидное тело — центр памяти насекомых [13]. Размеры и площадь поверхности антенн у рабочих особей *A. cerana* и *A. mellifera* примерно одинаковые, но распределение сенсорных волосков и сенсилл на антеннах существенно различается. У рабочих особей *A. cerana* на антеннах представлены преимущественно четыре класса сенсилл: плакоидные, трихонидные типов А и Б, базиконические, а у *A. mellifera* — четыре класса других сенсилл: целокопические, ампуловидные, колоколовидные, гребенчатые [14].

Пчелы обладают рефлексом вытягивания хоботка в ответ на обонятельный безусловный раздражитель. Показано, что последовательное воздействие условного и безусловного раздражителей на *A. mellifera* [15 – 17] и *A. cerana* [8, 18] способно вырабатывать у пчел ассоциативную память и формировать рефлекс вытягивания хоботка на действие условного обонятельного раздражителя. На данный момент имеется недостаточно знаний об особенностях запоминания у видов пчел *A. cerana* и *A. mellifera*. Также еще недостаточно хорошо изучены особенности кратковременной и долговременной памяти у видов пчел *A. cerana* и *A. mellifera*.

Цель работы — изучение особенностей запоминания и формирования рефлекса вытягивания хоботка пчел на действие обонятельного раздражителя у пчел двух видов — *A. cerana* и *A. mellifera*.

Методы исследования

Пчел двух видов *A. mellifera* и *A. cerana* содержали на пасеках кампуса Инчхонского национального университета (г. Инчхон, Южная Корея). Эксперимент проводили в период с июня по июль 2017 г. Перед началом эксперимента все семьи были выровнены таким образом, что каждый из них содержал по четыре рамки со взрослыми рабочими особями, по две рамки расплода и по две рамки пыльцы и меда. Фуражирующих особей обоих видов пчел отлавливали на летках у входа в ульи. Для эксперимента использовали по 80 рабочих особей пчел каждого вида. Все эксперименты проводили в 4-кратной повторности. Отобранных пчел содержали голодными в течение ночи согласно описанной методике [9].

Особей пчел для эксперимента отбирали по максимальному проявлению рефлекса вытягивания хоботка в ответ на воздействие безусловного раздражителя 1М раствора сахарозы на антенны. Условный обонятельный раздражитель — 1% раствор линалоола в минеральном масле (Sigma-Aldrich, St. Louis, США) — подносили к пчеле через пластиковый наконечник пипетки. Скорость потока воздуха вокруг пчелы составляла 1,5 м/с.

Этап формирования условного рефлекса состоял из поочередного воздействия растворов линалоола (3 с) и сахарозы (2 с) на рецепторы антенн пчелы. Представленной пчеле запах линалоола быстро удаляли с помощью вакуумного эксгаустера. Процедуру проводили в 7-кратной повторности с интервалом 7 мин. Эксперимент по изучению особенностей долговременной памяти пчел проводили через 1 и 24 ч после завершения этапа формирования условного рефлекса.

Полученные результаты статистически обрабатывали с использованием компьютерной программы SPSS v. 20.0 (IBM, NY, США). Эффективность формирования условного рефлекса вытягивания хоботка пчел разных видов оценивали на основе Q критерия Кохрена; эффективность сохранения приобретенного условного рефлекса — на основе U-критерия Манна – Уитни.

Результаты и обсуждение

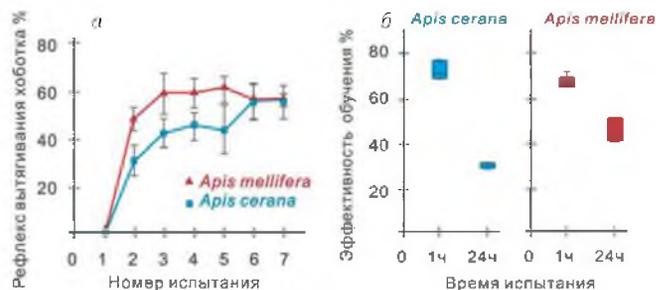
Результаты формирования условного рефлекса пчел *A. mellifera* и *A. cerana* на воздействие раствора линалоола представлены на графике (рисунок, а). Доля пчел с приобретенным условным рефлексом вытягивания хоботка на воздействие раствора линалола повышалась вместе ростом количества обработок у обоих видов пчел (критерий Кохрена для *A. cerana* $Q = 112,3$, для *A. mellifera* $Q = 121,9$ при $df = 6$, $P < 0,01$). При этом кривые характеризуются неравномерным ростом. Так, для *A. mellifera* отмечено небольшое снижение эффективности приобретения условного рефлекса на последних двух этапах испытаний, тогда как для *A. cerana* небольшое снижение эффективности приобретения условного рефлекса отмечено на 5-м этапе испытаний, которое сменяется резким ростом, после чего показатели приобретения условного рефлекса для обоих видов пчел выравниваются на 6-м и 7-м этапах (U-критерий Манна – Уитни $Z = 1,51$, $P = 0,15$).

Исходя из наблюдений, можно заключить, что представители вида *A. mellifera* характеризуются большей скоростью приобретения условного рефлекса по сравнению с *A. cerana*. Итоговая эффективность приобретения условного рефлекса у обоих видов пчел не различается. Таким образом, *A. mellifera* обладает большей скоростью приобретения новых навыков и быстрее приспосабливается к изменяющимся условиям среды обитания по сравнению с *A. cerana*. Возможно, такие различия являются результатом особенностей биологии и поведения двух видов пчел.

Исследование сохранения приобретенного условного рефлекса пчел *A. mellifera* и *A. cerana* показало, что спустя 1 ч после этапа формирования рефлекс вытягивания хоботка пчел на воздействие раствора линалоола сохраняется у 73 % *A. cerana* и у 62 % *A. mellifera* (*U*-критерий Манна – Уитни $Z = 1,99, P < 0,05$). Однако через 24 ч условный рефлекс вытягивания хоботка пчел сохраняется у 32 % *A. cerana* (*U*-критерий Манна – Уитни $Z = 2,62, P < 0,05$) и у 48 % *A. mellifera* (*U*-критерий Манна – Уитни $Z = 2,04, P < 0,05$) (рисунок, б). Следовательно, по результатам эксперимента можно заключить, что *A. cerana* обладает лучшей кратковременной памятью по сравнению с *A. mellifera*, а *A. mellifera* характеризуется лучшей долговременной памятью по сравнению с *A. cerana*. Такие особенности сохранения приобретенного рефлекса во времени у пчел можно объяснить различиями в особенностях биологии и поведения *A. cerana* и *A. mellifera*.

A. cerana уступает *A. mellifera* как по скорости формирования, так и по длительности сохранения условного рефлекса вытягивания хоботка на воздействие раствора линалоола, хотя по характеристикам кратковременной памяти *A. cerana* немного превосходит *A. mellifera*. Другими авторами также было показано, что *A. mellifera* обладают большей скоростью формирования условного обонятельного рефлекса вытягивания хоботка по сравнению с *A. cerana*. Однако, по данным авторов, *A. mellifera* не отличается от *A. cerana* по длительности сохранения приобретенного условного рефлекса [18]. Такое несоответствие с нашими данными может быть объяснено как особенностями самого эксперимента, поскольку использовались другие условные раздражители, так и биологическими особенностями линий анализируемых пчел. Известно, что *A. mellifera* имеет тенденцию к сбору нектара и пыльцы с более отдаленных территорий по сравнению с *A. cerana* [19]. Показано, что рабочие особи *A. mellifera* летают за нектаром и пыльцой на расстояние от 6 до 10 км от улья [19 – 22], тогда как фуражирующие особи *A. cerana* характеризуются сбором нектара и пыльцы на расстоянии от 250 м до 2,5 км [19, 23 – 26]. Полеты на дальние расстояния *A. mellifera* занимают длительное время, что требует от пчелы долговременного запоминания запаха и окраски цветов и других объектов, а также важнейших ориентиров в пространстве. Полеты *A. cerana* более короткие, и долговременное запоминание уже не является столь необходимым, как для *A. mellifera*.

Способность к более быстрому запоминанию приобретенных навыков *A. mellifera* по сравнению с *A. cerana* является показателем лучшей приспособляемости *A. mellifera* к изменяющимся условиям среды обитания. Возможно, что более широкий ареал *A. mellifera* по сравнению с *A. cerana* может быть следствием особенностей формирования и сохранения условных рефлексов у этих видов — большие скорость и длительность запоминания дали преимущество в адаптации и позво-



Исследование условного рефлекса вытягивания хоботка пчел *A. mellifera* и *A. cerana*: а — формирование рефлекса на воздействие раствора линалоола при разном числе испытаний; б — сохранение приобретенного рефлекса на воздействие раствора линалоола через 1 и 24 ч после этапа формирования

лили *A. mellifera* широко распространиться по всему Старому Свету.

Заключение

Виды пчел *A. cerana* и *A. mellifera*, несмотря на большое сходство, обладают разными стратегиями запоминания. Обучение *A. cerana* происходит медленнее *A. mellifera*, но кратковременная память через 1 ч у *A. cerana* выражена лучше, чем у *A. mellifera*. Однако долговременная память через 24 ч гораздо лучше выражена у *A. mellifera* по сравнению с *A. cerana*. Обнаруженные нами особенности памяти и обучения у пчел двух видов *A. cerana* и *A. mellifera* могут быть применены при разведении пчел для формирования и закрепления определенных навыков поведения, например, предпочтительного опыления определенных видов сельскохозяйственных культур и сбора пыльцы и нектара с определенных видов цветущих растений. Развитие подходов управления поведением пчел позволит повысить эффективность сельского хозяйства и качества жизни человека в целом.

ЛИТЕРАТУРА (REFERENCES)

1. Ruttner F. Biogeography and taxonomy of honeybees. — Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 1988. P. 120 – 175. DOI: 10.1016/0169-5347(89)90176-6.
2. Smith B. H. The olfactory memory of honeybee, *Apis mellifera*: I. Odorant modulation of short and inintermediated-term memory after single trial conditioning / J. Exper. Biol. 1991. V. 161. P. 367 – 382.
3. Zhang S., Mizutani A., Srinivasan M. Maze navigation by honeybees: learning path regularity / Learn. Mem. 2000. V. 7. P. 364 – 374.
4. Menzel R. The honeybee as a model for understanding the basis of cognition / Nat. Rev. Neurosci. 2012. V. 11. P. 758 – 768. DOI: 10.1038/nrn3357.
5. Von Frisch K. Der Farbensinn und Formensinn der Biene. — Jena: Verlag von Gustav Fischer, 1914. S. 189 – 201. DOI: 10.5962/bhl.title.11736.
6. Horridge G. A. The honeybee (*Apis mellifera*) detects bilateral symmetry and discriminates its axis / J. Insect Physiol. 1996. V. 42. P. 755 – 764. DOI: 10.1016/0022-1910(96)00026-1.
7. Menzel R., Hammer M., Müller U., et al. Behavioral, neural and cellular components underlying olfactory learning in the honeybee / J. Physiol. 1996. V. 90. P. 395 – 398.

8. Qin Q. H., He X. J., Tian L. Q., et al. Comparison of learning and memory of *Apis cerana* and *Apis mellifera* / J. Compar. Physiol. A. Neuroethol., Sens., Neur. Behav. Physiol. 2012. V. 198. P. 777 – 786. DOI: 10.1007/s00359-012-0747-9.
9. Menzel R., Freudel H., Rühl U. Rassenspezifische unterschiede im lernverhalten der honigbiene (*Apis mellifica* L.) / Apidologie. 1973. V. 4. P. 1 – 24.
10. Collett T. S., Cartwright B. A. Eidetic images in insects: their role in navigation / Trends Neurosci. 1983. V. 6. P. 101 – 105. DOI: 10.1016/0166-2236(83)90048-6.
11. Giurfa M., Zhang S., Jenett A., et al. The concepts of ‘sameness’ and ‘difference’ in an insect / Nature. 2001. V. 410. P. 930 – 932. DOI: 10.1038/35073582.
12. Zhang S. W., Bartsch K., Srinivasan M. V. Maze learning by honeybee / Neurobiol. Learn. Memory. 1996. V. 66. P. 267 – 282.
13. Laska M., Galizia C., Giurfa M., et al. Olfactory discrimination ability and odor structure-activity relationships in honeybees / Chem. Senses. 1999. V. 24. P. 429 – 438.
14. Jung J. W., Park K. W., Oh H. W., et al. Structural and functional differences in the antennal olfactory system of worker honeybees of *Apis mellifera* and *Apis cerana* / J. Asia-Pacific Entomol. 2014. V. 17. P. 639 – 646. DOI: 10.1016/j.aspen.2014.01.012.
15. Takeda K. Classical conditioned response in the honeybee / J. Insect Physiol. 1961. V. 6. P. 168 – 179.
16. Smith B. H., Cobey S. The olfactory memory of the honeybee, *Apis mellifera*. II. Blocking between odorants in binary mixtures / J. Exper. Biol. 1994. V. 195. P. 91 – 108.
17. Gerber B., Ullrich J. No evidence for olfactory blocking in honeybee classical conditioning / J. Exper. Biol. 1999. V. 202. P. 1839 – 1854.
18. Wang Z., Tan K. Comparative analysis of olfactory learning of *Apis cerana* and *Apis mellifera* / Apidologie. 2013. V. 45. P. 45 – 52. DOI: 10.1007/s13592-013-0228-3.
19. Koetz A. H. Ecology, behaviour and control of *Apis cerana* with a focus on relevance to the Australian incursion / Insects. 1980. V. 4. P. 558 – 592. DOI: 10.3390/insects4040558.
20. Visscher P. K., Seeley T. D. Foraging strategy of honeybee colonies in a temperate deciduous forest / Ecology. 1982. V. 63. P. 1790 – 1801.
21. Beekman M., Ratnieks F. L. W. Long-range foraging by the honeybee, *Apis mellifera* L. / Funct. Ecol. 2000. V. 14. P. 490 – 496. DOI: 10.1046/j.1365-2435.2000.00443.x.
22. Abrol D. P. Foraging / Honeybees of Asia. — Berlin: Heidelberg, 2011. P. 257 – 292.
23. Dhaliwai H. S., Sharma P. L. Foraging range of the Indian honeybee / J. Apicul. Res. 1974. V. 13. P. 137 – 141. DOI: 10.1080/00218839.1974.11099769.
24. Dyer F. C., Seeley T. D. Dance dialects and foraging range in three Asian honey bee species / Behav. Ecol. Sociobiol. 1991. V. 28. P. 227 – 233. DOI: 10.1007/BF00175094.
25. Bakker D. R. Foraging and habitat selection by two species of honey bee near Lore Lindu National Park in Sulawesi, Indonesia / Master of Science Thesis. — Guelph: The University of Guelph, Canada. 1999. P. 98 – 109.
26. Bhuiyan M. K. H., Hossain M. M., Bari M. N. Rearing and management of *Apis cerana* (F.) and occurrence of pests in honeybee colonies / J. Biol. Sci. 2002. V. 2. P. 14 – 17. DOI: 10.3923/jbs.2002.14.17.

Ильясов Р. А., д-р биол. наук

Институт биохимии и генетики Уфимского федерального исследовательского центра РАН

apismell@hotmail.com

Ilyasov R. A., Institute of Biochemistry and Genetics,

Ufa Federal Research Center, Russian Academy of Sciences, Ufa, Russia;

apismell@hotmail.com

Джунг Д. В., д-р биол. наук; Ким Д. И., аспирант;

Ким К. В., д-р биол. наук, профессор; Кwon Х. В., д-р биол. наук, профессор

Инчхонский национальный университет, г. Инчхон, Южная Корея

hwkwon@inu.ac.kr

Jung Jewon, Kim Dong In, Kim Kilwon, Kwon Hyung Wook,

Incheon National University, Incheon, South Korea;

hwkwon@inu.ac.kr