

## ОСОБЕННОСТИ ПАМЯТИ У ПЧЕЛ

***Apis cerana* и *Apis mellifera***

*Apis cerana* F. и *Apis mellifera* L. — родственные виды пчел, важнейшие опылители сельскохозяйственных культур.

Медоносная пчела *A. mellifera* всегда служила модельным организмом при изучении памяти, социальной организации, разделении труда и сложного поведения насекомых (Smith, 1991; Zhang et al., 2000; Menzel, 2012). Она хорошо запоминает цвета (von Frisch, 1914), узоры (Horridge, 1996). Виды *A. mellifera*, *A. cerana* (Qin et al., 2012) и подвиды *A. mellifera* различаются по способности запоминать цвета и узоры (Menzel et al., 1973; Qin et al., 2012). Кроме того, медоносная пчела способна запоминать объекты (Collett et al., 1983), различать ориентиры (Giurfa et al., 2001) и формировать долговременную память, на основе которой она оптимизирует траекторию своего полета (Zhang et al., 1996).

Восприятие запахов у медоносной пчелы происходит в антеннах посредством обонятельных рецепторов нейронов, которые преобразуют воздействие запахов в электрические импульсы и передают их в грибовидное тело — центр памяти насекомых (Laska et al., 1999). 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 обоих видов сенсиллы представлены четырьмя классами, однако состав их различен: у *A. cerana* — это плакодеа, триходоум типов А и Б, базиконика; а у *A. mellifera* — кампаниформия, целоконика, ампуллака и хэтика (Jung et al., 2014).

Известно, что *A. mellifera* обладает рефлексом удлинения хоботка в ответ на обонятельный безусловный раздражитель. Последовательное воздействие условного и безусловного раздражителя на *A. mellifera* (Takeda et al., 1961; Smith et al., 1994; Gerber et al., 1999) и *A. cerana* (Qin et al., 2012; Wang et al., 2014) способно выработать у пчел ассоциативную память

и формировать рефлекс удлинения хоботка на действие условного обонятельного раздражителя.

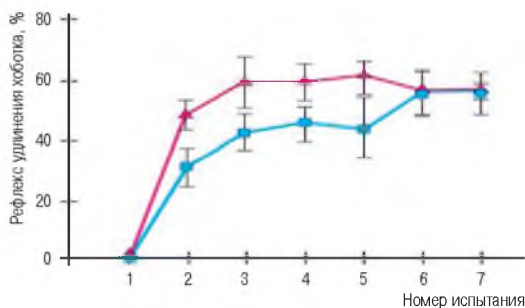
На данный момент мало информации об особенностях запоминания и формирования условного рефлекса у *A. cerana* и *A. mellifera*. Недостаточно хорошо изучены особенности кратковременной и долговременной памяти. Мы провели сравнительное изучение процессов запоминания и формирования приобретенного рефлекса удлинения хоботка пчел на действие условного обонятельного раздражителя линалола.

Оба вида содержатся на пасеках кампуса Инчхонского национального университета в городе Инчхоне в Южной Корее. Эксперимент проводили с июня по июль 2017 г. Предварительно все семьи были выравнены таким образом, что каждая содержала четыре рамки со взрослыми рабочими особями, две рамки расплода и две рамки пыльцы и меда. Фуражирующих особей обоих видов отлавливали у летков. Для эксперимента использовали 80 рабочих пчел каждого вида. Все эксперименты проводили в четырехкратной повторности. Отобранных насекомых содержали голодными в течение ночи согласно описанной методике (Menzel et al., 1973) (рис. 1).

Пчел для эксперимента отбирали по максимальному проявлению рефлекса уд-



**Рис. 1.** Экспериментальная установка для изучения процесса запоминания и формирования условных рефлексов пчелы. Перед антеннами пчелы находится наконечник пипетки с условным раздражителем обонятельных рецепторов — раствором линалола



**Рис. 2. Особенности формирования условного рефлекса удлинения хоботка пчел *A. mellifera* (▲) и *A. cerana* (■) при воздействии раствора линалола при разном числе испытаний**

линия хоботка в ответ на воздействие на антенны безусловного раздражителя — 1М раствора сахарозы. Условный обонятельный раздражитель — 1%-ный раствор линалола в минеральном масле (Sigma-Aldrich, St. Louis, USA) — подносили к пчеле в пластиковом наконечнике пипетки. Скорость потока воздуха вокруг пчелы составляла 1,5 м/с.

Этап формирования условного рефлекса состоял из поочередного воздействия растворов линалола (3 с) и сахарозы (2 с) на рецепторы антенн пчелы. Представленным пчеле запах линалола быстро удаляли с помощью вакуумного эксгаустера. Эту процедуру повторяли семикратно с интервалом в 7 мин. Эксперимент по изучению особенностей долговременной памяти пчел проводили через 1 и 24 ч после завершения этапа формирования условного рефлекса.

Для статистического анализа полученных результатов использовали компьютерную программу SPSS v. 20.0 (IBM, NY, USA). Оценку эффективности формирования условного рефлекса удлинения хоботка пчел разных видов сделали на основе Q-критерия Кохрена. Оценку эффективности сохранения приобретенного условного рефлекса удлинения хоботка пчел разных видов выполнили на основе U-критерия Манна-Уитни.

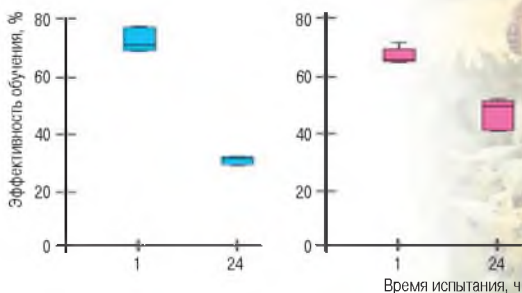
Результаты формирования условного рефлекса у пчел *A. mellifera* и *A. cerana* на воздействие раствора линалола представлены на рисунке 2. Доля пчел с приобретенным условным рефлексом удлинения хоботка у обоих видов повышалась вместе с ростом числа обработок (Q-критерий Кохрена составил для *A. cerana* 112,3 и для *A. mellifera* 121,9, при  $df = 6$ ,  $P < 0,01$ ). При этом кривые показывают неравномерный рост. Так, для *A. mellifera* отмечается небольшое снижение эффективно-

сти приобретения условного рефлекса на последних двух этапах испытаний, тогда как для *A. cerana* небольшое снижение эффективности, отмечаемое на 5-м этапе, сменяется резким ростом, после чего показатели приобретения условного рефлекса для обоих видов выравниваются на 6-м и 7-м этапах (U-критерий Манна-Уитни  $Z = 1,51$  при  $P = 0,15$ ).

Исходя из наблюдений можно заключить, что представители *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 экологии двух видов пчел.


Исследование сохранения приобретенного условного рефлекса у *A. mellifera* и *A. cerana* показало, что спустя 1 ч после этапа формирования рефлекс удлинения хоботка на воздействие раствора линалола сохраняется у 73% пчел *A. cerana* и 62% пчел *A. mellifera* (U-критерий Манна-Уитни  $Z = 1,99$ , при  $P < 0,05$ ). Однако через 24 ч условный рефлекс удлинения хоботка выявили лишь у 32% особей *A. cerana* (U-критерий Манна-Уитни  $Z = 2,62$  при  $P < 0,05$ ) и 48% особей *A. mellifera* (U-критерий Манна-Уитни  $Z = 2,04$  при  $P < 0,05$ ) (рис. 3).

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



**Рис. 3. Особенности сохранения приобретенного условного рефлекса удлинения хоботка пчел *A. mellifera* (■) и *A. cerana* (■) на воздействие раствора линалола через 1 и 24 ч после этапа формирования**





пчел можно объяснить различиями биологии и поведения *A. cerana* и *A. mellifera*.

Исследование показало, что *A. cerana* уступает *A. mellifera* как по скорости формирования, так и по длительности сохранения условного рефлекса удлинения хоботка на воздействие раствора линалола, хотя по характеристикам кратковременной памяти *A. cerana* немного превосходит *A. mellifera*.

Другими авторами также было показано, что *A. mellifera* свойственна большая скорость формирования условного обонятельного рефлекса удлинения хоботка по сравнению с *A. cerana*. Однако *A. mellifera* не отличается от *A. cerana* по длительности сохранения приобретенного условного рефлекса (Wang et al., 2014). Такое несоответствие с нашими данными можно объяснить как особенностями самого эксперимента, поскольку использовались другие условные раздражители, так и биологическими особенностями линий анализируемых пчел.

Обнаруженные нами различия в приобретении и сохранении условного рефлекса между *A. mellifera* и *A. cerana* можно объяснить биологическими особенностями этих видов. Известно, что *A. mellifera* имеет тенденцию к сбору нектара и пыльцы с более отдаленных территорий по сравнению с *A. cerana* (Koetz, 2013): первые летают на расстояние от 6 до 10 км от улья (Visscher, Seeley, 1982; Beekman, Ratnieks, 2000; Abrol, 2011; Koetz, 2013), тогда как вторые на расстояние от 250 м до 2,5 км (Dhaliwai, 1974; Dyer, Seeley, 1991; Bakker, 1999; Bhuiyan, 2002; Koetz, 2013). Полеты *A. mellifera* на дальние расстояния занимают длительное время, что требует длительного хранения в памяти запаха и цвета цветов и других объектов, а также важнейших ориентиров в пространстве. Полеты *A. cerana* более короткие, и долговременное запоминание уже не столь необходимо, как для *A. mellifera*.

Способность *A. mellifera* к более быстрому запоминанию приобретенных навыков указывает на лучшую приспособляемость к изменяющимся условиям среды обитания. Возможно, более широкий ареал *A. mellifera* по сравнению с ареалом *A. cerana* может быть следствием особенностей формирования и сохранения условных рефлексов у этих видов — большая скорость и длительность запоминания дали преимущество в адаптации и позволили *A. mellifera* широко распространиться по всему Старому Свету.

Изучение особенностей запоминания и формирования условного рефлекса удлинения

хоботка на действие обонятельного раздражителя линалола у двух видов пчел позволяет нам сделать следующее заключение. Пчелы *A. cerana* и *A. mellifera*, несмотря на большое сходство, различаются характером формирования условных рефлексов. Обучение *A. cerana* происходит медленнее, но кратковременная память через 1 ч у нее выражена лучше, чем у *A. mellifera*. Однако долговременная память через 24 ч гораздо лучше выражена у *A. mellifera*. Обнаруженные нами особенности памяти и обучения у двух видов пчел можно использовать при разведении их для формирования и закрепления определенных навыков поведения, например предпочтительного опыления определенных 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.

Работа была проведена при поддержке совместной исследовательской программы развития сельского хозяйства и технологий (Cooperative Research Program for Agriculture Science and Technology Development) (номера 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).

<sup>1</sup>ДЖУНГ ДЖЕ ВОН, <sup>1</sup>КИМ ДОНГ ИН,

<sup>1</sup>Ф.А.ИЛЬЯСОВ,

<sup>1</sup>КИМ КИЛ ВОН, <sup>1</sup>КВОН ХЮН ВУК

<sup>1</sup>Отдел наук о жизни Колледжа естественных наук и биоинженерии Инчхонского национального университета;  
<sup>2</sup>Научно-исследовательский центр насекомых-переносчиков болезней Инчхонского национального университета;  
<sup>3</sup>Институт биохимии и генетики Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук

Несмотря на большое сходство *A. cerana* и *A. mellifera*, формирование условного рефлекса у них происходит по-разному. Обучение *A. cerana* идет медленнее, чем *A. mellifera*, но кратковременная память у *A. cerana* выражена лучше, чем у *A. mellifera*. Однако долговременная память гораздо лучше выражена у *A. mellifera*. Полученные данные позволяют расширить знания о памяти и способностях к обучению у видов пчел и могут стать важной основой для разработки новых подходов по разведению пчел и опылению сельскохозяйственных культур.

Ключевые слова: обучение, память, условный рефлекс, *Apis mellifera*, *Apis cerana*, рефлекс удлинения хоботка.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Beekman M., Ratnieks F. L.W. Long-range foraging by the honeybee, *Apis mellifera* L. // *Functional Ecology*. — 2000. — V. 14.
2. Bhuiyan M. K.H., Hossain M.M., Bari M.N. Rearing and management of *Apis cerana* (F.) and occurrence of pests in honeybee colonies // *Journal of Biological Sciences*. — 2002. — V. 2.
3. Giurfa M., Zhang S., Jenett A., Menzel R., Srinivasan M.V. The concepts of ‘sameness’ and ‘difference’ in an insect // *Nature*. — 2001. — V. 410.

4. *Horridge G.A.* The honeybee (*Apis mellifera*) detects bilateral symmetry and discriminates its axis // *Journal of Insect Physiology*. — V. 42. — № 8.
5. *Jung J.W., Park K.W., Oh H.W., Kwon H.W.* Structural and functional differences in the antennal olfactory system of worker honeybees of *Apis mellifera* and *Apis cerana* // *Journal of Asia-Pacific Entomology*. — 2014. — V. 17.
6. *Koetz A.H.* Ecology, behaviour and control of *Apis cerana* with a focus on relevance to the Australian incursion // *Insects*. — 2013. — V. 4.
7. *Menzel R.* The honeybee as a model for understanding the basis of cognition // *Nature Reviews Neuroscience*. — 2012. — V. 11.
8. *Qin Q.H., He X.J., Tian L.Q., Zhang S.W., Zeng Z.J.* Comparison of learning and memory of *Apis cerana* and *Apis mellifera* // *Journal of comparative physiology. A, Neuroethology, sensory, neural, and behavioral physiology*. — 2012. — V. 198. — № 10.
9. *Wang Z., Tan K.* Comparative analysis of olfactory learning of *Apis cerana* and *Apis mellifera* // *Apidologie*. — 2013. — V. 45. — № 1.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ: *Джунг Дже Вон*, д-р биол. наук, науч. сотр. лаборатории сенсорной нейробиологии и биомоделирования, тел.: +82-32-835-8090, e-mail: jjwf82@snu.ac.kr; *Ким Донг Ин*, аспирант лаборатории сенсорной нейробиологии и биомоделирования, тел.: +82-32-835-8090, e-mail: kdin34@naver.com; *Ильясов Рустем Абузарович*, д-р биол. наук, ст. науч. сотр. лаборатории биохимии адаптивности насекомых, тел.: +7

(347) 235-60-88, e-mail: apismell@hotmail.com; *Ким Кил Вон*, д-р биол. наук, проф. лаборатории сенсорной нейробиологии и биомоделирования, тел.: +82-32-835-8090, e-mail: kilwon@inu.ac.kr; *Квон Хюн Вук*, д-р биол. наук, проф. зав. лабораторией сенсорной нейробиологии и биомоделирования, директор научно-исследовательского центра насекомых-переносчиков болезней, тел.: +82-32-835-8090, e-mail: hwkwon@inu.ac.kr.

#### FEATURES OF MEMORY IN TWO BEE SPECIES APIS CERANA AND APIS MELLIFERA

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

Our present study demonstrated that learning and memory performance was different between two honeybee species. We showed the species of *A. cerana* and *A. mellifera*, despite their great similarity, have different abilities for forming a conditioned reflex of elongation of the proboscis under the influence of a conditional smell on the olfactory receptors of the antennae. Learning of *A. cerana* is slower than *A. mellifera*, but short-term memory in *A. cerana* is expressed better than *A. mellifera*. However, the long-term memory is much better expressed in *A. mellifera* compared to *A. cerana*. The received data allow to expand a knowledges about abilities to training and memory of different species of bees and can become an important basis for the development of new approaches for breeding bees and pollination of crops.

Keywords: *learning, memory, conditional reflexes, Apis mellifera, Apis cerana, proboscis extension reflex.*