

УДК 591.185.1:595:799

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

ПОИСКОВЫЕ ДВИЖЕНИЯ ПЕШЕХОДНЫХ ПЧЕЛ

I. НЕНАПРАВЛЕННЫЙ СЛУЧАЙНЫЙ ПОИСК

В последние годы поисковые движения насекомых привлекли к себе внимание. С одной стороны, это объясняется тем значительным местом, которое поисковая деятельность занимает в поведении животных и в их энергетическом балансе. С другой стороны, развитие аналитического аппарата и вычислительных средств позволили находить параметры продолжительных и зачастую запутанных путей.

Поиск при наличии необходимой мотивации выполняется тогда, когда источник ключевых стимулов недоступен для непосредственной локации. Поэтому случайный элемент играет заметную роль и в структуре самого ориентирующего поля, и в организации поисковых движений. Ряд статей или обзоров посвящен: оптимальной организации осмотра соцветий антофилами (Waddington, Heinrich, 1979), организации облета цветочных куртин и модельных цветков (Мазохин-Поршняков, Карцев, 1979, Heinrich, 1983), организации обхода растения хищником в поисках сидячих жертв (Schaller, Bänisch, 1963, Bond, 1983), полету к источнику запаха в турбулентной воздушной струе (Kennedy, 1983), поиску утерянного источника корма среди известных внешних ориентиров (Cartwright, Collett, 1983), поиску утерянного входа в гнездо у муравьев-бегунков *Cataglyphis bicolor* (Wehner, Srinivasan, 1981), а также у пустынных мокриц *Hemilepistus* (Hoffmann, 1983). Обнаружены определенные закономерности в организации поисковых движений. В них отражаются средние характеристики ориентирующего поля и навигационные требования для поддержания удобного общего курса или расстояния. Меньше внимания уделено собственно случайному элементу в поведении животных.

Мы решили начать исследование с условий, когда насекомые в пределах поля, доступного для поиска, не имеют и не получают информации о положении цели поиска. Мы предполагаем, что организация поисковых движений в этих условиях представляет собой то основание, на которое надстраиваются более сложные механизмы, использующие наблюдаемые ориентиры или известные закономерности в расположении объектов поиска. Мы покажем, что поисковые движения пеших пчел в условиях неопределенности положения цели более чем на 90 % регулируются по принципу некоррелированного случайного изменения угловой скорости.

Методика. В опытах использованы медоносные пчелы серой горной кавказской породы (*Apis mellifera caucasica* G o r b.), содержащиеся в оранжерее. Пчел приучали посещать специальную арену: стеклянную площадку размером 24×30 см, ограниченную по сторонам бортиками высотой 8 мм, и закрытую сверху стеклянной пластинкой и пирамидальной крышей с отверстием на вершине для объектива кинокамеры. Пчелы попадали на арену через летковую щель с короткой стороны. В период обучения и в опытах индивидуально меченая пчела отыскивала каплю сахарного сиропа в случайной точке арены. В перерывах между прилетами арену продували воздухом, а стеклянные пластинки заменяли новыми, чтобы исключить ориентацию пчел по запаху собственных следовых феромонов. Арену освещали снизу рассеянным светом. Основание арены было разграфлено на квадраты 1×1 см для удобства наблюдений. Регистрацию движений пеших пчел проводили с помощью 16-миллиметровой кинокамеры «Пентафлекс» со скоростью 12 кадров в секунду. Съемку начинали через 0,5—1 с после появления пчелы на арене. Для покадрового анализа фильмов использовали кинопроектор «Украина».

Обработка данных. Данные о координатах пчелы в каждом кадре вводились в ЭВМ*. Программа обработки включала набор коротких подпрограмм статистики

* Работа выполнена на установке «Контур» и ЭВМ Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР. Авторы благодарны сотрудникам лаборатории математики за помощь в работе.

и вывода данных, которые гибко комбинировались в основной программе для получения разнообразных характеристик: суммарных данных о пройденном пути и затраченном времени, остановках, последовательности курсов β , перемещений l пчелы от кадра к кадру и изменений курса, или «поворотов» δ за один кадр, параметров и гистограмм распределений l и δ , автокорреляционной функции последовательных «поворотов», кросскорреляционных функций и зависимостей между линейной скоростью и модулем угловой скорости пчелы и между курсом и угловой скоростью, а также для вычисления функции сериального среднего вектора ρ разности двух курсов, разделенных интервалом времени τ . Функция сериального среднего вектора представляет собой

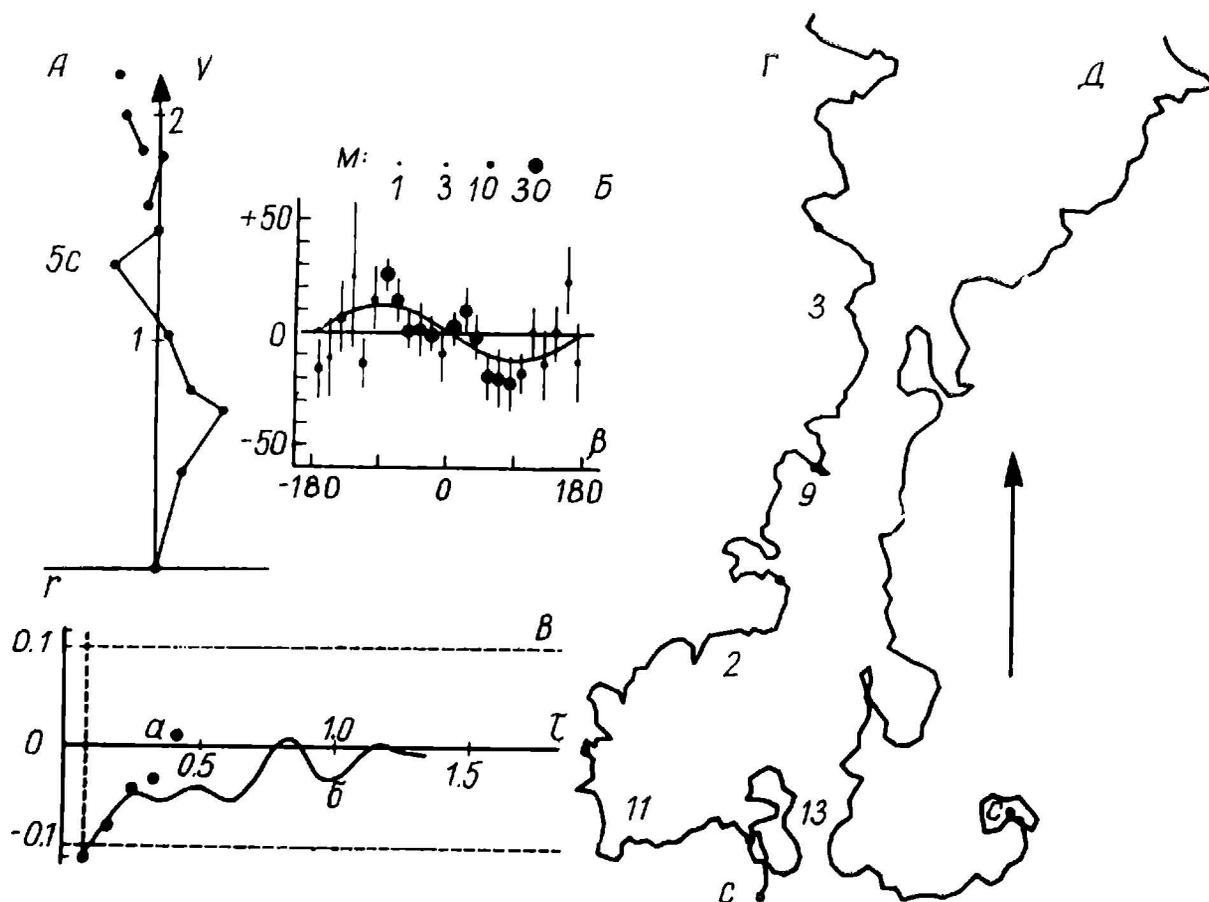


Рис. 1. Направленная составляющая движения:

А — среднее перемещение пчел за первые секунды движения (в единицах линейной скорости); стрелка — направление в глубину арены. Отрезки с несущественным средним вектором перемещения пропущены; Б — зависимость между курсом в первые 3 с движения и «поворотом», запаздывающим на 1/6 с. Площадь кружков пропорциональна числу событий; М — масштаб площади; В — автокорреляционная функция «поворотов» для начальных участков движения пчел (а) и модели с коэффициентом коррекции 0,4 (б); пунктир — 5 %-ный уровень значимости; Г — начальные трехсекундные участки траекторий нескольких пчел (монтаж; указаны номера регистраций); с — точка старта; Д — траектория модели с параметром $\pm 48^\circ$, шагом 6 мм, коэффициентом коррекции 0,4. Длина стрелки 10 см.

аналог автокорреляционной функции для направлений в статистике угловых измерений (Мардиа, 1978). Корреляционные функции нормированы как коэффициенты корреляции. Сглаживание функций выполнено по формуле, имитирующей действие низкочастотного гауссовского фильтра (Matić, 1983). По найденным параметрам строились модельные траектории. Случайная составляющая поворота на каждом шаге модели имела распределение, близкое к нормальному. Такое распределение с нулевым математическим ожиданием и единичной дисперсией имеет величина

$$\xi = 6 - \sum_{j=1}^{12} \text{RAN}(I, J),$$

где $\text{RAN}(I, J)$ — случайные числа, равномерно распределенные между 0 и 1 и последовательно порождаемые библиотечной функцией ФОРТРАНа. Статистические характеристики случайных блужданий с нормально распределенной угловой скоростью исследовались на числовой модели методом Монте-Карло. Для анализа было отобрано 13 траекторий пчел общей длиной 14,7 м (около 2,5 тыс. кадров).

Характеристики поисковых движений. Пчелы шли по арене со средней скоростью около 7 см/с. Распределение линейной скорости либо нормальное (коэффициент вариации перемещений за кадр составил 30,5 %), либо обнаруживает положительные асимметрию и эксцесс. По-

следнее свойство связано с короткими бросками-перелетами, которые время от времени делали пчелы (рис. 2, Б). Кроме того, в половине регистраций мы наблюдали короткие остановки пчел, во время которых они ощупывали субстрат хоботком. На метр пути приходилось от 1 до 7 остановок, время простоя достигало 7,5 %. Часто пчелы проходили в нескольких миллиметрах от капли сиропа, не обнаруживая его, и только после непосредственного контакта с каплей начинали брать корм.

Через несколько секунд после входа пчелы заходили в среднюю часть арены. Это направленное перемещение достигалось за счет той составляющей скорости пчелы, которая была ориентирована перпендикулярно входной стороне арены. Из рис. 1, А видно, что эта составляющая в первую секунду съемки превышает 40 % линейной скорости, убывает вдвое примерно за 5 с и до статистически несущественных значений — за 10—12 с. Дальнейший поиск представляет собой

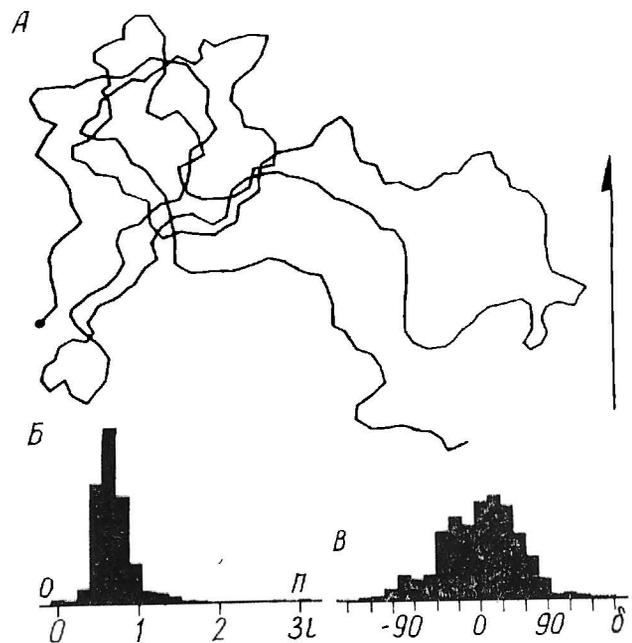


Рис. 2. Ненаправленный поиск (регистрация № 12):

А — траектория; стрелка — направление в глубину арены; длина стрелки 10 см; Б — распределение перемещений от кадра к кадру (в см); о — остановки; n — подсты; В — распределение «поворотов» (в °). 433 кадра.

неупорядоченные петли и зигзаги. Тем не менее пчелы помнили, где расположен выход, и, забрав корм, устремлялись к нему по прямой.

Статистический анализ траекторий, пройденных каждой пчелой за первые 3 с съемки, показал, что «повороты» пчелы приблизительно синусоидально зависят от рассогласования курса с направлением в глубину арены в предшествовавшие 0,1—0,4 с (рис. 1, Б).

Распределение «поворотов» за 1/12 с нормальное, с нулевыми асимметрией и эксцессом (рис. 2, В). Ни в одной регистрации среднее не отличалось значимо от нуля, т. е. пчелы во время поиска не проявляли тенденции к однонаправленному повороту. Параметр распределения $\sigma = \pm 0,864$ рад, или $\pm 48,5^\circ$.

Разумеется, найденное значение параметра характеризует дискретное разбиение непрерывного в действительности изменения курса. Как показало исследование числовой модели, для случайных блужданий с постоянной линейной скоростью v и нормально распределенной угловой скоростью с ростом интервала дискретизации dt эффективность смещения убывает ($l < vdt$ из-за извилистости ненаблюдаемого пути между дискретными отсчетами), дисперсия направлений смещения линейно возрастает, а логарифм среднего вектора направлений смещения линейно убывает:

$$\sigma^2 = \frac{1}{\theta} t^2; \quad \ln \rho = -\frac{1}{2\theta} t,$$

где $1/\theta$ — коэффициент пропорциональности, θ — характеристический параметр распределения угловой скорости, имеющий размерность времени. Интервалу $dt = \theta$ отвечает $\sigma = \pm 1$ рад, или $\pm 57,3^\circ$, и средний вектор изменения курса $\rho = \sqrt{1/e} = 0,606$. Среднее смещение за этот интервал составляет около 85 % от максимально возможного, а его распределение имеет отрицательную асимметрию и среднеквадратичное отклонение, составляющее около 15 % среднего смещения. Распределение направлений смещения за интервал $dt \geq \theta$ остается намотанным нормальным ($3\sigma < \pi$), причем распределение мгновенных направлений век-

тора скорости имеет дисперсию, в e раз большую, чем дисперсия направлений смещения. Для намотанного нормального распределения

$$\sigma = \sqrt{-2 \ln \rho} \text{ рад}, \quad \rho = e^{-\frac{\sigma^2}{2}}. \quad (1)$$

Для наблюдавшихся нами пчел параметр распределения угловой скорости составил 0,116 с.

Кросскорреляция линейной и угловой скоростей на протяжении ± 1 с от исследуемого момента времени не отличалась от нулевой. Ко-

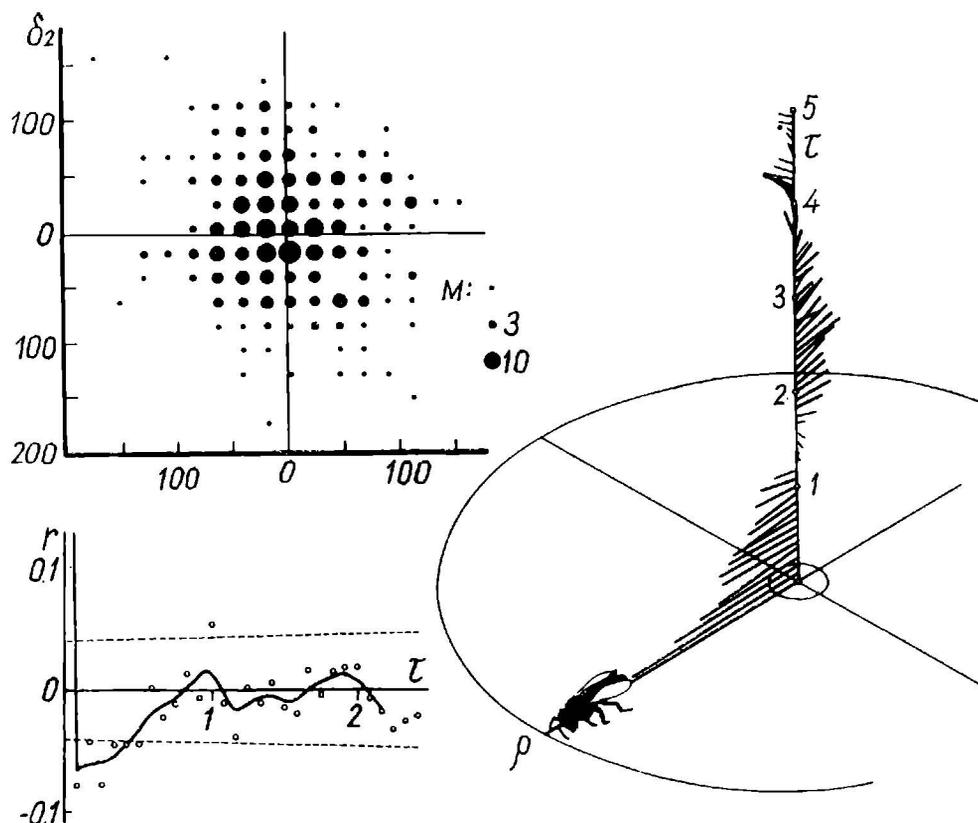


Рис. 3. Статистические характеристики случайной составляющей поиска:

A — зависимость между последовательными поворотами в регистрации № 12; площадь кружков пропорциональна числу событий; m — масштаб площади; *B* — автокорреляционная функция поворотов (по всем регистрациям, 2439 поворотов). Пунктир — 5 %-ный уровень значимости; *B* — серийный средний вектор для регистрации № 12. Наружная окружность — единичный вектор, внутренняя — 5 %-ный уровень значимости. Изометрия.

эффицент автокорреляции в автокорреляционной функции поворотов измеряется всего лишь единицами процентов, и в первом приближении такой слабой связью можно пренебречь (рис. 3, *A*). Однако на протяжении первой полусекунды сдвига во времени автокорреляционная функция значимо отличается от нуля и всегда отрицательна (рис. 1, *B*, 3, *B*). Это значит, что после сделанного поворота пчела тут же стремится повернуться в противоположную сторону (контрповорот). Это стремление убывает с постоянной времени около 0,5 с.

Выявить систематические правила, управляющие курсом движения, затруднительно при анализе угловой скорости как производной курса по времени. Поэтому мы проанализировали интегральную характеристику: средний вектор изменения курса для времени сдвига τ . Во всех регистрациях средний вектор вначале быстро убывал по экспоненте, в соответствии с уравнением (1), до статистически незначимых значений, но через 1,5—2,5 с вновь возрастал на некоторое время до небольших, но существенных значений около 0,2. На рис. 3, *B* для самой длинной из проанализированных траекторий показано, что через 2—3 с курс регулярно ориентирован в направлении, противоположном текущему значению. Пчела стремилась к периодическому изменению курса с амплитудой $\pm 90^\circ$ и периодом около 5—6 с. При корреляционном анализе эта периодичность в организации движения не обнаружена.

Обсуждение. Если не считать остановок и подлетов, поисковое перемещение пчелы происходит с нормально распределенной линейной

скоростью, которая не коррелирована с поворотами. Поэтому мы будем рассматривать угловую скорость как единственное средство управления поисковой траекторией. Поисковое движение содержит направленные и случайные элементы.

К направленным элементам мы относим:

1. Перемещение от входа в глубину арены. Где бы ни давали корм при предыдущих посещениях, в среднем он сосредоточен в центре арены, и эта особенность поля для поиска усваивается пчелами. Очевидно, движение в глубину арены управляется навигационно, по местным ориентирам (летковая щель, стенки и т. п.). Курс корректируется относительно избранного направления, причем эффективность коррекции со временем убывает.

2. Тенденцию к одностороннему повороту, которую неоднократно отмечали для разных насекомых (Францевич и соавт., 1971, Мазохин-Поршняков, Карцев, 1979, Putnam, 1962; Wilson, Hoy, 1968, Wehner, Srinivasan, 1981). В наших опытах пчелы не проявили этой тенденции.

3. Контрповорот, который мог быть вызван разными причинами: навигационной коррекцией курса, оптомоторной реакцией, проприоцептивными рефлексам (обзор: Barnwell, 1965). Контрповороты при перелетах с цветка на цветок отмечены у шмелей (Рукс, 1978). У пчел в наших опытах эта тенденция невелика.

4. Слабую тенденцию к периодическому изменению курса на противоположный.

В глубине арены случайный элемент в организации поиска выступает в чистой форме. Это — блуждание со случайной угловой скоростью, значение которой в данный момент времени не зависит от значения в предшествующие моменты. Уже за $1/9$ с, или за 8 мм пути, среднеквадратичное отклонение курса достигает 1 рад. По данным Гоффманна, у пустынной мокрицы во время поиска входа в гнездо такое отклонение накапливается за 75 мм (Hoffmann, 1983). Только потому, что угловая скорость ограничена, значения курса на протяжении около 0,5 с коррелируют друг с другом, т. е. разность курсов сохраняет значимый средний вектор. Кратковременная автокоррелированность направления движения не означает, как ошибочно считал Г. Гоффманн, что на выбор направления наложены какие-либо внутренние связи.

Как можно представить себе процесс выдачи случайных и совершенно некоррелированных поворотных команд в нервной системе? Не наблюдая полезных ориентиров, пчела ищет корм в состоянии предельного внимания к сигналам любых сенсорных модальностей. Малейшее неравновесие в возбуждении симметричных органов чувств, в том числе и порождаемое внутренним шумом нервной системы, немедленно заставляет ее менять направления.

Средством проверки наших представлений о механизмах управления поисковыми движениями служит моделирование траекторий по заданным правилам и параметрам с последующим статистическим анализом. Если внешний вид и статистические характеристики у реальных и модельных траекторий не сходны, значит, наши гипотезы о механизмах управления заведомо неверны.

В дискретной форме описания «поворот» δ за один шаг содержит систематическую δ_s и случайную составляющую δ_r :

$$\delta = \delta_s + \delta_r.$$

Шаг моделей принят равным 6 мм. Случайная составляющая

$$\delta_r = \sigma \xi.$$

Модельные траектории с таким же, как у пчел, значением параметра σ даже на опытный взгляд не отличаются от натуральных (рис. 4). Важно отметить, что прямые отрезки, петли и зигзаги возникают в них без всякой связи с предшествовавшим поведением.

Для модели коррекции угловой скорости, зависящей от угла рассогласования β между текущим и заданным курсом, мы приняли синусоидальную зависимость (обзор: Францевич, 1980, гл. IX):

$$\delta_s(t) = -k \sin \beta (t - dt). \quad (2)$$

Подставив в (1) значения δ_s и δ_r , мы построили затем модельные траектории с различными значениями k и нашли, что эффективность продвижения вдоль заданного направления почти точно равна значению k в области значений $0 < k < 0,5$; для $k=1$ эффективность повышается до 69%. Для $k=0,4$, значения, близкого к показанному пчелами в первые

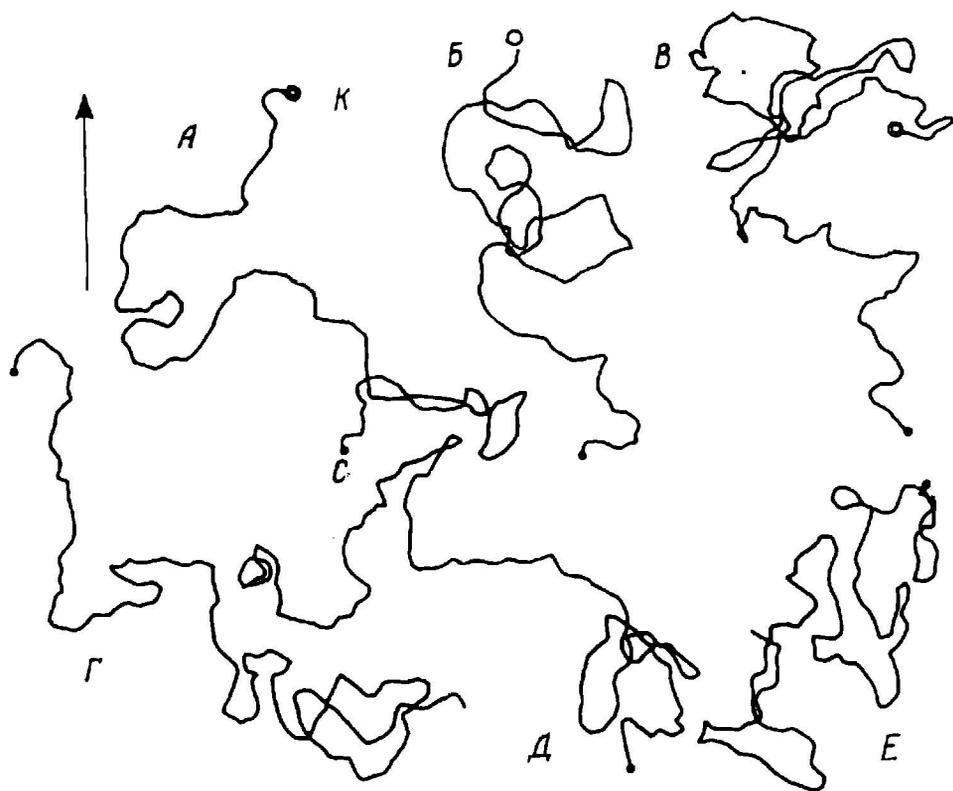


Рис. 4. Траектории пчел и их машинные модели:

A—B — реальные траектории; c — точка старта; k — капля сиропа; стрелка — направление в глубину arenas; длина стрелки — 10 см; Г—Д — модельные траектории случайного поиска с параметром $\pm 48^\circ$, шагом 6 мм. Ориентация произвольная.

секунды поиска, траектория движения модели напоминает траекторию, «сшитую» из начальных трехсекундных участков нескольких кинограмм (рис. 1, Г, Д). Наблюдалась небольшая отрицательная автокорреляция последовательных «поворотов» модели (рис. 1, В). Убывание тенденции к направленному движению моделировали, также успешно, линейным спадом коэффициента обратной связи k от начального значения 0,5 до нуля за 10 с. Моделирование оптомоторного или проприоцептивного рефлекса контрповорота выполнялось по формуле:

$$\delta_s(t) = -h\delta(t - dt) + 0,8\delta_s(t - dt).$$

Отрицательные значения автокорреляционной функции последовательных поворотов, близкие к натуральным по величине и скорости спада, достигалась здесь лишь при неоправданно высоком значении коэффициента h — не менее 0,2.

Тенденцию к периодическому изменению курса на противоположный мы пытались моделировать, меняя δ_s по гармоническому закону. Однако, введя в модель случайную составляющую, мы не смогли воспроизвести в ней периодического изменения сериального среднего вектора, сравнимого с натуральным.

Мазохин-Поршняков Г. А., Карцев В. М. Изучение последовательности облета насекомыми нескольких равноценных пищевых объектов // Зоол. журн. — 1979. — 58. № 9. — С. 1281—1289.

Мардиа К. Статистический анализ угловых наблюдений. — М.: Наука, 1978. — 240 с.

Францевич Л. И. Зрительный анализ пространства у насекомых. — Киев: Наук. думка, 1980. — 288 с.

Францевич Л. И., Мокрушов П. А., Супрунович А. В., Юшина Л. А. Роль оптомоторной реакции жуков-навозников *Geotrupes* (Coleoptera, Scarabaeidae) в естественных условиях // Вестн. зоологии. — 1971. — № 2. — С. 71—75.

Barnwell F. H. An angle sense in the orientation of a millipede // Biol. Bull. — 1965. — 128, N 1. — P. 33—50.

- Bond A. B. The foraging behaviour of lacewing larvae on vertical rods // Anim. Behav.—1983.—31, N 4.—P. 990—1004.
- Cartwright B. A., Collett T. S. Landmark learning in bees // J. Compar. Physiol.—1983.—A 151, N4.—P. 521—544.
- Heinrich B. Do bumblebees forage optimally, and does it matter? // Amer. Zool.—1983.—23, N 2.—P. 273—281.
- Hoffmann G. The random elements in the systematic search behavior of the desert isopod *Hemilepistus reaumuri* // Behav. Ecol. and Sociobiol.—1983.—13, N 2.—P. 81—92.
- Kennedy J. S. Zigzagging and casting as a programmed response to wind-borne odour: a review // Physiol. Entomol.—1983.—8, N 2.—P. 109—120.
- Matić T. Electrical inhibition in the retina of the butterfly *Papilio* // J. Compar. Physiol.—1983.—A 152, N 2.—P. 169—182.
- Putnam C. D. The non-random behaviour of *Aleochara bilineata* Gyll. (Coleoptera, Staphylinidae) in a Y-maze with neither reward nor punishment in either arm // Animal Behav.—1962.—10, N 1/2.—P. 118—125.
- Pyke G. Optimal foraging: movement patterns of bumblebee between inflorescences // Theor. Popul. Biol.—1978.—13, N 1.—P. 72—98.
- Schaller F., Bänisch R. Das Suchverhalten der aphidivoren Insektenlarven // Zool. Anz.—1963.—171, N 9/10.—P. 359—363.
- Waddington K. D., Heinrich B. The foraging movements of bumblebees on vertical “inflorescences”: an experimental analysis // J. Compar. Physiol.—1979.—134, N 2.—P. 113—118.
- Wehner R., Srinivasan M. V. Searching behaviour of desert ants, genus *Cataglyphis* (Formicidae, Hymenoptera) // Ibid.—1981.—A142, N 3.—P. 315—338.
- Wilson D. M., Hoy R. R. Optomotor reaction, locomotory bias and reactive inhibition in the milkweed bug *Oncopeltus* and the beetle *Zophobas* // Z. vergl. Physiol.—1968.—58, N 1.—S. 136—152.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР

Получено 29.03.85

УДК 595.787 (477.7)

Г. Н. Никитенко

КРЕСТОВНИКОВАЯ КРАСНУШКА В УСЛОВИЯХ НИЖНЕГО ПРИДНЕПРОВЬЯ

Крестовниковая краснушка (*Hypocrita jacobaeae* L.) — один из немногих видов медведиц, для гусениц которой свойственна узкая олигофагия; личинки питаются исключительно растениями рода *Senecio*. С начала 30-х годов краснушкой как потребителем злостного сорняка европейского происхождения — крестовника Якоба (*S. jacobaeae* L.) заинтересовались в Северной Америке, Австралии и Новой Зеландии. Высокая токсичность крестовника и способность к быстрой регенерации делают его серьезным сорняком пастбищ. Для борьбы с крестовником неоднократно предпринимались попытки интродукции краснушки из различных районов Центральной Европы и проводилась работа по изучению особенностей ее экологии в ряде европейских стран и местах интродукции (Meijden, 1971; Schmidl, 1972; Harris et al., 1975; Myers, Campbell, 1976; Dempster, 1982; Сох, Мсевол, 1983). В отечественной литературе нет сведений по экологии данного вида, он лишь приводится в списках чешуекрылых отдельных регионов СССР.

Работа по изучению экологических особенностей крестовниковой краснушки проводилась в Черноморском заповеднике и на прилежащих территориях (Херсонская и Николаевская обл.) в 1974, 1977, 1978, 1983, 1984 гг. Проводили полевые наблюдения фенологии, хорологической структуры, биоценологических связей нижнеднепровской популяции *H. jacobaeae*, в полевых и лабораторных условиях изучали плодовитость, динамику откладки яиц, выживаемость, потребление корма, динамику роста данного вида.

Крестовниковая краснушка в условиях Нижнего Приднепровья появляется в начале мая (рисунок). Лёт продолжается до начала июля. Бабочки обоих полов имеют дневную активность с утренним и вечерним пиками, редко летят на свет (2 ♂ за весь период работы). Начало яйцекладки отмечено в I декаде мая, последние кладки встречаются до