

СТАТИЧЕСКОЕ ЭЛЕКТРИЧЕСТВО В ПРОСТРАНСТВЕННОЙ ОРИЕНТАЦИИ И СИГНАЛИЗАЦИИ МЕДОНОСНОЙ ПЧЕЛЫ

© 2018 г. Е.К. Еськов

*Российский государственный аграрный заочный университет,
143900, Балашиха Московской области, ул. Ю. Фучика, 1*

E-mail: ekeskov@yandex.ru

Поступила в редакцию 13.03.18 г.

Статическое электричество, возникающего при трении частей тела пчел-сигнальщиц об опорный субстрат, используется в системе коммуникаций пчел. Колебания заряженного тела пчелы-сигнальщицы с частотой около 14 Гц обеспечивают ее опознание среди множества пчел в слабоосвещенном пчелином гнезде. Восприятие колебаний заряженного брюшка сигнальщицы основано на притяжении антенн мобилизуемых пчел. Генерация крыльями пчелы-сигнальщицы электрических колебаний усиливает вибрации триходных сенсилл, выполняющих функцию фоторецепторов. Этим достигается повышение надежности связи между пчелой-сигнальщицей и мобилизуемой ею пчелами.

Ключевые слова: медоносная пчела, статическое электричество, пространственная ориентация, сигнализация.

Сложная система коммуникаций медоносной пчелы остается предметом разносторонних исследований и дискуссий с того времени, как немецкий священник Э. Спинцер в конце XVIII века впервые высказал предположение о том, что специфические стереотипные движения (танцы) пчел имеют сигнальное значение для пчел-фуражиров [1]. К середине XIX века было установлено наличие связи между траекториями движения танцовщиц и координатами найденного ими корма [2–8]. Позже была обнаружена генерация пчелами-танцовщицами пульсирующих звуков [9–14], а затем доказано, что в их длительности кодируется информация о расстоянии до указываемой цели полета [13,14].

Несмотря на наличие доказательств сигнальной роли пчелиного танца, оставались невыясненными механизмы взаимодействия танцовщицы с мобилизуемыми ими пчелами. В слабо освещенном, перенаселенном пчелином гнезде исключается возможность визуального опознания танцовщицы среди множества других пчел, а восприятие звукового сигнала, генерируемого танцовщицей, возможно лишь в непосредственной близости от нее [13].

Механизмы локализации танцовщиц и поддержание ими контакта с мобилизуемыми пчелами были установлены при изучении статического электричества, которое произвольно или непроизвольно возникает на теле насекомых [15–17]. Но вслед за этим появились сомнительные высказывания о роли трибоэлек-

тричества в жизни пчел. В частности, утверждалось, что пчелы ориентируются на кормовом участке по статическому заряду цветков медоносных растений [18,19], хотя известно, что для обнаружения источников корма на месте, указываемом танцовщицами, мобилизованные ими пчелы ориентируются по запаху [5,20–22].

В настоящей работе предпринято обобщение и систематизация результатов исследований, посвященных механизмам генерации и использования статического электричества в пространственной ориентации и коммуникациях медоносной пчелы.

ГЕНЕРАЦИЯ ЭЛЕКТРИЧЕСКОГО ПОЛЯ НАЭЛЕКТРИЗОВАННОЙ ПЧЕЛОЙ

Возникновение электростатического заряда на теле пчел связано с электризацией покровов тела. Величина заряда тела пчелы варьирует в широких пределах в зависимости от ее активности и погодных условий. Минимальная величина заряда пассивной пчелы (измерения проводили электрометром с входным сопротивлением около 10^{14} Ом) составляет 0,1 пКл, а максимальная у активных пчел достигает 90 пКл [16,22].

Полярность заряда (ее определяли по напряжению на накопительном конденсаторе емкостью 10000 пф) может различаться у пчел, находящихся в одинаковых условиях [16]. Пчелы с низкой локомоторной активностью, ло-

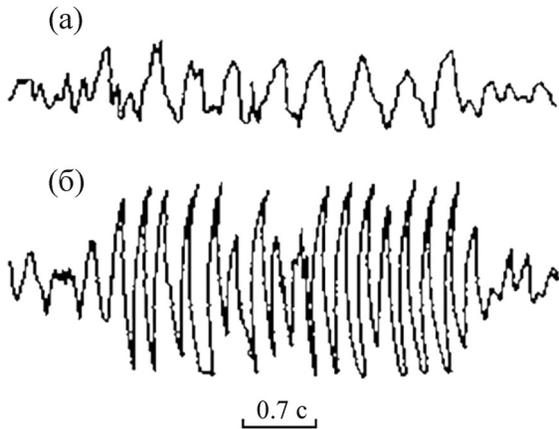


Рис. 1. Структура колебания напряженности электростатического поля у пчелы-танцовщицы: (а) – зонд в латеральной части брюшка, (б) – зонд над брюшком.

кализуясь на поверхности сот при $75 \pm 5\%$ -й влажности воздуха, могут нести на себе положительные или отрицательные заряды от $+2,9 \pm 0,5$ до $-1,8 \pm 0,5$ пКл. Пчелы-танцовщицы, отличающиеся очень высокой локомоторной активностью, несут на теле положительный заряд, составляющий в среднем $45,2 \pm 4,3$ пКл.

При одинаковом уровне двигательной активности величина заряда пчел зависит от свойств опорного субстрата и относительной влажности воздуха. Разряженные пчелы (разряжались, при перемещении по заземленной металлической поверхности) приобретали положительный заряд, величина которого зависела от свойств опорного субстрата и влажности воздуха. При 70%-й влажности воздуха пчелы, проходившие 5 см по луженой жести, шелковой ткани, бумаге, стеклу шерстяной ткани или воску, приобретали положительный заряд величиной $1,6 \pm 0,1$, $2,9 \pm 0,4$, $7,8 \pm 0,8$, $5,6 \pm 0,9$, $11,7 \pm 1,3$ и $11,4 \pm 1,8$ пКл соответственно. При повышении относительной влажности воздуха до 90% величина заряда уменьшалась более чем в десять раз. Например, при перемещении по воску величина заряда составляла всего $0,6 \pm 0,2$ пКл.

Не обнаружено влияния продолжительности полета на величину или полярность заряда. Исследование выполнено при солнечной погоде (температура составляла 23°C , относительная влажность 64%) на пчелах, посещавших кормушки с раствором сахара на расстоянии 5 или 200 м от улья. У первых после совершения 10 полетов заряд тела составлял $0,98 \pm 0,13$ пКл, у вторых – $0,96 \pm 0,13$ пКл [22]. Это противоречит представлению о том, что пчелы

заряжаются во время полета [19]. Но это возможно при полетах в сухом, запыленном атмосферном воздухе.

Перемещение заряженной пчелы или частей ее тела (крыльев, брюшка) порождает в окружающем пространстве колебания напряженности электростатического поля. Форма электрических колебаний, регистрируемых зондом, находящимся на расстоянии нескольких миллиметров от пчелы, зависит от его положения по отношению к движущемуся насекомому или частям его тела. Синусоидальные колебания, соответствующие частоте взмахов заряженного брюшка пчелы-танцовщицы, регистрируются при латеральном размещении зонда. При размещении зонда над продольной осью брюшка частота регистрируемых изменений напряженности электростатического поля удваивается (рис. 1).

Вблизи заряженной пчелы, машущей крыльями, регистрируются электрические колебания, частота которых соответствует частоте взмахов крыльев. На расстоянии 1 см от пчелы, машущей крыльями, напряженность электрического поля составляет в среднем $0,52 \pm 0,09$ В/см, а над пчелой-танцовщицей, совершающей небольшие колебания крыльями в латеральной плоскости – всего $0,19 \pm 0,05$ В/см (рис. 2).

ВОСПРИЯТИЕ НИЗКОЧАСТОТНОГО ЭЛЕКТРИЧЕСКОГО ПОЛЯ

Механизмы восприятия колебаний напряженности электростатического поля основаны на притяжении или отталкивании под действием кулоновских сил первичных преобразователей механорецепторов, реагирующих на смещение. Под действием низкочастотных электрических полей у пчел вибрируют антенны и быстроадаптирующиеся трихонидные сенсиллы, расположенные между фасеточными глазами и затылочным швом. Волоски этих механорецепторов вибрируют также под действием звуковых колебаний и выполняют функцию фонорецепторов [14,23,24].

Быстроадаптирующиеся трихонидные сенсиллы. Вибрации волоска трихонидной сенсиллы в электрическом поле зависят от его формы, амплитуды, частоты и продолжительности действия. Немаловажное значение имеет локализация волоска на голове, а также его ориентация по отношению к плоскости электродов. В зависимости от вектора и напряженности электрического поля траектория колебаний кончика волоска изменяется от прямолинейной до эллипсоидальной. При эллипсоидальной траектории максимальная амплитуда отклонений волосков

достигается в плоскости их изгибов. В этом направлении угол отклонений волосков в два-три раза превосходит отклонения в плоскости, перпендикулярной изгибу. Поскольку направления изгибов не имеют строгой упорядоченности, смежные волоски могут колебаться в разных направлениях.

Амплитуда колебания волоска имеет квадратичную зависимость от напряженности низкочастотного электрического поля. При напряженности 50 В/см волосок отклоняется на $0,2 \pm 0,08^\circ$, при 200 В/см – на $0,8 \pm 0,11^\circ$ и при 500 В/см – на $4,9 \pm 0,28^\circ$.

Изменение частоты поля от 1 до 3000 Гц при одинаковой напряженности слабо влияет на амплитуду колебаний волоска. Она уменьшается всего в 1,2–1,5 раза в ответ на повышение частоты от 10–80 до 500 Гц. У некоторых волосков наблюдается слабый резонансный максимум на частотах 10–80 Гц.

На амплитуду колебаний волоска влияет величина угла между вектором напряженности поля и продольной осью волоска, а также расстоянием до электрода. В электрическом поле частотой 20 Гц при напряженности 500 В/см амплитуда отклонений волоска достигает максимума под углом 45° . При приближении угла между волоском и вектором поля к 0° амплитуда колебаний волоска уменьшается в среднем на 40%, а при увеличении этого угла до 90° колебания волоска полностью затухают.

Амплитуда колебаний волоска зависит от расстояния до электродов. В электрическом поле частотой 20 Гц при напряженности 550 В/см под влиянием уменьшения расстояния между электродом и вершиной волоска от 1,30 до 0,13 мм амплитуда его колебаний увеличивается в 4,3 раза [25].

В неизменном по напряженности и частоте электрическом поле, а также не меняющейся локализации в нем головы пчелы структура вибраций волосков со временем изменяется. При температуре $20 \pm 2^\circ\text{C}$ и относительной влажности около 50% в электрическом поле частотой 100 Гц в течение 10–15 мин амплитуда колебаний волоска возрастает более чем в два раза. Этому сопутствует двухкратное уменьшение частоты колебаний волоска.

Ионизация воздуха в зоне локализации волосков несущественно влияет на амплитуду их колебаний. В частности, за 10 мин ионизация воздуха униполярным ионизатором, обеспечивающим около 10^6 отрицательных ионов на см^3 , амплитуда колебаний волоска возросла всего на 2–6%. Из этого следует, что колеблю-

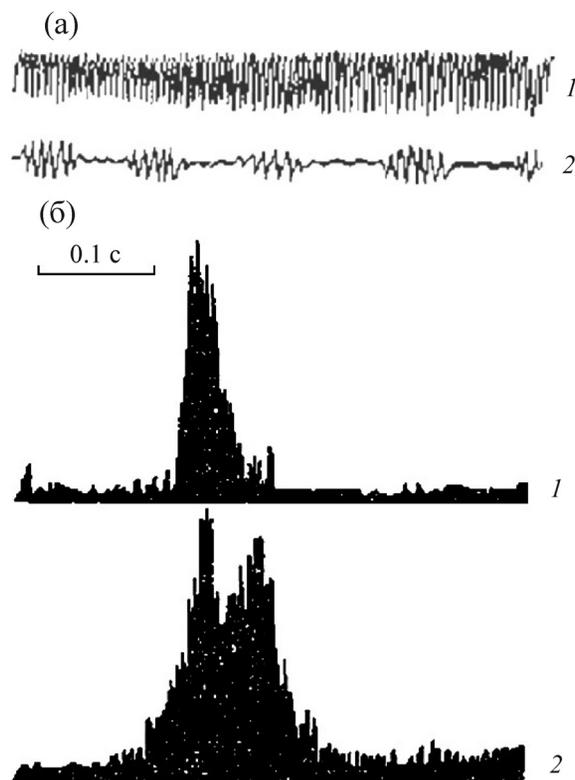


Рис. 2. Временная структура (а) и частотно-амплитудные спектры (б) электрических колебаний, генерируемых пчелами, машущими крыльями (1), или совершающими ими небольшие движения в латеральной плоскости (2).

щийся волосок незначительно электризуется трением о воздух.

В однородном электрическом поле отклонение волоска на 1° достигается при напряженности 200–250 В/см. С ростом неоднородности электрического поля, связанной, например, с приближением головы пчелы к одному из электродов, амплитуда колебаний волосков возрастает. Подобно этому сближение голов пчел при неизменной частоте и напряженности поля отражается на увеличении амплитуды колебаний волосков. При сближении голов двух пчел отклонение волосков на 1° происходит в электрическом поле частотой 100 Гц при напряженности 85 ± 15 В/см.

На низкочастотные вибрации трихонидная сенсилла реагирует генерацией колебаний, повторяющих временную структуру вибраций волоска. Амплитуда, частота и длительность сигнала, стимулирующего вибрации волоска, кодируется нейроном трихонидной сенсиллы в количестве уряжающихся потенциалов действия (рис. 3). Пороговая чувствительность рецептора к низкочастотным колебаниям волоска находится на уровне 1° . Однократные отклонения

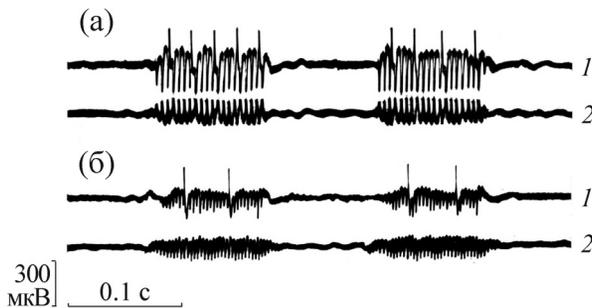


Рис. 3. (а, б) – Электроответы (спектры 1) быстроадаптирующей трихоидной сенсиллы на звуковые импульсы (спектры 2), отличающиеся по амплитуде и частоте.

волоска под влиянием тактичного воздействия или статического заряда стимулируют генерацию разряда нервных импульсов. Частота их следования зависит от скорости отклонения волоска (рис. 4).

Антенны. Подобно механическому электрометру, антенны пчел притягиваются к электростатически заряженному телу. При приближении к нему головы мертвой или анестезированной пчелы угол между антеннами уменьшается (они сближаются). Живые пчелы отводят антенны от наэлектризованных тел тем сильнее, чем ближе заряженное тело и/или выше его заряд. В отличие от этого приближаемое к голове незаряженное тело пчелы ощупывают (прикасаются) антеннами.

Антенны колеблются в низкочастотном электрическом поле. Максимальные по амплитуде колебания антенн незаряженной пчелы стимулирует электрическое поле частотой около 50 Гц. При наличии заряда на теле пчелы, независимо от его знака, частота электрического поля, необходимая для максимального отклонения антенн, возрастает вдвое. Это аналогично частотной зависимости колебаний незаряженного или заряженного проводника в электрическом поле.

Амплитуда колебаний антенн зависит от напряженности электрического поля. На резонансной частоте (около 50 Гц) при напряженности 700 В/см антенна незаряженной пчелы отклоняется в среднем на $3,0 \pm 0,3^\circ$, при 950 В/см – на $6,0 \pm 0,5^\circ$, при 1200 В/см – на $12,0 \pm 0,9^\circ$ и при 1350 В/см – на $18,0 \pm 1,6^\circ$. При неизменной частоте и напряженности электрического поля наличие заряда на теле пчелы влияет на увеличение угла отклонения антенн. В электрическом поле напряженностью 950 В/см антенны отклоняются примерно на $3,0 \pm 0,2^\circ$, $10,0 \pm 1,1^\circ$, $15,0 \pm 1,6^\circ$ и $18,0 \pm 1,7^\circ$ соответ-



Рис. 4. Разряды нейрона быстроадаптирующей сенсиллы на однократные отклонения волоска: 1 – отклонение волоска от положения равновесия; 2 – возвращение в исходное положение.

венно увеличению заряда пчелы до 150, 400, 600 и 800 пКл.

Колебания антенн пчел под действием изменений напряженности электростатического поля используются для локализации пчелы-танцовщицы мобилизуемыми ею фуражирами. С наличием статического заряда на теле пчелы-танцовщицы, машущей брюшком, связана генерация вокруг нее переменного электрического поля. Его напряженность в пространстве, окружающем танцовщицу, изменяется с частотой взмахов брюшка, которая независимо от указываемой цели (корм, вода, новое место поселения) составляет около 14 Гц. Постоянство часты колебаний брюшка танцовщицы выделяет ее среди множества других активных пчел.

Форма электрических колебаний, регистрируемых зондом на расстоянии 3–5 мм от брюшка танцовщицы, зависит от его локализации по отношению к брюшку танцующей пчелы. При латеральном размещении зонда каждому периоду взмахов брюшка сопутствует однократное изменение напряженности электрического поля. У дистальной части брюшка и над ним частота электрических колебаний удваивается.

Антенны пчел, мобилизуемых пчелой-танцовщицей, колеблются под действием периодических изменений напряженности электростатического поля, генерируемого заряженным брюшком танцовщицы. Вектор и частота отклонений антенн пчел, окружающих танцовщицу, не имеет строгой упорядоченности и зависит от места, занимаемого среди мобилизуемых особей (рис. 5). У пчел, следующих за танцовщицей, за один период колебания брюшка антенны дважды отклоняются от некоторого равновесного состояния. Локализация пчелы у латеральной плоскости машущего брюшка танцовщицы порождает однократное отклонение антенн. При этом углы отклонения антенн могут существенно различаться в зависимости от взаимоположения продольных осей тел танцовщицы и мобилизуемой ею пчелы. С увеличением угла между продольными осями их тел возрастает несинхронность отклонений антенн по величине углов.

ОТНОШЕНИЕ ПЧЕЛ К ПОСТОЯННЫМ ЭЛЕКТРИЧЕСКИМ ПОЛЯМ

Известно, что пчелиные семьи и консолидированные скопления пчел реагируют на различные физические стимулы изменением активности термогенеза и генерации звуков [26]. Средствами контроля активности термогенеза и акустических процессов в пчелиных семьях не обнаружено реагирования пчел на постоянные электрические поля. Пчелиные семьи и группы пчел подвергали воздействию постоянного электрического поля, напряженность которого достигала 15 кВ/м [26,27].

Пчелы, наполняющие медовые зобики на кормушках с углеводным кормом или собирающие нектар на цветках медоносных растений, индифферентно относятся к включению или выключению постоянного электрического поля. Его напряженность между электродами, в качестве которых использовали металлические пластинки, составляла 10–15 кВ/м.

При выраженном индифферентном отношении к постоянному электрическому полю высокой напряженности пчелы специфически реагируют на прикосновение к проводнику, подсоединенному к источнику постоянного тока. Обнаружено резкое торможение локомоций пчелы при прикосновении к металлическому электроду в форме пластинки, подключенной к одной из клемм источника постоянного тока напряжением 300 В или заряженного конденсатора. Металлическая пластинка шириной 1,5–2,5 см, расположенная у летка, замедляла скорость передвижения по ней пчел в пять–семь раз. После преодоления пути по пластине локомоторная активность пчел восстанавливалась. Эта же пластинка после отключения от источника постоянного тока не влияла на поведение пчел [22].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Медоносная пчела освоила все обитаемые континенты, что связано с приобретением широкого комплекса адаптаций к разнообразным условиям среды и развитием надежной системы пространственной ориентации и связи. С приспособлением к жизни в укрытиях, которые защищают от неблагоприятных погодных условий, но исключают возможность использования в них визуальной ориентации, у пчел получили развитие тактильная, акустическая и электростатическая системы коммуникаций.

Естественный отбор на экономию энергетического ресурса благоприятствовал этологической дифференциации рабочих пчел на тех

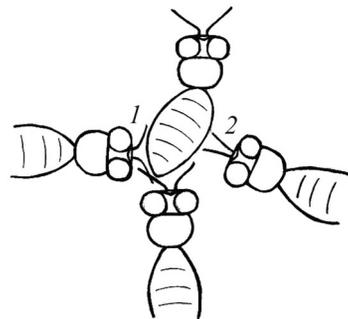


Рис. 5. Ориентация антенн пчел в фазах приближения (1) и удаления (2) брюшка пчелы-танцовщицы.

из них, которые занимаются поиском источников корма и воды, или обеспечивающих снабжение семьи этими ресурсами. Для оповещения о координатах обнаруженной цели полета пчелы используют акустические и электростатические сигналы, передаваемые в процессе танцев. Танцующая пчела, электризуясь трением об опорный субстрат, машет брюшком. Это позволяет мобилизуемым пчелам обнаруживать танцовщицу и поддерживать с нею дистанцию, необходимую для акустического взаимодействия и получения информации о запахе и качестве углеводного корма.

Локализация наэлектризованной танцовщицы мобилизуемыми ею пчелами достигается притяжением антенн и трихоидными сенсиллами, выполняющих функцию фонорецепторов. Они реагируют генерацией нервных импульсов на отклонение волосков при приближении и удалении заряженного брюшка. Наряду с этим трихоидные сенсиллы синхронно вибрируют на частоте около 250 Гц, отвечая уряжающимися потенциалами действия на вибрации волосков, которые возникают под действием пульсирующих звуков и электрических колебаний, генерируемых статически заряженными крыльями. Синхронным воздействием на трихоидные сенсиллы акустических и электрических колебаний обеспечивается повышение надежности передачи пчелой-танцовщицей информации об удаленности цели полета.

Движение танцовщицы по прямолинейной траектории в той фазе танца, когда она машет брюшком, требует мобилизуемым пчелам для определения направления к цели полета. Используя Джонстоновы органы антенн и специфические трихоидные сенсиллы, расположенные в местах сочленения головы с грудью и груди с брюшком, выполняющие гравитационную функцию [29], мобилизуемые пчелы определяют угол отклонения собственного тела относитель-

но вектора гравитации, а по нему – направление движения пчелы-танцовщицы.

Высокая вариабельность колебаний антенн по амплитуде и частоте исключает их использование для контроля мобилизуемыми пчелами расстояния до цели полета. Чувствительность Джонстоновых органов недостаточна для реагирования на слабые звуковые и сопутствующие им электрические колебания, генерируемые танцовщицами. Роль антенн ограничивается локализацией заряженной сигнальщицы и поддержанием с нею дистанции, необходимой мобилизуемым пчелам для восприятия информации от координатах цели полета.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. М. Г. Гайдак, в кн. *Пчела и улей* (Колос, М., 1969), сс. 80–148.
2. К. Frisch, *Experientia* **2**, 397 (1946).
3. К. Frisch, *Experientia* **5**, 142 (1949).
4. К. Frisch, *The «language» and orientation of the bees* (Proc. Amer. Philosoph. Soc., 1956).
5. К. Frisch, *Tranzsprache und Oriehitirung der Bienen* (Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New-York, 1965).
6. Н. Esch, *Zeit. Vergl. Physiol.* **43**, 207 (1956).
7. W. Witterkindt, *Bienen Zuht.* **19**, 14 (1956).
8. М. Lindauer, *Amer. Natur.* **105**, 89 (1971).
9. Н. Esch and J. A. Bastian, *Zeit. Vergl. Physiol.* **68**, 175 (1970).
10. А. М. Wenner, *Amer. Behav.* **10**, 79 (1962).
11. Н. Г. Лопатина, *Сигнальная деятельность в семье медоносной пчелы* (Наука, Л., 1971).
12. Е. К. Еськов, *Журн. общ. биологии* **14**, 317 (1969).
13. Е. К. Еськов, *Пробл. передачи информации* **34**, 83 (1972).
14. Е. К. Еськов, *Акустическая сигнализация общественных насекомых* (Наука, М., 1979).
15. Е. К. Еськов, *Биофизика* **58**, 1051 (2013).
16. Е. К. Еськов и А. М. Сапожников, *Биофизика* **20**, 1097 (1976).
17. Е. К. Еськов и Г. А. Миронов, *Биофизика* **35**, 675 (1990).
18. Ю. К. Барбарович, в кн. *Из кельи восковой* (Лениздат, Л., 1985), сс. 202–223.
19. D. Clarke, H. Whitney, G. Sutton, and D. Robert, *Science* **340**, 66 (2013).
20. К. Фриш, *Из жизни пчел* (Мир, М., 1966).
21. М. Lindauer, *Communication among social bees* (Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass., 1971).
22. Е. К. Еськов, *Этология медоносной пчелы* (Колос, М., 1992).
23. Е. К. Еськов, *Биофизика* **22**, 646 (1975).
24. Е. К. Еськов, *Зоол. журн.* **37**, 1264 (1975).
25. Е. К. Еськов и Г. А. Миронов, *Докл. АН СССР* **309**, 233 (1989).
26. Е. К. Еськов, *Эволюция, экология и этология медоносной пчелы* (Москва: Инфра-М. 2016).
27. Е. К. Еськов и Г. А. Миронов, *Экология* **34**, 81 (1990).
28. N. E. McIndoo, *J. Comp. Neurol.* **34**, 173 (1922).
29. U. Thurm, *Zeit. Vergl. Physiol.* **46**, 351 (1963).

Static Electricity in Spatial Orientation and Signaling of the Honey Bee

E.K. Eskov

Russian State Agricultural Correspondence University, ul. Yu. Fuchika 1, Balashikha, Moscow Region, 143900 Russia

A static electric charge gained through friction between the body parts of the foraging bees and a surface on which they rub plays a role in social communication of bees. Vibrations of the forager's charged body with a frequency of about 14 Hz indicate a location of the forager bee in a rich variety of bees within the poorly lighted nest. The perception of vibrations of the forager charged ventral body surface occurs due to the antennal sense organs of the hivemates. An electric charge produced by the foraging bee when moving its wings causes vibrations of the trichoid sensilla, acting as mechanoreceptors. This is a scheme of a reliable communication between the foraging bees and the hivemates.

Keywords: honey bee, static electricity, spatial orientation, signaling