

GRZEGORZ BORSUK

*Katedra Biologicznych Podstaw Produkcji Zwierzęcej
Uniwersytet Przyrodniczy w Lublinie
Akademicka 13, 20-950 Lublin
E-mail: grzegorz.borsuk@up.lublin.pl*

PRZEGLĄD WYBRANYCH ZAGADNIEŃ Z BADAŃ ETOLOGICZNYCH W PSZCZELARSTWIE

WSTĘP

Zachowanie jest wynikiem interakcji pomiędzy czynnikami genetycznymi a środowiskiem (BRANDENBURGO i GONCALVES 1990). Zarówno aktywność zwierzęcia, jak i jej brak, są przejawem zachowania się (MANNING 1976). „Progowy model zachowania się owadów społecznych” zakłada, że pojedyncze owady odpowiadają na różne bodźce, a charakter reakcji behawioralnej zależy zarówno od siły bodźca, jak i od progu odpowiedzi owada (PAGE 1997). Nauką zajmującą się praktycznymi aspektami zachowania się zwierząt jest etologia stosowana. Ujmuje ona kompleksową analizę zachowania zwierząt w odniesieniu do ich cech jakościowych i ilościowych (BUDZYŃSKI 2003). Mimo dużego postępu badań w zakresie etologii pszczół niektórzy autorzy twierdzą, że nasza obecna wiedza stanowi ok. 1% tego, co moglibyśmy na ten temat wiedzieć (GARY 1999). Z drugiej strony, badania etologiczne mają szczególne znaczenie w hodowli pszczół, a także w zrozumieniu mechanizmów ich ewolucji. Jest tak dlatego, gdyż u owadów społecznych, inaczej niż u innych zwierząt gospodarskich, uzyskanie wysokiej wydajności oraz postępu

w hodowli zależy raczej od poznania i wykorzystania zbiorowych zachowań wszystkich członków rodziny, a nie od doskonalenia wydajności pojedynczych osobników (PALEOLOG 1996). W przypadku większości cech gospodarczych pszczoły, są pracującymi grupowo zbieraczkami, które nie wytwarzają, a jedynie pozyskują z roślin półprodukty i przetwarzają je. Wewnątrz każdej rodziny pszczoły istnieje zmienność pomiędzy pszczołami robotnicami, wynikająca z poliandrii – kopulacji matki z kilkunastoma lub nawet kilkudziesięcioma trutniami (TRJASKO 1951, ALBER i współaut. 1955, WOYKE 1955, TABER 1958, NEUMANN i MORITZ 2000). Nie podlega ona jednak bezpośrednio sztucznej/naturalnej selekcji i sądzi się (choć nie jest to do końca udokumentowane), że jej znaczenie w ewolucji polega właśnie na stworzeniu plastycznego systemu podziału pracy (tzw. polietyzmu) i zdolności do podejmowania bardziej różnorodnych zadań w rodzinach, w których robotnice są lepiej wyspecjalizowane w kierunku przejawiania określonych, różnorodnych zachowań (CALDERONE i PAGE 1991, FEWELL i PAGE 1993, FEWELL i WINSTON 1996).

ZACHOWANIA OBRONNE

Łagodność pszczół jest cechą wpływającą na ekonomikę pracy w pasiece, ponieważ w łagodnych rodzinach wszelkie zabiegi można wykonywać samodzielnie, natomiast do pracy z agresywnymi rodzinami potrzeb-

na jest dodatkowa osoba. Dlatego hodowcy dążą do uzyskania łagodnych, ale wydajnych pszczół, co jednak nie zawsze idzie w parze (WINSTON 1995). Taki cel wytyczyli sobie hodowcy na terenach, gdzie pasieki są utrzymy-

wane w pobliżu skupisk ludzkich, ponieważ agresywne pszczoły niosą zagrożenie dla ludzi i zwierząt. Zwiększające się areale upraw w monokulturach i rozwój aglomeracji podmiejskich zachęcają pszczelarzy do wkraczania z pszczołami na teren miast, gdzie obszary zieleni są atrakcyjnym źródłem pożytków (pokarmu) i dostarczają sporych ilości miodu towarowego. W dużych miastach pasieki utrzymywane są na dachach budynków, a pszczoły są traktowane jako zwierzęta domowe, które spotyka się nawet na balkonach (Polaczek B.- Freie Universität Berlin – informacja ustna). Pszczoły utrzymuje się też w ogrodach działkowych. Z drugiej strony, z powodu urbanizacji i rozwoju agroturystyki mamy do czynienia z sezonowym napływem ludności na obszary wiejskie. Dlatego, tak jak w przypadku innych zwierząt obcujących z człowiekiem, niska agresywność staje się jedną z pożądanych cech. Z powodu ekspansji pszczół afrykanizowanych (ang. „killer bees”) na obu kontynentach amerykańskich mechanizmy reakcji obronnych rodzin pszczelich były intensywnie studiowane, a cecha ta doczekała się okazałej bibliografii (GONCALVES 1974a, b; STROTT 1974, 1975; COLLINS i współaut. 1980, 1982, 1988; PAXTON i współaut. 1994; VOCKENHUBER 1999). Do pszczół afrykańskich zalicza się 8 podgatunków (RUTTNER 1992), wśród których jeden (*Apis mellifera scutellata*) przejawia silnie rozwinięty instynkt obrony gniazda. Pszczoła ta w latach pięćdziesiątych została sprowadzona do Brazylii w celu zwiększenia wydajności miejscowych pszczół (GONCALVES 1974a). Zaczęła się tam jednak krzyżować z miejscowymi pszczołami i dała początek groźnym (agresywnym) pszczołom afrykanizowanym (GONCALVES 1974b). W pracy hodowlanej łagodność ocenianych rodzin pszczelich wyrażana jest przy pomocy skali punktowej. Ocena ta jest wysoce subiektywna i zależy od pogody, osoby oceniającej (PRABUCKI 1998, WILDE 2008), jak również od ilości dymu używanego do odstraszenia pszczół. W badaniach naukowych należy jednak dążyć, aby czynniki wpływające na zachowania zwierząt przedstawić jako cechę o rozkładzie normalnym, mierzoną przy pomocy obiektywnych testów. FREE (1961) umieszczał przed ułem skórzane ciemne kule (piłki), które były celem ataku pszczół, najczęściej drażnionych za pomocą uderzenia w ul. Następnie określał liczbę żądeł wbitych w kule. Obecnie jest to jedna z najczęściej stosowanych procedur oceny zachowań obronnych

rodzin pszczelich, określana też mianem „ball test”. STROTT (1974, 1975), COLLINS i współaut. (1982), RINDERER i COLLINS (1986) oraz PECHHACKER (1998) rozszerzyli test żądłowy, dodając do niego następujące pomiary: czas od zadziałania bodźca do wbicia pierwszego żądła, czas od zadziałania bodźca do pobudzenia dużej liczby pszczół (masowego ataku), liczbę użądleń w rękawicę eksperymentatora, odległość, na jaką pszczoły gonią badacza po zakończeniu testu i liczbę pszczół w powietrzu (wokół celu) pomiędzy 60 a 90 sekundą od rozpoczęcia ataku.

TINBERGEN (1956) uważa, że każde w pełni wyrażone zachowanie instynktowe składa się z szeregu hierarchicznie i łańcuchowo powiązanych, następujących jeden po drugim etapów przygotowawczych zwanych zachowaniami apetycyjnymi, które razem stanowią fazę apetycyjną zachowania instynktowego. Zachowanie to składa się jeszcze z końcowego ogniwa, nazywanego działaniem spełniającym lub konsumacyjnym (SADOWSKI i CHMURZYŃSKI 1989). Taką właśnie strukturę zachowania instynktowego można obserwować podczas reakcji na bodziec drażniący w rodzinie pszczelej. Składa się na nią kilka następujących po sobie faz: alarm, aktywacja, wabienie i kulminacja ataku (COLLINS i współaut. 1980, COLLINS i RINDERER 1995), a ogniwem spełniającym jest ucieczka. COLLINS i współaut. (1980) porównali strukturę zachowania obronnego pszczół do modelu działania naczyń połączonych, ustawionych kaskadowo, które działają aż do momentu, gdy zabraknie cieczy. Pszczoły bowiem żądla aż do momentu, gdy zabraknie obiektu żądlenia.

Strażniczki, które inicjują reakcję obronną rodziny, ze względu na wykonywane przez nie funkcje można podzielić na czuwające przy wylocie oraz latające i żądłujące (BREED i współaut. 1990). Pierwsze badają czułkami powracające zbieraczki, a drugie latają wokół wylotu, obserwują, atakują i żądla (GUZMAN-NOVA i PAGE 1994). Ekspresja zachowania obronnego jest w znacznym stopniu związana z poziomem wydzielanych przez nie feromonów alarmowych, czyli związków chemicznych stanowiących sygnał zagrożenia (COLLINS i współaut. 1980). Na skuteczność alarmowania feromonami wpływa z kolei genotyp robotnic, które mają nie tylko dziedzinie zdeterminowany poziom wydzielania feromonu, ale także niższy lub wyższy próg wrażliwości na bodźce alarmujące. Zważywszy, że próg reakcji na te bodźce zależy

również od czynników zewnętrznych oraz od stanu fizjologicznego robotnic, reakcje obronne rodziny pszczołej należy potraktować jako cechę złożoną, wynikającą z interakcji genotypu i środowiska (RINDERER i COLLINS 1986, PAXTON i współaut. 1994).

STROTT (1974, 1975) stwierdził, że czas od zadziałania bodźca do rozpoczęcia ataku zależy od czterech par genów. Natomiast liczba żadeł pozostawionych w pilce jest uwarunkowana dwiema parami genów, każdy z allelem łagodności i agresywności. Jeżeli w genotypie znajdują się dwa allele na łagodność, to pszczoły są łagodne. Pierwsze pokolenie powstałe ze skrzyżowania pszczoł

łagodnych i agresywnych jest łagodne. Wskazuje to na dominowanie cechy łagodności nad agresywnością (PRABUCKI 1998). Teorię tę potwierdzają doświadczenia niemieckich naukowców, którzy kojarzyli pszczoły miejscowe (agresywne) z trutniami Buckfast (łagodne), a uzyskane potomstwo cechowało się obniżeniem agresywności w stosunku do rodzin wyjściowych – pszczoł miejscowych (MAUL i współaut. 1999). Natomiast odległość, na jaką pszczoły po rozdrażnieniu podążają za człowiekiem, jest cechą poligeniczną, która zależy od trzech par genów (HUNT 2007).

ZACHOWANIA HIGIENICZNE

Oporność pszczoł na część chorób polega na zdolności do odsklepienia, a następnie usuwania z plastrów zainfekowanego/martwego czerwiu. Tym sposobem likwidowane są ogniska infekcji. Odsklepienie komórek i usuwanie martwego czerwiu to dwie różne cechy uwarunkowane dwiema parami recesywnych genów (ROTHENBUHLER 1964, RINDERER i COLLINS 1986, WOYKE i współaut. 2004). Selekcja w kierunku tego zachowania poprzez zwiększanie zdolności rodzin do samowyleczenia (SPIVAK i GILLIAM 1993, KEFUSS i współaut. 1996, PALACIO i współaut. 2000) ma pozwolić w przyszłości na zredukowanie ilości środków chemicznych (leków) wprowadzanych do ula, a tym samym na poprawienie jakości produktów pszczelich (WENNING 2002). Dotąd osiągnięto sukcesy w selekcji pszczoł o podwyższonej oporności na zgnilca i grzybice. Pszczoły okazały się również zdolne do rozpoznawania i usuwania czerwiu zarażonego pasożytami *Varroa destructor* (SPIVAK i współaut. 1994; SPIVAK 1996; BÜCHLER 1998 a, b; SPIVAK i DOWNEY 1998). Z tej przyczyny, uwarunkowania ekspresji zachowań higienicznych, jak też doskonalenie metod ich szacowania nadal leżą w kręgu zainteresowań wielu badaczy (TRUMP i współaut. 1967, SPIVAK i GILLIAM 1993, SICEANU 2000). Pierwsze badania na tym polu przeprowadził ROTHENBUHLER (1964) stosując tak zwane testy igłowe (ang. needle test). W różnych modyfikacjach stosowane są one do dziś. Polegają one na ocenie tempa usuwania czerwiu zabitego przez nakłucie. Obecnie czerw jest uśmiercany dwiema metodami. Pierwsza, to mrożenie wyciętego kawałka

plastra z czerwiem w temperaturze -20°C przez 24 h i umieszczanie go z powrotem w miejscu wycięcia (SPIVAK i GILLIAM 1993, SPIVAK i współaut. 1994, HARBO 1995, KEFUSS i współaut. 1996, WAITE i współaut. 2003). Na całkowite usunięcie tak zabitego czerwiu pszczoły potrzebują ok. 48 h. Drugi sposób to zabijanie larw przez ich przekłucie. Przy tej metodzie na usunięcie martwego czerwiu pszczoły potrzebują ok. 24 h, gdyż wypływająca hemolimfa jest bodźcem stymulującym do jego usuwania (SPIVAK i DOWNEY 1998, PALACIO i współaut. 2000, BÉKÉSI i SZALAI 2003). Inną odmianą tej metody są mikroiniekcje, w czasie których po przekłuciu zasklepu komórki wstrzykuje się substancję powodującą śmierć larwy (TITERA i KOKKORIS 1994, ROMANIUK i WITKIEWICZ 1998). Badania zachowań higienicznych są ciągle w kręgu zainteresowań badaczy, dążących do wyhodowania pszczoł odpornych na choroby.

Selekcja w kierunku zachowań higienicznych jest rzadko prowadzona w programach hodowlanych, ponieważ większość hodowców uważa, że wyżej opisane metody oceny tej cechy są zbyt pracochłonne. Ustawodawstwo o ochronie zwierząt nie dotyczy na razie pszczoł, które, jak się uważa, jako bezkręgowce nie odczuwają bólu w taki sam sposób jak zwierzęta kręgowce (PALEOLOG 2002). Jednak pszczoły na swój sposób odczuwają ból, strach i zaniepokojenie (MASCHWITZ 1964, CYMBOROWSKI 1984, LEFEBVRE i BEATTE 1991, LIPiŃSKI 2002). Komitety etyczne takich czasopism jak np. „Animal Behaviour” zwracają uwagę na te zagadnienia, często niechętnie przyjmując prace, w których do-

świadczenia przeprowadzono na masowo uśmiercanych bezkręgowcach. Dlatego, pomimo braku regulacji prawnych, należałoby opracować mniej pracochłonne, bardziej humanitarne, alternatywne (Ustawa o ochronie zwierząt z 23.09.1997 Dz. U. z 1997 r. Nr 111, poz. 724) metody umożliwiające ocenę zachowań higienicznych (PALEOLOG 2002, OLSZEWSKI i PALEOLOG 2007).

Poza usuwaniem martwego czerwiu pszczoły są zdolne do usuwania obcych ciał wprowadzonych do gniazda. Pszczelarze w Polsce i w Niemczech do zwalczania warrozy stosują płytki tekturowe, które przed umieszczeniem w ulu nasączają środkami leczniczymi. Pszczoły usuwając tekturę roznoszą jednocześnie lek. Pszczelarze ci twierdzą, że pszczoły „bardziej higieniczne” szybciej usuwają tekturę z gniazda (Stockmann W. egzaminator na stopień mistrza pszczelarskiego w Izbie Rolniczej w Hanowerze - informacja ustna). Podczas łączenia rodzin pszczelich w ulach stojących (składających się z kilku kondygnacji/korpusów mieszczących po 10-12 plastrów) obie rodziny umieszczone w ustawionych jeden na drugim korpusach oddziela się papierem (OSTROWSKA 1985). Po kilku godzinach pszczoły zgryzają papier i łączą się w jedną rodzinę. Część pszczelarzy uważa, że pszczoły

szybciej usuwające papier usuwają też szybciej zainfekowany czerw. W trzyletnich badaniach zaobserwowano istotne korelacje pomiędzy usuwaną tekturą a liczbą wyczyszczonych komórek z czerwem, ale tylko pomiędzy rodzinami już wcześniej zakwalifikowanymi jako higieniczne (OLSZEWSKI i PALEOLOG 2007). Autorzy ci twierdzą również, że test z usuwaniem tektury o wadze ok. 50 g nie powinien trwać dłużej niż 24 godziny, gdyż po tym czasie silne rodziny potrafią zgryźć w całości płytkę tekturową. Ponadto u pszczoł robotnic istnieje tzw. polietyzm wiekowy (czyli podział pracy zależny od wieku osobnika, a tym samym rozwoju poszczególnych gruczołów w ciele pszczoł robotnic), dzielący życie wszystkich robotnic na etapy, w których wykonują one określone czynności, niezbędne do życia całej rodziny. Jednym z tych etapów są prace porządkowe wykonywane przez pszczoły w ulu. Niedawno okazało się, że w okresie tym istnieje dodatkowa specjalizacja pszczoł w wykonywanych czynnościach porządkowych. Dotyczy to pszczoł, które usuwają z rodziny korpusy lub części martwych larw, poczwerek, a także pszczoł dorosłych, poza środowisko rodziny pszczelej. Nazwano je wynoszącymi (ang. undertaker bees) (CASH i współaut. 2005, HUNT 2007, BORSUK 2009).

EFEKTYWNOŚĆ ZBIERANIA POKARMU CUKROWEGO – NEKTARU

Naturalnym pokarmem cukrowym pszczoł jest nektar bądź spadź (słodkie wydaliny owadów ssących, mszyc bądź czerwców), które są przetwarzane na miód. Pszczoły wykorzystują go na potrzeby własne, a to, co odłożą w plastrach, stanowi zapas rodziny pszczelej. Nadwyżkę odłożonych zapasów pozyskuje pszczelarz i określa się ją mianem wydajności miodowej (OSTROWSKA 1985). Pomijając pasieki wyspecjalizowane w produkcji matek, czy też w usługowym zapyłaniu upraw, właśnie wydajność miodowa decyduje o ekonomicznym sukcesie pszczelarza. Wydajność miodowa to cecha kompleksowa, która jest kształtowana przez liczne czynniki środowiskowe, stan fizjologiczny i strukturę wiekową rodziny (WOYKE 1984, THOM i współaut. 2000). Jest ona uwarunkowana skomplikowanymi interakcjami genotypu i środowiska (MACKAY 1981). Na jej ekspresję w mniejszym stopniu wpływają warunki panujące w rodzinie, niż maksymalizacja zysku w aspekcie długoterminowym (FEWELL

i WINSTON 1996, THOM i współaut. 2000), co pozwala przetrwać rodzinie zimę. Na poziom zgromadzonych zapasów rzutuje nie tylko skłonność do zbierania (ang. foraging behaviour), ale i zdolność do przetwarzania zebranego nektaru w zapasy (ang. hoarding behaviour) (PALEOLOG 1996; PALEOLOG i współaut. 1999). Dodatkowym, specyficznym czynnikiem wpływającym na wydajność miodową może być przejawianie przez różne pszczoły różnej zdolności do konkurencji o źródła wiatku. Szczególnie ważne jest to podczas oceny terenowej, gdyż może zniekształcić jej wyniki (GROMISZ 1997, FLIS i PALEOLOG 1998, PALEOLOG i FLIS 1999).

Do oceny efektywności pobierania i gromadzenia pokarmu cukrowego wykorzystuje się również laboratoryjne testy klatkowe. Grupę pszczoł umieszcza się w drewnianych klateczkach z plastrem woskowym, w których przednia ściana wykonana jest ze szkła. Nasiedlone pszczołami klateczki utrzymuje się w klimatyzowanej komorze,

w której warunki środowiskowe zbliżone są do warunków panujących w rodzinie pszczołej. Pszczołom w klateczkach podaje się syrop cukrowy (np. w strzykawkach) i określa się ilość syropu pobranego i magazynowanego w plastrze. W porównaniu z oceną terenową jest to sposób łatwiejszy i tańszy, pozwalający jednocześnie na wyeliminowanie wahań środowiskowych, takich jak np. wpływ sezonu (MILNE 1985). Testy laboratoryjne wykorzystywano również do

oceny długości życia pszczół, która wpływa pośrednio na wydajność miodową (WOYKE 1984, WILCZYŃSKA i PALEOLOG 1998). Im dłużej żyje zbieraczka, tym dłużej może ona wylatywać i przynosić wziętek/pokarm. Zastosowanie testów laboratoryjnych jest sporym ułatwieniem, ze względu na to, że starsze pszczoły giną poza rodziną pszczołą, a więc długowieczności nie da się określić w ulu (LIEBIG 2002).

EFEKTYWNOŚĆ ZBIERANIA POKARMU BIAŁKOWEGO – PYŁKU

Pyłek kwiatowy jest wykorzystywany przez pszczoły jako pokarm białkowy, a do ula przynoszony jest w postaci obnóży. Znalazł on zastosowanie jako suplement żywieniowy w diecie człowieka, a narastające zainteresowanie konsumentów „funkcjonalną żywnością” spowodowało wzrost jego produkcji, co z kolei jest szansą na poprawienie rentowności pasiek (PIDEK 1988, BOBRZECKI i WILDE 1991, WILDE i BRATKOWSKI 1997, NELSON i współaut. 1987, GRABOWSKI i współaut. 2000). Zachowania pszczół związane ze zbieraniem pyłku można rozpatrywać w aspekcie ilości zbiorów i strategii ich gromadzenia.

Ilość przynieszonego pyłku zależy od podziału zadań w rodzinie pszczołej, co z kolei jest uwarunkowane przez progi reakcji zbieraczek na specyficzne bodźce hamujące i stymulujące. W myśl „progowego modelu podziału pracy w rodzinie pszczołej” (BREED i PAGE 1989) zbiory pyłku zależą od tego, jaki procent zbieraczek w danym momencie zdecydowało się lecieć po pyłek, a nie po nektar. Mechanizmy zbierania pyłku i nektaru są odmienne. Zbieraczki wylatujące po nektar kierują się długoterminową maksymalizacją zysku. Oznacza to, że czy jest zapotrzebowanie/bodźce, czy też go nie ma, pszczoły i tak zbierają nektar, który w dłuższej perspektywie będzie im potrzebny (WILDE 2008). Zbieraczki wylatujące po pyłek kierują się celem krótkoterminowym, czyli podejmują tę pracę wtedy, kiedy jest taka potrzeba/bodziec. Zbiór pyłku stymulują: duża ilość czerwiu niezasklepionego (HELLMICH i ROTHENBUHLER 1986, HIGO i współaut. 1992, ECKERT i współaut. 1994, PANKIW i współaut. 1998) i brak zapasów pierzgi (zakonserwowanego pyłku), a hamują: brak miejsca w pla-

strach, brak czerwiu i duże zapasy pierzgi (FEWELL i PAGE 1993, DRELLER i współaut. 1999). U różnych robotnic różny jest próg reakcji na bodźce stymulujące zbieranie pyłku. Dlatego niektóre rodziny są bardziej predysponowane do zbierania pyłku (PAGE i FONDRK 1995). Strategie stosowane przez zbieraczki pyłku zależą od jego jakości i mają związek z preferowaniem wybranych roślin. Wybór źródła pyłku zależy od jego wartości odżywczej (MAURIZIO 1954). Jeżeli w rodzinie jest duży zapas pierzgi, to pszczoły zbierają pyłek o wyższej zawartości związków azotowych. Gdy zapasów pierzgi jest mało, a zapotrzebowanie jest duże, pszczoły zbierają pyłek z roślin obficie pyłących niezależnie od jego jakości (FEWELL i WINSTON 1992). Ponadto pszczoły przejawiają tzw. wierność kwiatową, czyli odwiedzają kwitnące rośliny jednego gatunku (jednej odmiany) do momentu wyczerpania źródła pokarmu/pożytku (MAURIZIO 1954, GUDERSKA 1963, PRABUCKI 1998). Gdy pożytek pyłkowy jest słaby, to pszczoły odwiedzają dwa lub trzy gatunki roślin i jest to określane mianem floromigracji (GUDERSKA 1963). Zjawiska te wykorzystuje się do zapylania roślin niechętnie odwiedzanych przez pszczoły, stosując wsiewki lub wstawiając gazony z roślinami o dużej atrakcyjności w uprawy o małej atrakcyjności dla pszczół. W ten sposób „tresuje się pszczoły” do zapylania określonych roślin (PRABUCKI 1998). Wydajność pyłkowa oraz preferencje pszczół w wyborze źródła pyłku są cechami silnie uwarunkowanymi genetycznie (WELLS i WELLS 1983, DANKA i współaut. 1987, CALDERONE i PAGE 1991, PAGE i FONDRK 1995, PRABUCKI 1998), dlatego cecha ta jest wykorzystywana w programach hodowlanych pszczół.

ODNAJDYWANIE ŹRÓDEŁ POKARMU, POWRÓT DO ULA: ROLA POROZUMIEWANIA SIĘ ORAZ PROCESÓW UCZENIA SIĘ I ZAPAMIĘTYWANIA

Jak już wspomniano, w porozumiewaniu się pszczoł ważną rolę odgrywają tzw. feromony, specyficzne związki chemiczne pełniące rolę sygnałną (GUDERSKA 1963, PRABUCKI 1998, WILDE 2008). FRISCH (1967) odkrył, że pszczoły porozumiewają się również poprzez tańce. Pszczoły zbieraczki są w stanie wskazać kierunek pożytku, czyli kwitnące kwiaty nektaro- i pyłkodajne, jak również odległość dzielącą je od pożytku poprzez wykonywanie trzech różniących się, klasycznych tańców:

– taniec okręcany – pszczoła zbieraczka informuje swoje współtowarzyszki, że pożytek znajduje się w promieniu 25 m od ula;

– taniec sierpowaty – pszczoły informują nim współtowarzyszki, o pożytku oddalonym od ula w odległości od 25 do 100 m;

– taniec wywijany – informuje o pożytku znajdującym się w odległości pow. 100 m (GUDERSKA 1963, PRABUCKI 1998, WILDE 2008).

Załóżmy, iż do ula wracają dwie zbieraczki, które równocześnie odkryły dwa różne źródła pożytku w odległości powyżej 100 m. Rozpoczynają taniec wywijany na plastrach. Zbieraczka, która odkryje lepsze źródło pokarmu jest bardziej podniecona, tańczy dłużej i z większym wigorem, robi więcej „hałasu” wokół siebie, dlatego potrafi zainteresować więcej pszczoł odnalezionym przez siebie pożytkiem. Drgania z odwłoka przenoszą się na tułów i odnóża, po czym przechodzą na plastry. Zbieraczki będące w ulu identyfikują drgania i lokalizują tancerkę, gdyż na pierwszej parze odnóży znajduje się u pszczoł narząd goleniowy, czyli „ucho pszczoły” (GUDERSKA 1963, PRABUCKI 1998, WILDE 2008). Dzięki niemu pszczoły wyczuwają nawet bardzo słabe drgania. Zbieraczki schodzą się wokół tej tancerki, która głośniej tańczy i zaczynają ją naśladować. W ten sposób wybierają wskazanie lepszego źródła pożytku i dowiadują się, w którym kierunku należy lecieć po wyjściu z ula (TAUTZ 2008). Podczas tańca naśladowczynie dostają od tańczącej pszczoły próbkę tego, co właśnie przyniosła do ula (najczęściej jest to nektar), dzięki czemu wiedzą, jakiego pożytku powinny szukać, o jakim zapachu i smaku. Dodatkowo pszczoły tańcem potrafią wskazać ukształtowanie terenu, poprzez długość okresu wywijania odwłokiem. Im dłużej to trwa, tym teren jest bardziej pofałdowany (TAUTZ 2008). Inne źródła podają, że dłu-

gość okresu wywijania odwłokiem koduje raczej odległość do źródła pokarmu (HÖLDOBLER i WILSON 2009). Prawdopodobnie oba domniemania są słuszne, ponieważ im bardziej teren jest pofałdowany, tym większą odległość pszczoły muszą przebyć, gdyż należy doliczyć odległość pokonywaną przy wzniesieniach.

Pszczoły posiadają fenomenalną pamięć i zdolności uczenia się (LIPIŃSKI 2002). Podczas lotu w terenie pszczoły orientują się, między innymi, według dużych obiektów takich jak domy czy drzewa, gdyż zapamiętują ich położenie, jak również otoczenie ula względem pasieki (TAUTZ 2008). Wylatują z ula o małym otworze wylotowym (2 cm wysokości i 10 cm szerokości), lecą na odległość 1,5–2 km napotykać różne przeszkody (krzewy, drzewa, domy, samochody, zwierzęta itp.) i są w stanie wrócić do swojego ula i wylądować na małym wylocie. Zapamiętały kolor ula i wylotu, ukształtowanie terenu wokół ula i zapach swojej rodziny, dlatego potrafią odnaleźć „drogę do domu” (LIPIŃSKI 2002). Pszczoły są w stanie rozróżnić między innymi barwy białą, żółtą i niebieską (GUDERSKA 1963, PRABUCKI 1998, WILDE 2008). Natomiast kolor zielony pszczoły widzą jako barwę niebieskozielonkawą, dlatego wszelkiego rodzaju kwiaty kwitnące na łące są dla nich dobrze widoczne. Z tego samego względu pszczoły dobrze rozróżniają na tle zielonych uli wyloty pomalowane na odmiennie kolory. Dlatego pszczelarze chcąc ułatwić pszczołom powrót do swojego ula, malują wyloty na biało, żółto, czerwono i niebiesko, ustawiając wyloty o odmiennych kolorach naprzemiennie. Ściany uli malują na zielono, w ten sposób pasieka zlewa się z otoczeniem. Dzięki temu jest mało widoczna w terenie, a jednocześnie bardziej bezpieczna, a pszczołom łatwiej trafić do własnego ula. Pszczoły mają przesunięty zakres długości fali światła widzialnego w kierunku ultrafioletu (widzą światło o długości fali od 310 do 650 nm, podczas gdy człowiek widzi światło w zakresie długości fali od 400 do 800 nm) (FRISCH 1941). Dla ludzi kwiaty rzepaku, gorczyca polnej czy pszona-ku są jednakowo żółte, a dla pszczoł różnią się stopniem pochłaniania promieni ultrafioletowych, dlatego pszczoły widzą kwiaty te jako różne odcienie „pszczelej purpury” (FRISCH 1941).

ROZRODCZE ZACHOWANIA SIĘ PSZCZOŁ

Pszczoły jako jedne z niewielu gatunków zwierząt posiadają charakterystyczny haplo-diploidalny typ determinacji płci. Z niezapłodnionych jaj haploidalnych (posiadających pojedynczy garnitur chromosomów) dzieworodnie rozwijają się samce – trutnie. Z jaj zapłodnionych o diploidalnej liczbie chromosomów rozwijają się samice. Mogą to być pszczoły robotnice bądź matki pszczoły (WILDE 2008). To, czy z jaja zapłodnionego diploidalnego rozwinię się pszczoła robotnica czy matka, zależy od karmienia. Matki przez cały okres rozwoju larwalnego są karmione mleczkiem pszczelim, natomiast larwy robotnic i trutni tylko przez pierwsze trzy dni, po czym dieta ulega zmianie na mieszaninę miodu i pyłku (OSTROWSKA 1985, PRABUCKI 1998, WILDE 2008). W rodzinie pszczoły mamy do czynienia z monopolizacją dostępu do rozrodu. Oznacza to, iż jedynym pełnoprawnym osobnikiem mogącym się rozmnażać jest matka pszczoły. Wydziela ona feromony uniemożliwiające normalny rozwój narządów rozrodczych pszczoł robotnic i jednocześnie powstrzymujące robotnice przed wychowaniem nowej matki (LIPIŃSKI 2002). Jeżeli matka zginie w rodzinie pszczoły, w której nie ma jaj zapłodnionych, z których pszczoły mogą wychować sobie nową matkę, to funkcję matki przejmuje jedna lub kilka z pszczoł robotnic. Spowodowane jest to tym, że pszczoły karmią siebie wzajemnie mleczkiem pszczelim, dzięki czemu nabrzmiewają im rurki jajnikowe w jajnikach, które normalnie w obecności matki są w zaniku. Pszczoły takie mogą składać tylko jaja niezapłodnione i określa się je mianem trutowek fizjologicznych (PRABUCKI 1998, GUDERSKA 1963). Pszczoły południowo-afrykańskie *A. m. capensis* mogą też składać niezapłodnione jaja diploidalne, z których partenogenetycznie rozwijają się pszczoły robotnice (telitokia). Jaja takie powstają w wyniku ponownego zlania się haploidalnych produktów mejozy (GODZIŃSKA 2007). U europejskich pszczoł miodnych *A. m. mellifera* proces samiczej partenogenezy (telitokii) zachodzi jedynie w 0,5-1% złożonych jaj (PRABUCKI 1998). Częściej w rodzinach pszczelich pszczoł europejskich spotyka się partenogenezę samczą (arhenotokia), w wyniku której powstają trutnie (GODZIŃSKA 2007). Matka pszczoły chcąc składać zarówno niezapłodnione, jak i zapłodnione jaja musi zostać unasienniona/zaplemniona. W

wieku 10-12 dni wylatuje ona z ula i kopuluje z dojrzałymi trutniami (SOCZEK 1958, WITHERELL 1971). Do kojarzenia osobników dochodzi w trakcie lotu weselnego/godowego na wysokości 15-30 metrów nad ziemią. Odbywa się on w specjalnie wydzielonych miejscach gromadzenia się trutni (ang. drone congregation areas) o średnicy od 30 do 200 m, w zależności od gatunku pszczoł, na które zwykle przybywa około 10 000 trutni. RUTTNER (1966) doszedł do wniosku, że największa liczba miejsc gromadzenia się trutni znajduje się w obniżeniach terenu, prawdopodobnie dlatego, że podczas lotu obniżenia takie są widziane przez pszczoły jako ciemne obszary, gdyż najczęściej są zacienione. Miejsca gromadzenia się trutni przybierają formę elipsy i mogą się na siebie wzajemnie nakładać (RUTTNER 1966, TAYLOR 2002). Co roku trutnie z tych samych rodzin ojcowskich przybywają na te określone miejsca gromadzenia się trutni. Do tej pory nie udało się jednak określić, co warunkuje gromadzenie się trutni w jednym i tym samym miejscu każdego roku.

Na loty godowe i przebieg kopulacji wpływają również warunki atmosferyczne: intensywność wiatru, stopień zachmurzenia, temperatura (SOCZEK 1958), pole magnetyczne ziemi (LOPER 1985) i promienie słoneczne (RUTTNER 1966). Stwierdzono również, że pszczoły nie były w stanie pokonać wzniesienia powyżej 1900 m (RUTTNER 1966, TAYLOR (2002)). Większość lotów godowych odbywa się pomiędzy godz. 12.00 a 16.00, w temperaturze 23-24,5°C (SOCZEK 1958), tak więc znamienne dla miejsca odbycia kopulacji może być także wartość temperatury i pora dnia. Czynnikiem, który umożliwia skuteczny proces unasienniania jest również odległość, jaka dzieli rodzinę pszczoły od miejsca, gdzie dochodzi do kopulacji, wynosząca przeciętnie od 2 km do 5 km (RUTTNER 1966).

Proces kopulacji pszczoł polega najpierw na odnalezieniu przez matkę miejsca gromadzenia się trutni. Dziewicza matka wylatując z rodziny pszczoły podąża za feromonami trutni, które prowadzą ją na miejsce ich gromadzenia się. Gdy już tam doleci, zaczyna wydzielać własne feromony, które wabią i podniecają trutnie. Trutnie są w stanie wy czuć zapach matki w powietrzu, gdyż w obrębie trzech kast (postaci: matka pszczoły, pszczoły robotnice, trutnie) występujących

w rodzinie pszczelej to właśnie one mają najdłuższe czułki, na których znajduje się najwięcej komórek czuciowych, stanowiących narządy zmysłów, zwłaszcza węchu. Mają również większe skrzydła niż matka i robotnice, co pozwala im dogonić matkę podczas lotu godowego (PRABUCKI 1998). Z komety trutni podążającej za matką tylko najsilniejsze i najszybsze mają możliwość kopulacji, zachodzi tu więc dobór naturalny (KOENIGER i KOENIGER 1991). Trutnie do matki pszczelej zbliżają się od dołu. Prawdopodobnie wynika to z tego, iż mają oczy złożone, stykające się na czubku głowy, co ułatwia rozpoznanie matki od brzusznej strony odwłoka. Matka pszczelej podczas kontaktu z trutniem otwiera koniec odwłoka (PALMER i OLDROYD 2000). Do komory żądłowej zostaje wprowadzony częściowo wynicowany aparat kopulacyjny trutnia. Pod wpływem narastającego ciśnienia w narządzie kopulacyjnym dochodzi do gwałtownego wytrysku nasienia (WOYKE 2008). Nasienie kierowane przez płytki chitynowe dostaje się kolejno do pochwy, jajowodu środkowego i jajowodów bocznych matki pszczelej. Jajowód środkowy wraz z jajowodami bocznymi zakończony jest jajnikami. Podczas kopulacji narząd kopulacyjny trutnia pęka, w wyniku czego płytki chitynowe z narządu kopulacyjnego pozostają w komorze żądłowej matki, tworząc tzw. znamię weselne matki (WOYKE 1958). W konsekwencji samiec ponosi śmierć i odpada od samicy. Miejscem docelowym dla nasienia nie są jajowody boczne. Po pierwsze, stanowią one przejście dla składanych przez matkę jaj. Po drugie, nie posiadają one substancji odżywczych zapewniających prawidłowe funkcjonowanie plemników. Tak więc nasienie z jajowodów bocznych w wyniku intensywnych skurczy mięśni musi dostać się do zbiorniczka nasiennego – specjalnego narządu gromadzącego spermę (WOYKE 1958, WOYKE i RUTTNER 1958, KONOPACKA 1989). Proces przedostawania się plemników do zbiorniczka nasiennego został poznany za sprawą RUTTNERA i KOENIGERA (1971) oraz GESSNERA i RUTTNERA (1977). Plemniki wędrują do zbiorniczka nasiennego dzięki własnym falującym ruchom oraz intensywnym ruchom odwłoka matki chodzącej po plastrach w gnieździe i masowaniu odwłoka matki przez pszczoły robotnice. Z około 200 mln plemników znajdujących się w jajowodach bocznych, ok. 6 mln przechodzi do zbiorniczka nasiennego (co stanowi około 3% ogółu nasienia zgromadzonego po akcie kopulacji). Spermę wypełniają-

ca zbiorniczek nasienny powoduje zwiększenie jego objętości w granicach od 0,586 do 1,182 mm³ (CHUDA-MICKIEWICZ 1998). Nasienie, któremu nie udało się dotrzeć do zbiorniczka nasiennego zostaje usunięte przez matkę pszczelej w ciągu 48 godzin. Jeśli nie zostanie wydalone z jajowodu, to zamiera i blokuje drogi rodne matki pszczelej (WOYKE 1958, KONOPACKA 1989).

Zbiorniczek nasienny położony jest ponad jajowodem środkowym i łączy się z cienkim przewodem doprowadzającym plemniki podczas zstępowania jaja. Jako narząd gromadzący spermę jest prosty w budowie. Ma kulisty kształt, a jego ścianę stanowi pojedyncza warstwa komórek nabłonkowych. Tlen dostarczany jest za pomocą sieci tchawek, a substancje odżywcze przez gruczoł zbiorniczka nasiennego (BOER i współaut. 2009). Powyższe procesy pozwalają zapewnić żywotność plemników na odpowiednim poziomie nawet przez 7 lat. Starsze matki pszczelej doprowadzają do zmniejszenia pogłowia potomstwa robotnic na korzyść osobników męskich, trutni. Ich zbiorniczki nasienne zmieniają barwę na ciemniejszą, a zgromadzone nasienie staje się coraz gęstsze (COBEY 2003). Plemniki w zbiorniczkach nasiennych starszych matek wolniej się poruszają. Przebudowie ulega profil metaboliczny przechowywanego nasienia (BOER i współaut. 2009).

WOYKE (1971) stwierdził, iż w zbiorniczku nasiennym dochodzi do wymieszania się plemników wszystkich trutni, z którymi kopulowała matka pszczelej. Matka pszczelej jest zdolna do kojarzenia się średnio z 8 trutniami, jednak najnowsze źródła podają liczbę dochodzącą nawet do 40 trutni (RUTTNER 1966, MORITZ i współaut. 1996, SCHLUNS i współaut. 2004, GODZIŃSKA 2007). Proces kojarzenia z wieloma partnerami (poliandria) zapewnia znaczną różnorodność genetyczną w obrębie rodziny, co umożliwia przystosowanie się rodzinie pszczelej zarówno do złych, jak i dobrych warunków środowiskowych.

Matka pszczelej po odbytej kopulacji wraca do ula, usuwa znamię, czyli część aparatu kopulacyjnego trutnia, a w tym pomagają jej również robotnice. Jeżeli matka nie posiada wystarczającej liczby plemników, wylatuje na kolejny lot godowy, czyli do unasienniania się może nawet wykonać 3 loty weselne na początku swojego życia (WOYKE 1960). Jeżeli matka nie odbędzie lotów godowych przez około 4-6 tygodni od momentu wygryzienia z matecznika, to będzie składała tylko jaja

haploidalne, gdyż w jej układzie rozrodczym znajduje się fałd zastawkowy, który twardnieje z wiekiem i nie pozwala przedostać się nasieniu do układu rozrodczego (WOYKE i RUTNER 1958).

Matka pszczela po locie godowym, w wyniku którego zdobyła wystarczającą liczbę plemników w zbiorniczku nasiennym, rozpoczyna składanie jaj. Odwiedzając kolejne plastry, kontroluje stan każdej komórki i składa około 1500–3000 jajeczek na dobę (COBEY 2003). Przez cały okres składania jaj towarzyszą jej robotnice. Zajmują się one karmieniem matki oraz czyszczeniem jej ciała. Ich zadaniem jest również masowanie jej czułkami. Dzięki tak skrupulatnej pielęgnacji

feromony matczyne są roznoszone po całym gnieździe przez świtę matki (robotnice), a matka pozostaje w dobrej kondycji. Dzięki zabiegom pielęgnacyjnym i żywieniu mleczkiem pszczelim przez pszczoły robotnice matka w czasie jednej doby może złożyć dwa razy więcej jaj, niż sama waży (GUDERSKA 1963, PRABUCKI 1998, WILDE 2008). Można to łatwo udowodnić. Jedno jajo waży 0,167 mg (PRABUCKI 1998), jeżeli matka składa w czasie jednej doby 1500 jaj, to masa złożonych jaj wynosi ok. 250 mg. Matka waży 200–240 mg. W szczytowym okresie rozwoju rodziny pszczelej (maj-czerwiec) matka składa ok. 3000 jaj na dobę, co daje ok. 500 mg (wyliczenia autora).

UWAGI KOŃCOWE

W pracy omówiono wybrane zagadnienia z zakresu etologii pszczoły miodnej. Stanowią one jednak mały ułamek naszej obecnej wiedzy o zachowaniach tych owadów. Można też

przypuszczać, że istnieje wiele jeszcze niepoznanych do tej pory zachowań pszczół. Odkrycie ich ułatwiłoby utrzymanie pasiek i być może ograniczyłoby straty rodzin pszczelich.

PRZEGLĄD WYBRANYCH ZAGADNIEŃ Z BADAŃ ETOLOGICZNYCH W PSZCZELARSTWIE

Streszczenie

W artykule omówiono ważne zagadnienia z zakresu etologii stosowanej w pszczelarstwie, takie jak: zachowania obronne, zachowania higieniczne, zbieranie nektaru i pyłku, opisano kilka przykładów komunikowania się pszczół, omówiono biologiczne sensory pszczół umożliwiające orientację przestrzenną oraz omówiono zachowania rozrodcze.

Opisano metody testowania zachowania obronnego przy pomocy „ball testu”, którym zbadano agresywność pszczół afrykańskich sprowadzonych do Brazylii. Import pszczół afrykańskich miał na celu zwiększenie wydajności miodowej miejscowych pszczół. Jednak wzrosła tylko agresywność pszczół miejscowych, co dało początek pszczołom zafrykanizowanym.

Odsklepianie, a następnie usuwanie z plastrów zainfekowanego/martwego czerwiu jest sposobem unikania przez pszczoły infekcji bakteryjnych. Selekcja w kierunku tego zachowania poprzez zwiększenie zdolności rodzin do samowyleczenia ma pozwolić w przyszłości na zredukowanie ilości środków chemicznych (leków) wprowadzanych do ula, a tym samym, wpłynie na poprawienie jakości produktów pszczelich. Przedstawiono metody badań nad zachowaniem higienicznym pszczół, które polegają na ocenie szybkości usuwania zabitego czerwiu z plastrów. Opisano alternatywną metodę przydatną w testowaniu zachowania higienicznego. Zamiast uśmiercać czerw i określać szybkość jego usuwania, można pszczołom podawać tekturę i określić szybkość usuwania tektury z rodziny pszczelej.

Przybliżono strategię zbierania nektaru i pyłku przez pszczoły. Zbieraczki wylatujące po nektar,

kierują się długoterminową maksymalizacją zysku. Oznacza to, że czy jest zapotrzebowanie/bodźce, czy też go nie ma, pszczoły i tak zbierają nektar, który w dłuższej perspektywie czasu będzie im potrzebny. Zbieraczki wylatujące po pyłek kierują się celem krótkoterminowym, czyli podejmują tę pracę wtedy, kiedy jest taka potrzeba/bodziec. Zbiór pyłku stymulują: duża ilość czerwiu niezasklepionego i brak zapasów pierzgi (zakonserwowanego pyłku), a hamują: brak miejsca w plastrach, brak czerwiu i duże zapasy pierzgi. Dodatkowo zbieraczki pyłku cechuje określona strategia i jest ona związana z jakością pyłku, a tym samym preferowaniem wybranych roślin.

Przypomniano klasyczne badania Karla von Frischa nad tańcami pszczół, którymi pszczoły porozumiewają się i są w stanie wskazać kierunek pożytku. Dzięki intensywności wykonywanego tańca przez zbieraczki, pszczoły w ulu są w stanie wybrać obfitsze/lepsze źródło pożytku. Pszczoły zapamiętują położenie ula względem punktów orientacyjnych w terenie np. drzewa, krzewy. Orientację umożliwia im również zdolność rozpoznawania kolorów wylotów uli.

W artykule omówiono haplo-diploidalny typ determinacji płci u pszczół. Wyjaśniono, jak dochodzi do lotów godowych matek pszczelich z trutniami. Matka, po locie godowym, plemniki przechowuje w zbiorniczku nasiennym, dlatego przez całe swoje życie może składać jaja zapłodnione i niezapłodnione. Liczba składanych jaj na dobę może dwukrotnie przekraczać masę ciała matki, a uzależnione jest to od pielęgnacji i odżywiania mleczkiem pszczelim podczas składania jaj.

A REVIEW OF SOME ISSUES IN THE ETHOLOGICAL STUDIES OF BEEKEEPING

Summary

The article discusses several important issues in the ethological studies of beekeeping including defense behaviour, hygienic behaviour, foraging for nectar and pollen, some aspects of communication, spatial orientation and sensory biology, and reproductive behaviour. It describes methods of testing defense behaviour using the ball test. This test has been applied to examine the aggression in African bees brought to Brazil. The import of African bees was aimed at increasing the honey yield of local honey bees. This, however, resulted in enhanced aggressiveness of the native bees, and gave rise to the emergence of Africanised bees.

The uncapping and removing of infected/dead brood from the honeycomb is the way bees try to eliminate infection. Selection for the uncapping and removing behaviour, will enhance the self-healing abilities of bee families. The quantities of chemicals (drugs) introduced into beehives in the future may then be reduced. The quality of bee products will also improve. When studying bee hygienic behaviour, it is necessary to check the rate of the removal of dead brood from combs. There is an alternative method that is useful for testing hygienic behaviour: instead of killing the brood and then determining the brood removal rate, bees can be supplied with cardboard. The cardboard removal rate in bee colonies may then be estimated.

Strategies of nectar and pollen hoarding used by bees, have been presented. Foragers flying out to collect nectar are guided by long-term profit maxi-

mization. Therefore, irrespective of the presence of demand/stimulus, bees collect nectar which they will ultimately need. Foragers flying out to collect pollen have a short-term goal, i.e., they collect pollen when there is a need/stimulus. Collection of pollen is stimulated by a large number of open brood cells, and lack of bee bread (preserved pollen); it is inhibited by lack of space in the honeycombs, lack of brood, and sufficient bee bread stocks. Additionally, pollen foragers may employ various strategies related to the quality of pollen and a preference for particular plants.

In the article, Karl von Frisch's classic study of the bee dance is also mentioned. Dancing bees are able to communicate the direction of nectar sources to their nestmates. The bees in the hive are able to choose a more abundant/better source of nectar flow on the basis of the intensity of the dance performed by foragers. Bees remember the location of the hive in relation to landmarks on the ground, such as trees or shrubs. Bee orientation is facilitated by the ability to distinguish the colours of the hive entrances.

The article also discusses haplo-diploid sex determination in bees. After the mating flight, the queen stores the sperm in the spermatheca. The queen is then able to lay fertilized and unfertilized eggs throughout her life. The number of eggs laid daily may be twice as high as the queen's body weight. It depends on the care and nutrition of royal jelly provided by worker bees during oviposition.

LITERATURA

- ALBER M., JORDAN R., RUTTNER F., RUTTNER H., 1955. *Von der Paarung der Honigbiene*. Z. Bienenforschung, 31-28.
- BÉKÉSI L., SZALAI E. M., 2003. *Experiments on hygienic behaviour of honey bees*. J. apic. Sci. 47, 5-10.
- BOER S. P. A. DEN, BOOMSMA J. J., BAER B., 2009. *Honey bee males and queens use glandular secretions to enhance sperm viability before and after storage*. J. Ins. Physiol. 55, 538-543.
- BOBRZECKI J., WILDE J., 1991. *Wpływ pozyskiwania obnóży trzema rodzajami poławiaczy pyłku na rozwój i produktywność rodzin pszczelich*. Pszczeln. Zesz. Nauk. 35, 19-27.
- BORSUK G., 2009. *Influence of increased division of labour among worker bees on dead brood removal*. J. apic. Sci. 53, 2 1-9.
- BRANDENBURGO M. A. M., GONCALVES L. S., 1990. *Environmental influence on the aggressive (defense) behavior and colony development of Africanized bees*. Cienc. Cult. 42, 759-771.
- BREED M. D., PAGE R. E., 1989. *The genetics of social evolution*. Westview Press, Boulder, CO.
- BREED M. D., ROBINSON G. E., PAGE R. E., 1990. *Division of labor during honey bee colony defense*. Behav. Ecol. Sociobiol. 27, 395-401.
- BÜCHLER R., 1998a. *Erfahrungen mit der Buckfastbiene I*. Deut. Bienen J. 6, 4-7.
- BÜCHLER R., 1998b. *Varroamilbe – welche Perspektiven bietet uns die Toleranzzüchtung?* Bienenvater 11, 7-13.
- BUDZYŃSKI M., 2003. *Wykorzystanie badań etologicznych w hodowli zwierząt – ogólny zarys problemu*. Materiały Konferencyjne Środowisko, Zwierzę, Produkt – Lublin, 13-16.
- CALDERONE N. W., PAGE R. E., 1991. *The evolutionary genetics of division of labour in colonies of the honey bee (Apis mellifera)*. Am. Natural. 138, 69-92.
- CASH A. C., WHITFIELD C. W., ISMAIL N., ROBINSON G. E., 2005. *Behavior and the limits of genomic plasticity: power and replicability in microarray analysis of honeybee brains*. Genes Brain Behav. 4, 267-271.
- CHUDA-MICKIEWICZ B., 1998. *Method of identifying the number of sperms in the spermathecae of bumble bee queens*. Pszczeln. Zesz. Nauk. 4, 26-33.
- COBEY S.W., 2003. *The extraordinary honey bee mating strategy and a simple field dissection of the spermatheca*. Am. Bee J. 143, 67-69.
- COLLINS A. M., RINDERER T. E., 1995. *Effect of empty comb on defensive behavior of honeybees*. J. Chem. Ecol. 11, 33-338.
- COLLINS A. M., RINDERER T. E., TUCKER K. W., SYLVESTER H. A., LACKETT J. J., 1980. *A model of honeybee defensive behavior*. J. apic. Res. 19, 224-231.
- COLLINS A. M., RINDERER T. E., HARBO J. R., BOLTON A. B., 1982. *Colony defense by Africanized and European honey bees*. Science 218, 72-74.
- COLLINS A. M., RINDERER T. E., TUCKER K. W., 1988. *Colony defence of two honeybee types and their*

- hybrid. 1. Naturally mated queens. *J. apic. Res.* 27, 141-145.
- CYMBOROWSKI B., 1984. *Endokrynologia owadów*. PWN, Warszawa.
- DANKA R. G., HELLMICH II R. L., RINDERER T. E., COLLINS A. M., 1987. Diet-selection ecology of tropically and temperately adapted honey bees. *Anim. Behav.* 35, 1858-1863.
- DRELLER C., PAGE R. E., FONDRK M. K., 1999. Regulation of pollen foraging in honeybee colonies: effects of young brood, stored pollen and empty space. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 54, 227-233.
- ECKERT C. D., WINSTON M. L., YDENBERG R. C., 1994. The relationship between populations size, amount of brood and individual foraging behaviour in the honey bee, *Apis mellifera* L. *Oecologia* 97, 248-255.
- FEWELL J. H., WINSTON M. L., 1992. Colony state and regulation of pollen foraging in the honey bee, *Apis mellifera*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 30, 387-393.
- FEWELL J., PAGE R. E., 1993. Genotypic variation in foraging responses to environmental stimuli by honey bees, *A. m. mellifera*. *Experientia* 49, 1106-1112.
- FEWELL J., WINSTON M. L., 1996. Regulation of nectar collection in relation to honey storage levels by honey bees, *A. mellifera*. *Behav. Ecol.* 7, 286-291.
- FLIS W., PALEOLOG J., 1998. Porównanie zdolności do pobierania i do magazynowania pokarmu u pszczoły miodnej w testach pod izolatorami. XXXV Naukowa Konferencja Pszczelarska. 25-26.
- FREE J. B., 1961. The stimuli releasing the stinging response of honeybees. *Anim. Behav.* 9, 193-196.
- FRISCH K. VON., 1941. *Aus dem Leben der Bienen*. Berlin Springer.
- FRISCH K. VON., 1967. *The Dance Language and Orientation of Bees*. Cambridge, Mass. The Belknap Press of Harvard University Press.
- GARY N. E., 1999. *Activities and behaviour of honey bees. The hive and honey bee*. Dadant & Sons Hamilton, USA.
- GESSNER B., RUTTNER F., 1977. Transfer der Spermatozoen in die Spermatheka der Bienenkönigin. *Apidologie* 8, 1-18.
- GODZIŃSKA E.J., 2007. *Owady społeczne: mity i fakty*. Kosmos 56, 371-381.
- GONCALVES L. S., 1974a. The introduction of the African bees (*A. m. adansonii*) into Brazil and some comments on their spread in South America. *Am. Bee J.* 114, 414-415.
- GONCALVES L. S., 1974b. Comments on the aggressiveness of the Africanized bees in Brazil. *Am. Bee J.* 114, 448-450.
- GRABOWSKI P., WILDE J., BRATKOWSKI J., 2000. Composition and weight of pollen loads gathered by high and low pollen-collecting honeybee colonies. *Apidologie* 31, 607-609.
- GROMISZ M., 1997. Selekcja na konkurencyjność. *Pszczelarz Polski* 3, 12-13.
- GUDERSKA J., 1963. *Hodowla pszczół*. PWRiL, Warszawa.
- GUZMAN-NOVA E., PAGE R. E., 1994. Genetic dominance and worker interactions affect honeybee colony defense. *Behav. Ecol.* 5, 91-97.
- HARBO J. R., 1995. Observations on hygienic behavior and resistance to chalkbrood. *Am. Bee J.* 135, 828.
- HELLMICH II R. L., ROTHENBUHLER W. C., 1986. Relationship between different amounts of brood and the collection and use of pollen by the honey bee (*Apis mellifera* L.). *Apidologie* 17, 13-20.
- HIGO H. A., COLLEY S. J., WINSTON M. L., SLESSOR K. N., 1992. Effects of honey bee (*Apis mellifera* L.) queen mandibular gland pheromone on foraging and brood rearing. *Can. Entomol.* 124, 409-418.
- HÖLDOBLER B., WILSON E. O., 2009. *The superorganism. The beauty, elegance, and strangeness of insect societies*. W.W. Norton, New York, London.
- HUNT G. J., 2007. *Flight and fight: A comparative view of the neurophysiology and genetics of honey bee defensive behavior*. *J. Insect. Physiol.* 53, 399-410.
- KEFUSS J., TABER S., VANPOUCKE J., REY F., 1996. A Practical Method to Test for Disease Resistance in Honey Bees. *Am. Bee J.* 136, 31-32.
- KOENIGER N., KOENIGER G., 1991. An evolutionary approach to mating behaviour and drone copulatory organs in *Apis*. *Apidologie* 22, 581-590.
- KONOPACKA Z., 1989. Czynniki wpływające na wyniki sztucznego unasienniania matek pszczelich i ich jakość. IŚiK, Puławy
- LEFEBVRE M. G., BEATTE A. J., 1991. Sound responses of honeybee to six chemical stimuli. *J. apic. Res.* 30, 156-161.
- LIEBIG G., 2002. *Über das Lebensalter der Bienen*. *Deut. Bienen J.* 10, 4-6.
- LIPIŃSKI Z., 2002. *Istota oraz mechanizm porzucania gniazd przez roje pszczół miodnych*. Błeniam, Olsztyn.
- LOPER G. M., 1985. Influence of age on the fluctuation of iron in the oenocytes of the honey bee (*Apis mellifera*) drones. *Apidologie* 16, 181-184.
- MACKAY T. F. C., 1981. Genetic variation in varying environments. *Genet. Res.* 37, 79-93.
- MANNING A., 1976. *Wstęp do etologii*. Wyd. PWRiL Warszawa.
- MASCHWITZ U. W., 1964. Alarm substances and alarm behavior in social Hymenoptera. *Nature* 204, 324-327.
- MAUL V., BIENEFFELD K., PRAAGH J. P., DUSTMANN J. H., STAEMMLER G., MAUTZ D., 1999. Einfluss von Buckfast und Carnica auf Verhaltenseigenschaften der Landbiene. *Deut. Bienen J.* 7, 18-21.
- MAURIZIO A., 1954. Pollen its composition, collection, utilization and identification. *Bee World* 35, 49-50.
- MILNE Ch. P., 1985. An estimate of the heritability of worker longevity or length of life in the honeybee. *J. apic. Res.* 24, 140-143.
- MORITZ R. F. A., KRYGER P., ALLSOPP M. H., 1996. Competition for royalty in bees. *Nature* 381, 384.
- NELSON D. L., MCKENNA D., ZUMWALT E., 1987. The effect of continuous pollen trapping on sealed brood, honey production and gross income in Northern Alberta. *Am. Bee J.* 127, 648-650.
- NEUMANN P., MORITZ R. F. A., 2000. Testing genetic variance hypotheses for the evolution of polyandry in the honeybee (*Apis mellifera* L.). *Insect. Soc.* 47, 271-279.
- OLSZEWSKI K., PALEOLOG J., 2007. Study on an easy method of hygienic behaviour evaluation in honey bee. *Med. Wet.* 63, 165-166.
- OSTROWSKA W., 1985. *Gospodarka pasieczna*. Wydanie III. PWRiL Warszawa.
- PAGE R. E., 1997. The evolution of insect societies. *Endeavour* 21, 114-120.
- PAGE R. E., FONDRK M. K., 1995. The effects of colony-level selection on the social organization of honey bee (*Apis mellifera* L.) colonies: colony-level components of pollen hoarding. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 36, 135-144.
- PALACIO M. A., FIGINI E. E., RUFFINENGO S. R., RODRIGUEZ E. M., HOYO M. L., 2000. Changes in population of *Apis mellifera* L. selected for hygienic behaviour and its relation to brood disease tolerance. *Apidologie* 31, 471-478.

- PALEOLOG J., 1996. *Specyfika pracy hodowlanej w pszczelnictwie. I Ocena wartości użytkowej i hodowlanej*. Przegląd Hodowlany 4, 24–26.
- PALEOLOG J., 2002. *Prawne i etyczne aspekty ochrony zwierząt doświadczalnych a polskie badania pszczelnicze w dobie integracji z Unią Europejską*. Biul. Nauk. UWM Olsztyn 19, 81–87.
- PALEOLOG J., FLIS W., 1999. *Wpływ genotypu i środowiska na zdolność pobierania wziątku u pszczoły miodnej w testach polowych i laboratoryjnych*. Annales UMCS 17, 289–294.
- PALEOLOG J., FLIS W., WIŚNIEWSKA M., WIŚNIEWSKI K., 1999. *Wpływ zdolności do konkutowania rodzin o różnych genotypach na stopień wykorzystania źródeł pokarmu u pszczoły miodnej*. Zesz. Nauk. PTZ, Przegląd Hodowlany 40, 49–58.
- PALMER K. A., OLDROYD B. P., 2000. *Evolution of multiple mating in the genus Apis*. Apidologie 31, 235–248.
- PANKIW T., PAGE R. E., FONDRK M. K., 1998. *Brood pheromone stimulates pollen foraging in honey bee (Apis mellifera)*. Behav. Ecol. Sociobiol. 44, 193–198.
- PAXTON R. J., SAKAMOTO C. H., RUGIGA F. C., 1994. *Modification of honey bee (Apis mellifera L.) stinging behaviour by within-colony environment and age*. J. apic. Res. 33, 75–82.
- PECHHACKER H., 1998. *Einfluss der Kreuzungsbienen auf die Bienen des kleinen Imkers*. Bienenvater 1, 5–9.
- PIDEK A., 1988. *Wpływ pozyskiwania pyłku na rozwój i produktywność rodzin pszczelich oraz efekty ekonomiczne pasiek*. Pszczeln. Zesz. Nauk. 32, 197–212.
- PRABUCKI J., 1998. *Pszczelnictwo*. Albatros, Szczecin.
- RINDERER T. E., COLLINS A. M., 1986. *Behavioral genetics*. [W:] *Bee Genetics and Breeding*. RINDERER T. (red.). Academic Press INC, New York, 155–173.
- ROMANIUK K., WITKIEWICZ W., 1998. *Ocena usuwania przez pszczoły sztucznie uszkodzonego czerwie z zasklepionych komórek*. XXXV Naukowa Konferencja Pszczelarska, 60–61.
- ROTHENBUHLER W. C., 1964. *Behavior genetics of nest cleaning in honey bee IV. Response of F₁ and backcross generation to disease-killed brood*. Am. Zool. 4, 111–123.
- RUTTNER F., 1966. *The life and flight activity of drones*. Bee World 47, 93–100.
- RUTTNER F., 1992. *Naturgeschichte der Honigbienen*. Ehrenwirth Verlag, München.
- RUTTNER F., KOENIGER G., 1971. *The filling of the spermatheca of the honey bee queen active migration or passive transport of the spermatozoa*. J. Comp. Physiol. A 72, 411–422.
- SADOWSKI B., CHMURZYŃSKI J. A., 1989. *Biologiczne mechanizmy zachowania*. PWN Warszawa.
- SCHLUNS H., KOENIGER G., KOENIGER N., MORITZ R. F. A., 2004. *Sperm utilization pattern in the honeybee (Apis mellifera)*. Behav. Ecol. Sociobiol. 56, 458–463.
- SICEANU A., 2000. *Studies on the behaviour of worker honeybees on the recapping of artificially decapped brood*. Pszczeln. Zesz. Nauk. 2, 35–41.
- SOCZEK Z., 1958. *Wpływ niektórych czynników na loty i kopulację matek pszczelich*. Pszczeln. Zesz. Nauk. 2, 109–119.
- SPIVAK M., 1996. *Honey bee hygienic behavior and defense against Varroa jacobsoni*. Apidologie 27, 245–260.
- SPIVAK M., GILLIAM M., 1993. *Facultative expression of hygienic behaviour of honey bees in relation to disease resistance*. J. apic. Res. 32, 147–157.
- SPIVAK M., DOWNEY D. L., 1998. *Field assays for hygienic behavior in honey bees (Hymenoptera: Apidae)*. J. Econ. Entomol. 91, 64–70.
- SPIVAK M., REUTER G. A., MELTON R., BREYFOGLE P., 1994. *Honey bee hygienic behavior and tolerance to Varroa jacobsoni*. Am. Bee J. 134, 836–837.
- STROTT A. C., 1974. *Genetic study of aggressiveness of two subspecies of Apis mellifera in Brazil. 1. Some tests to measure aggressiveness*. J. apic. Res. 13, 33–38.
- STROTT A. C., 1975. *Genetic study of aggressiveness of two subspecies of Apis mellifera in Brazil. 2. Time at which the first sting reached a leather ball*. J. apic. Res. 14, 171–175.
- TABER S., 1958. *Concerning the number of times queen bees mate*. J. Econ. Entomol. 51, 786–789.
- TAYLOR M. A., 2002. *The extraordinary honey bee mating strategy and a simple field dissection of the spermatheca*. Am. Bee J. 143, 89–92.
- TAUTZ J., 2008. *Fenomen pszczoł miodnych*. Galaktyka.
- THOM C., SEELEY T. D., TAUTZ J., 2000. *A scientific note on the dynamics of labor devoted to nectar foraging in a honey bee colony: number of foragers versus individual foraging activity*. Apidologie 31, 737–738.
- TINBERGEN N., 1956. *The Study of Instinct*. Oxford University Press, London.
- TITERA D., KOKKORIS J., 1994. *Effect of microinjection into the brood cells on the opening and cleaning behavior of honey bees*. Apidologie 25, 503–504.
- TRJASKO W. W., 1951. *Przznaky osiemnennosti pcielich matok*. Pčelovodstvo 11, 25–31.
- TRUMP R. F., THOMPSON V. C., ROTHENBUHLER W. C., 1967. *Behaviour genetics of nest cleaning in honey bees. V. Effect of previous experience and composition of combined colonies on response to disease-killed brood*. J. apic. Res. 6, 127–131.
- VOCKENHUBER H., 1999. *Wie vererbt sich die Stechlust der Afrikanisierten Biene*. Bienenvater 1, 16–17.
- WAITE R., BROWN M., THOMPSON H., 2003. *Hygienic behaviour in honey bees in the UK: a preliminary study*. Bee World 84, 19–26.
- WELLS H., WELLS P. H., 1983. *Honey bee foraging ecology: optimal diet, minimal uncertainty or individual constancy?* J. Anim. Ecol. 52, 829–836.
- WENNING C., 2002. *Reduced chemical beekeeping*. Am. Bee J. 142, 21–23.
- WILCZYŃSKA R., PALEOLOG J., 1998. *Wpływ genotypu, środowiska i braku matki na długowieczność pszczoł robotnic*. Zesz. Nauk. AR Kraków. 57, 857–860.
- WILDE J., 2008. *Hodowla pszczoł*. PWRiL, Poznań.
- WILDE J., BRATKOWSKI J., 1997. *Ocena przydatności rodzin pszczelich do pozyskiwania obnóży pyłkowych*. XXXIV Naukowa Konferencja Pszczelarska, 34–35.
- WINSTON M., 1995. *No matter how long I live, things I'll never see*. Bee Culture 123, 273–274.
- WITHERELL P. C., 1971. *The extraordinary honey bee mating strategy and a simple field dissection of the spermatheca*. Am. Bee J. 13, 42–45.
- WOYKE J., 1955. *Multiple mating of the honeybee queen (Apis mellifica L.) in one nuptial flight*. Bull. Acad. Polon. Sci. Cl. II 3, 175–180.
- WOYKE J., 1958. *Przebieg kopulacji u pszczoł*. Pszczeln. Zesz. Nauk. 2, 1–42.
- WOYKE J., 1960. *Naturalne i sztuczne unasienianie matek pszczelich*. Pszczeln. Zesz. Nauk. 4, 183–275.
- WOYKE J., 1971. *Unasienianie matek pszczelich na trutowisku o zwiększonej liczbie trutni*. Pszczeln. Zesz. Nauk. 15, 43–51.
- WOYKE J., 1984. *Correlations and interactions between population, length of worker life and*

- honey production by honeybees in temperate region.* J. apic. Res. 23, 148-154.
- WOYKE J., 2004. *Dziedziczenie higienicznego zachowania pszczół.* Pszczelarstwo 4, 2-4.
- WOYKE J., 2008. *Why the eversion of the endophallus of honey bee drone stops at the partly everted stage and significance of this.* Apidologie 39, 627-636.
- WOYKE J., RUTTNER F., 1958. *An anatomical study of the mating process in the honeybee.* Bee World 39, 3-18.
- WOYKE J., WILDE J., REDDY C. C., 2004. *Open-air-nesting honey bees Apis dorsata and Apis laboriosa differ from the cavity-nesting Apis mellifera and Apis cerana in brood hygiene behaviour.* J. Invert. Pathol. 86, 1-6.