KOSMOS
PROBLEMY NAUK BIOLOGICZNYCH

Tom 71 2022
Numer 3 (336)
Strony 307-316

Polskie Towarzystwo Przyrodników im. Kopernika

SYLWIA ŁOPUCH

Katedra Zoologii i Dobrostanu Zwierząt
Wydział Biologii i Hodowli Zwierząt
Uniwersytet Rolniczy im. Hugona Kołłątaja w Krakowie
Mickiewicza 21, 31-120 Kraków
E-mail: Sylwia.Lopuch@urk.edu.pl

WIBROAKUSTYCZNA KOMUNIKACJA PSZCZOŁY MIODNEJ (*Apis mellifera* L.)

WSTĘP

Komunikacja wibroakustyczna opiera się na drganiach i dźwiękach, i odgrywa istotną rolę w porozumiewaniu się wielu gatunków zwierząt, w tym również pszczół. Zwłaszcza gatunki społeczne, takie jak pszczoła miodna (*Apis mellifera*), rozwinęły złożone systemy komunikacji, obejmujące różne sygnały wibroakustyczne. Pszczoły, w przeciwieństwie do innych gatunków, nie posiadają specjalnych narządów do wytwarzania dźwięków (np. narządów strydulacyjnych). Przez pewien czas uważano również, że owady te nie słyszą, ponieważ nie wykryto u nich struktur anatomicznych służących do odbierania dźwięków przenoszonych w powietrzu.

Komunikacja wibroakustyczna pszczół wciąż jest słabo poznana. W przypadku wielu zarejestrowanych sygnałów nie wiadomo jaki niosą przekaz, kto konkretnie jest nadawcą komunikatu, a kto odbiorcą. Wynika to z trudności wiążących się z jej badaniem. Z tego względu obserwacje i doświadczenia prowadzone są głównie w warunkach laboratoryjnych na hodowlanych pszczołach miodnych. Dotychczas komunikację wibroakustyczną badano głównie z użyciem mikrofonu rejestrującego dźwięki, rzadziej za pomocą wibrometru laserowego mierzącego drgania wytwarzane przez pszczołę. Jednak identyfikacja osobnika wysyłającego sygnał wibroakustyczny w grupie pszczół na plastrze jest trudna, podobnie jak rejestracja konkretnego sygnału wśród dźwięków i drgań wytwarzanych przez całą rodzinę pszczelą. Ze względu na opisane wyżej trudności wciąż poszukiwane są nowe metody badań. Naukowcy wykazali się dużą pomysłowością wykorzystując np.: optyczny tachometr rejestrujący prędkość obrotową, anemometr termoelektryczny służący do pomiaru prędkości przepływu powietrza czy akcelerometr mierzący przyspieszenie (MICHELSEN i współaut. 1987, SPANGLER 1991, RAMSAY i współaut. 2017). Wykorzystanie szybkich i ultraszybkich kamer okazało się jednym ze skuteczniejszych rozwiązań, ponieważ kamera pozwala łatwiej zidentyfikować pszczołę wysyłającą sygnał, zachowanie jej samej i otaczających ją osobników oraz zarejestrować konkretny sygnał. Dla ludzi, dla których dominującym zmysłem jest wzrok, jest to bardzo duże ułatwienie w analizie komunikacji wibroakustycznej, tym bardziej, że dodatkowo obserwujemy zachowanie pszczoły wysyłającej sygnał oraz zachowanie odbiorcy lub odbiorców sygnału, widzimy cały kontekst, który pozwala na lepsze zrozumienie znaczenia komunikatu. Ruchy skrzydeł, towarzyszące wytwarzaniu sygnałów wibroakustycznych, zwykle są nieznaczne i niemożliwe do zaobserwowania bez odpowiedniej kamery, rejestrującej obrazy z szybkością co najmniej kilkuset klatek na sekundę. Dla porównania, w telewizji standardem jest odtwarzanie filmów w tempie 25 klatek na sekundę, a w grach komputerowych 30 lub 60 klatek na sekundę. Natomiast w omawianych badaniach, zachowanie pszczół jest zwykle rejestrowane z szybkością tysięcy klatek na sekundę, co pozwala dokładnie przeanalizować ruch skrzydeł. Z kolei zaletą badań z użyciem mikrofonu, akcelerometru lub wibrometru laserowego jest możliwość precyzyjnej analizy dźwięków i drgań generowanych przez pszczołę z uwzględnieniem np.: amplitudy (tj. największego wychylenia z położenia równowagi), natężenia (tj. miary energii fali akus-

Słowa kluczowe: drgania, dźwięki, pszczoły, ruchy skrzydeł, sygnały wibroakustyczne, szybka kamera

tycznej), podstawowej częstotliwości (tj. liczby cykli na 1 sekundę; Hz), występowania lub braku składowych harmonicznych (tj. wielokrotności podstawowej częstotliwości), czy modulacji częstotliwości.

Komunikacja wibroakustyczna odgrywa istotną rolę w porozumiewaniu się osobników pszczoły miodnej w gnieździe, ponieważ rodzina pszczela składa się z dziesiątków tysięcy pszczół, które muszą się skutecznie komunikować między sobą, żeby koordynować swoją aktywność. W gnieździe jest ciemno, dlatego pszczoły nie mogą wykorzystywać sygnałów wzrokowych, ale rozwinęły złożony system porozumiewania się z użyciem sygnałów węchowych i wibroakustycznych (HRNCIR i współaut. 2006, HUNT i RICHARD 2013, RICHARD i HUNT 2013, BORTOLOTTI i COSTA 2014). Komunikacja wibroakustyczna może być w pewnych okolicznościach bardziej użyteczna dla pszczół w porównaniu do węchowej, ponieważ sygnały wibroakustyczne są szybko generowane, nie są trwałe, szybko rozchodzą się w otoczeniu i są ograniczone do niewielkiej przestrzeni wokół pszczoły nadającej komunikat, ale prawdopodobnie są one bardziej kosztowne (KIRCHNER 1993).

Zaburzenia w komunikacji wibroakustycznej, wywołane czynnikami środowiskowymi, zwłaszcza pochodzenia antropogenicznego, np. środkami biobójczymi lub zanieczyszczeniami elektromagnetycznymi, ale również chorobami, mogą mieć bardzo poważne konsekwencje dla współpracy osobników wewnątrz rodzin pszczelich, przyrównywanych czasem do superorganizmu (TAUTZ 2008). Z tego względu lepsze zrozumienie komunikacji pszczół może pomóc w ich ochronie. Ma to szczególne znaczenie aktualnie, gdy doświadczamy globalnie spadku populacji pszczół i pogorszenia ich kondycji na skutek niszczenia siedlisk, niedożywienia, zmian klimatycznych, różnych zanieczyszczeń obecnych w środowisku oraz chorób.

WYTWARZANIE I WYKRYWANIE SYGNAŁÓW WIBROAKUSTYCZNYCH

Sygnały wibroakustyczne wytwarzane są u pszczół za pomocą szybkich skurczów mięśni skrzydeł, które generują oscylacje tułowia (SIMPSON 1964, ESCH i WILSON 1967). Drgania te przekazywane są przez podłoże poprzez przyciskanie przez pszczołę tułowia do plastra (ESCH 1964, SIMPSON 1964) lub przez bezpośredni kontakt polegający na przyciskaniu tułowia do innej pszczoły (SEELEY i TAUTZ 2001, SCHLEGEL i współaut. 2012). Drgania przenoszone są również na skrzydła i odnóża, które oscylują dokładnie tak samo jak tułów, co wykazano za pomocą dwóch wibrometrów laserowych, z których jeden rejestrował drgania tułowia, a drugi drgania końca skrzydła lub odnóża (HRNCIR i współaut. 2008). Drgania z podłoża odbierane są przez narządy goleniowe umiejscowione na odnóżach pszczół (TAUTZ 1996, NIEH i TAUTZ 2000, HUNT i RICHARD 2013 – patrz rys. 1).

Ponadto, w trakcie tańca werbunkowego pszczoły miodnej wykazano, że skrzydła, poruszające się na skutek drgań tułowia, wytwarzają dźwięki przenoszone w powietrzu (ang. airborne sounds) (ESCH i WILSON 1967; MICHELSEN i współaut. 1986a, 1987). Dźwięki te odbierane są jako oscylacje cząstek powietrza o wysokiej amplitudzie (MICHELSEN i współaut. 1986a, 1987; TOWNE i KIRCHNER 1989), najprawdopodobniej przez narząd Johnstona umiejscowiony na czułkach pszczół (DRELLER i KIRCHNER 1993, HUNT i RICHARD 2013 – patrz rys. 1). Nie jest wykluczone, że innym sygnałom wibroakustycznym towarzyszą również dźwięki przenoszone w powietrzu, nie zbadano jednak tego dotychczas. Poruszające się skrzydła dodatkowo wytwarzają strumienie powietrza za odwłokiem tańczącej pszczoły; kierunek ich przepływu jest stały, dlatego uważa się, że może on pomagać pszczołom obserwującym taniec w ocenie kierunku wskazywanego przez tancerkę (MICHELSEN i współaut. 1987, MICHELSEN 2003). Tym bardziej, że więcej obserwatorek gromadzi się wokół odwłoka tańczącej pszczoły niż wokół jej głowy i tułowia (MICHELSEN i współaut. 1987, JUDD 1995, ROHRSEITZ i TAUTZ 1999). Obserwatorki podążające bezpośrednio za tancerką częściej odnajdywały również źródło pożytku (JUDD 1995). Ponadto, ruch skrzydeł przypuszczalnie ułatwia rozpraszanie sygnałów zapachowych wytworzonych przez tańczącą pszczołę lub zapachów przyniesionych ze środowiska (THOM i współaut. 2007). Nagrania szybką kamerą potwierdziły wcześniejsze przypuszczenia, że pszczoły poruszają skrzydłami w trakcie tańca werbunkowego. Nagrania te pozwoliły również zobaczyć w zwolnionym tempie jak dokładnie wygląda taniec werbunkowy pszczoły miodnej, dając możliwość jego precyzyjnej analizy (ŁOPUCH i TOFILSKI 2017a, 2020 – patrz filmy z suplementów).

Większość sygnałów wibroakustycznych cechuje niska podstawowa częstotliwość wynosząca od 100 do 500 Hz. Część sygnałów obejmuje dodatkowo wiele składowych harmonicznych o częstotliwości sięgającej tysięcy Hz (MICHELSEN i współaut. 1986a, b; KIRCHNER 1993). Częstotliwości podstawowe sygnałów wibroakustycznych mogą być modulowane poprzez składanie lub rozkładanie skrzydeł, co wiąże się z różnicami w obciążeniu powierzchni nośnej skrzydeł (ESCH i WILSON 1967, PRATT i współaut. 1996, SEELEY i TAUTZ 2001). Najwyższa częstotliwość drgań występuje przy

całkowicie złożonych skrzydłach (Esch i Wilson 1967).

Pszczoła miodna prawdopodobnie potrafi odbierać dźwięki i drgania o częstotliwości sięgającej do 3000 Hz, ponieważ w tym zakresie częstotliwości obserwowano reakcje pszczół na sygnały wibroakustyczne, w tym reakcje znieruchomienia (Michelsen i współaut. 1986a, b; Towne i Kirchner 1989).

SYGNAŁY WIBROAKUSTYCZNE

TANIEC WERBUNKOWY

Najlepiej poznanym sygnałem wibroakustycznym stosowanym w komunikacji pszczół społecznych jest taniec werbunkowy. Taniec ten wykonują zbieraczki, czyli starsze pszczoły, które wylatują z gniazda w poszukiwaniu pożytku: pyłku, nektaru, spadzi lub wody. Jeśli znajdą wartościowe źródło pokarmu, wracają do gniazda i poprzez taniec informują o tym inne pszczoły. Celem tańca jest rekrutacja nowych zbieraczek dzięki temu, że w tańcu zawarta jest informacja o odległości źródła pożytku, jego obfitości i kierunku w jakim należy lecieć (Von Frisch 1967).

Jednymi z pierwszych zbadanych dźwięków wykorzystywanych w porozumiewaniu się pszczół były „dźwięki tańca" (ang. dance sounds). Odgrywają one zasadniczą rolę w komunikacji, ponieważ w trakcie cichych, bezdźwięcznych tańców zbieraczki nie rekrutują obserwatorek (Esch 1964, Michelsen i współaut. 1989). Natomiast mutanty pszczół o skróconych skrzydłach (ang. diminutive wings) rekrutowały o połowę mniej obserwatorek w porównaniu do pszczół typu dzikiego (Kirchner i Sommer 1992).

W trakcie tańca werbunkowego, zbieraczka w fazie wywijania porusza się w linii prostej, po czym w fazie powrotu wraca do punktu, z którego rozpoczyna kolejną fazę wywijania. W efekcie pszczoła porusza się po torze zbliżonym do ósemki (Łopuch i Tofilski 2017b – patrz rys. 1). Taniec składa się z wielu takich powtórzonych ósemek, nawet około 100 (Seeley i współaut. 2000). W fazie wywijania tancerka porusza odwłokiem na boki z częstotliwością wynoszącą około 12–15 Hz (Von Frisch i Jander 1957; Michelsen i współaut. 1987; Hrncir i współaut. 2011; Łopuch i Tofilski 2017a, b, 2020). W trakcie wychyleń odwłoka, odnóża tancerki wywierają większy nacisk na plaster, co również może przyczyniać się do przekazywania drgań przez podłoże (Tautz 2008). Wychyleniom odwłoka towarzyszą drgania tułowia i ruch skrzydeł, które tworzą pulsy (tj. serie drgań tułowia i uderzeń skrzydeł następujących po sobie bez przerwy), przedzielone okresami bezruchu. Częstotliwość pulsów wynosi od 25 do 35 Hz (Wenner 1962a; Michelsen i współaut. 1987; Hrncir i współaut. 2011; Łopuch i Tofilski 2017a, b, 2020). Natomiast częstotliwość drgań tułowia i ruchów skrzydeł wynosi od 200 do 350 Hz (Wenner 1962a; Wenner i współaut. 1967; Michelsen i współaut. 1986a; Spangler 1991; Kirchner i Sommer 1992; Hrncir i współaut. 2011; Łopuch i Tofilski 2017a, b, 2020). Tańczące pszczoły poruszają skrzydłami przez 40–47% czasu trwania fazy wywijania (Łopuch i Tofilski 2017a, b).

Czas trwania fazy wywijania i liczba wychyleń odwłoka zawierają informacje o odległości od gniazda, w której leży źródło pożytku (Von Frisch i Jander 1957). Ponieważ wychyleniom odwłoka towarzyszą pulsy drgań tułowia i ruchu skrzydeł, liczba tych pulsów i czas ich trwania również mogą uczestniczyć w przenoszeniu informacji o odległości źródła pokarmu od gniazda (Wenner 1962a; Hrncir i współaut. 2011; Łopuch i Tofilski 2017a, b). Nie jest wykluczone, że częstotliwość ruchu skrzydeł również może brać udział w przekazywaniu informacji o odległości, w której leży źródło pożytku, ze względu na łatwość jej modulacji poprzez otwieranie lub składanie skrzydeł (Esch i Wilson 1967, Seeley i Tautz 2001). W jednej z prac sugerowano, że częstotliwość ruchu skrzydeł zmniejsza się w miarę zwiększania się odległości źródła pożytku od gniazda (Spangler 1991), jednak nie udało się tego potwierdzić (Łopuch i Tofilski 2017b).

Taniec werbunkowy pszczół informuje również o opłacalności źródła pożytku, która zależy od wielu czynników, np. rodzaju i obfitości pokarmu, czy odległości od gniazda. Prawdopodobieństwo wykonania tańca, czas jego trwania i liczba wykonanych ósemek zwiększa się wraz z opłacalnością pokarmu (Waddington i Kirchner 1992, Seeley i współaut. 2000). Tancerki wytwarzały „dźwięki tańca" (mierzone za pomocą mikrofonu) i drgania tułowia (mierzone za pomocą wibrometru laserowego) z większym prawdopodobieństwem przy bardziej opłacalnych źródłach pożytku. Wówczas pulsy „dźwięków tańca" i drgań tułowia były dłuższe, a przerwy między nimi krótsze (Waddington i kirchner 1992, Hrncir i współaut. 2011). Ponadto, obserwowano wzrost częstotliwości wychyleń odwłoka (Seeley i współaut 2000), wzrost częstotliwości pulsów „dźwięków tańca" (Wenner i współaut. 1967, Waddington i Kirchner 1992) i wzrost częstotliwości „dźwięków tańca" (Waddington i Kirchner 1992), chociaż nie we wszystkich badaniach (Wenner i współaut. 1967, Hrncir i współaut. 2011). Większość obserwatorek nie towarzyszy tancerce w trakcie całego tańca, zwykle śledzi tylko kilka ósemek (Judd 1995). Z tego względu najprawdo-

podobniej cała informacja o położeniu pożytku i jego jakości zawarta jest w każdej ósemce.

Czas trwania fazy powrotu również zależy od opłacalności źródła pożytku, ponieważ tancerki skracają czas jej trwania przy mniej zasobnych źródłach, a wydłużają przy bardziej opłacalnych (SEELEY i współaut. 2000, HRNCIR i współaut. 2011). Ruchy skrzydeł występują również w fazie powrotu, chociaż tancerki poruszają skrzydłami jedynie przez 8–10% czasu trwania tej fazy, czyli około 5-krotnie rzadziej niż w fazie wywijania (ŁOPUCH i TOFILSKI 2017a, b, 2020). Przypuszczalnie przenoszą one również informacje o opłacalności źródła pożytku, ponieważ zbieraczki otrzymujące syrop o wyższym stężeniu cukru częściej wytwarzały pulsy ruchu skrzydeł w porównaniu do pszczół pobierających syrop o niższym stężeniu (ŁOPUCH i TOFILSKI 2020).

Taniec werbunkowy pszczoły miodnej jest jednym z bardziej złożonych sygnałów, ponieważ nie tylko informuje o odległości, kierunku i opłacalności źródła pożytku, ale wskazówki przenoszone są na różne sposoby. Poza opisaną powyżej drogą wibroakustyczną, pewne informacje przenoszone są drogą chemiczną. Tańczące pszczoły wytwarzają związki chemiczne (alkany), które sprawiają, że więcej zbieraczek wylatuje w poszukiwaniu pokarmu (THOM i współaut. 2007). Rolę niewątpliwie odgrywa również dotyk, ponieważ część pszczół obserwujących taniec (25–56%), wchodzi w bezpośredni kontakt z tancerką, podążając za nią i dotykając ją czułkami przez ponad 60% czasu trwania fazy wywijania (MICHELSEN i współaut. 1987, JUDD 1995, ROHRSEITZ i TAUTZ 1999, ŁOPUCH i TOFILSKI 2017a). Ze względu na to, że czułki pszczół wyposażone są w różne receptory, mogą odbierać nie tylko bodźce dotykowe (SEELEY 1995).

ŚPIEW

Śpiew matki pszczoły miodnej (ang. queen piping) znany jest od dawna, ponieważ jest dobrze słyszalny dla ludzkiego ucha. Mniej znany i zbadany jest śpiew robotnic pszczoły miodnej (ang. worker piping). Ponadto nowe badania wskazują, że trutnie, czyli samce pszczoły miodnej, również śpiewają.

Śpiew matki

Śpiew powstaje na skutek szybkich skurczów mięśni skrzydeł, a powstałe drgania przekazywane są przez matkę bezpośrednio do podłoża poprzez przyciskanie tułowia do plastra (SIMPSON 1964, ESCH i WILSON 1967). Wyróżnia się dwa rodzaje śpiewu matek: titanie (ang. tooting) i kwakanie (ang. quacking). Titanie wydawane jest przez młode matki pszczele już po opuszczeniu mateczników, podczas gdy kwakanie wydają młode matki pozostające jeszcze w matecznikach. Jeśli matek zamkniętych w matecznikach jest więcej, chóralnie odpowiadają na titanie. Śpiew matki pszczelej najprawdopodobniej skierowany jest do innych matek, ponieważ po titaniu zwykle następuje kwakanie (WENNER 1962b, FLETCHER 1978, MICHELSEN i współaut. 1986b, GROOTERS 1987). Nie wiadomo jaką dokładanie informację niesie śpiew matek. Przypuszcza się, że matki porozumiewają się ze sobą, żeby skoordynować czas opuszczenia gniazda wraz z rojem. Inna hipoteza zakłada, że matki porozumiewają się, żeby wzajemnie oszacować swoją liczbę i jakość, a co za tym idzie ryzyko walki i przejęcia gniazda lub opuszczenia go z własnym rojem (KIRCHNER 1993, HRNCIR i współaut. 2006). Na śpiew matki reagują również robotnice, które nieruchomieją w trakcie śpiewu. Jest to dla nich informacja, że matka jest obecna w gnieździe (MICHELSEN i współaut. 1986b). Śpiew matki stopniowo ustaje po jej powrocie z lotu godowego i rozpoczęciu składania jaj. Przy użyciu szybkiej kamery zarejestrowano śpiew starszej matki w warunkach doświadczalnych, w których uniemożliwiono jej wylot z gniazda z rojem, gdy młoda matka już się wygryzła z matecznika (ŁOPUCH i TOFILSKI 2019a).

Śpiew matki jest słyszalny dla ludzkiego ucha i wyraźnie odróżnia się od innych dźwięków wydawanych przez pszczoły. Częstotliwość podstawowa waha się od 300 Hz do 500 Hz, natomiast składowe harmoniczne mogą osiągać 5000 Hz (WENNER 1962b, SIMPSON 1964, MICHELSEN i współaut. 1986b, ŁOPUCH i TOFILSKI 2019a). Matki mogą modulować częstotliwość dźwięku, która rośnie z wiekiem matki (MICHELSEN i współaut. 1986b). W przypadku titania, pierwszy puls jest dłuższy i trwa ponad 1 sekundę, a jego częstotliwość rośnie, kolejne pulsy są krótsze i trwają średnio 0,25 sekundy. W kolejnych dniach po wygryzieniu młodej matki podstawowa częstotliwość sygnału wzrasta do 500 Hz, a liczba pulsów spada z 17 do 7 na pojedynczy sygnał. W przypadku kwakania podstawowa częstotliwość jest niższa i wynosi około 350 Hz, a pulsy są krótkie i trwają około 0,2 sekundy (WENNER 1962b, MICHELSEN i współaut. 1986b, HRNCIR i współaut. 2006). Analiza śpiewu matki szybką kamerą wykazała, że wytwarzają one również krótkie pulsy trwające od 15 do 162 ms (ŁOPUCH i TOFILSKI 2019a – patrz film 1 z suplementu).

Śpiew robotnic

Śpiew robotnic różni się od śpiewu matki krótszym czasem trwania pulsów i niższą częstotliwością (ŁOPUCH i TOFILSKI 2019a). Jednym z lepiej zbadanych sygnałów wibroakustycznych generowanych przez robotnice pszczoły miodnej jest śpiew (ang. wings-toge-

ther piping) wytwarzany przed wyrojeniem się pszczół, czyli przed opuszczeniem gniazda przez część pszczół wraz ze starszą matką, podczas gdy w starym gnieździe pozostaje młoda matka z pozostałą częścią robotnic i czerwiem. Zwiadowczynie, czyli robotnice, które wyszukiwały miejsca nadające się na założenie nowego gniazda, już po jego wyborze, biegają po gnieździe i wytwarzają śpiew, przygotowujący inne pszczoły do wylotu roju, na około 1 do 2 godzin przed samym wylotem (Seeley i Tautz 2001, Visscher i Seeley 2007). Im bardziej zbliża się czas wylotu roju, tym bardziej pszczoły te stają się aktywne. Wchodzą one w bezpośredni kontakt z innymi robotnicami przyciskając do nich tułów lub czasem chwytając je pierwszą parą odnóży. W trakcie śpiewu skrzydła mają złożone i przyciśnięte do odwłoka, który wygięty jest w dół. W efekcie robotnice będące odbiorcami sygnału rozgrzewają mięśnie skrzydeł (Seeley i Tautz 2001). Śpiew składa się z wielu pulsów poprzedzielanych przerwami. Podstawowa częstotliwość śpiewu waha się między 100–200 Hz na początku i 200–250 Hz na końcu pulsu. Cechą charakterystyczną tego sygnału jest modulowana częstotliwość oraz liczne, silne składowe harmoniczne sięgające od 400 do 2000 Hz. W efekcie powstaje dźwięk o wysokiej częstotliwości. Czas trwania pojedynczego pulsu wynosi od 600 do 820 ms. Robotnice wytwarzają od 30 do 60 pulsów na minutę, których częstość rośnie wraz ze zbliżającym się wylotem roju (Seeley i Tautz 2001).

Zwiadowczynie około 10 minut przed wylotem roju z gniazda zaczynają wytwarzać kolejny sygnał wibroakustyczny (ang. buzz-run signal), którego celem jest zapoczątkowanie wylotu roju. Jest to brzęczący dźwięk o podstawowej częstotliwości sięgającej od 180 do 250 Hz, emitowany przez robotnice co 0,5 do 3 sekund w trakcie biegania po gnieździe z częściowo lub całkowicie rozpostartymi skrzydłami. Gdy zwiadowczyni napotka inną pszczołę, wchodzi z nią w bezpośredni kontakt, a wówczas częstotliwość dźwięku wzrasta do 400–500 Hz i trwa do 5 sekund. Powstały dźwięk jest niski, ponieważ nie zawiera silnych składowych harmonicznych. Sygnałowi towarzyszy specyficzne zachowanie pszczoły, która biega zygzakami po gnieździe, starając się napotkać jak najwięcej pszczół, wbiega w środek grup robotnic i rozprasza je (Esch 1967, Rangel i Seeley 2008, Rittschof i Seeley 2008). Podobne zachowanie zaobserwowano u zwiadowczyń przebywających u wejścia do gniazda. Wydaje się jednak, że w tym przypadku ma ono na celu obronę miejsca do gniazdowania przed innym rojem (Rangel i współaut. 2010).

Robotnice śpiewają nie tylko do siebie nawzajem, ale również do matki. Najczęściej obserwowano taką komunikację na 6–10 dni przed wylotem roju z gniazda, w stosunku do matki składającej jaja. Częstość śpiewu robotnic wzrasta im bliżej do wylotu, osiągając największą częstość tuż przed wylotem i wewnątrz roju, wówczas robotnice wytwarzają od 8 do19 pulsów na minutę. Robotnica generując śpiew przyciska tułów lub głowę do ciała matki pszczelej, a odwłok wygina w dół (Pierce i współaut. 2007). Nie wiadomo, które robotnice śpiewają: czy są to zwiadowczynie poszukujące nowego miejsca na gniazdo, czy pszczoły ze świty matki, czyli robotnice opiekujące się matką, karmiąc ją, czyszcząc i broniąc. Nie jest również jasne znaczenie śpiewu – przypuszcza się, że ma on na celu zapoczątkowanie wylotu matki pszczelej z rojem (Pierce i współaut. 2007). Może on jednak pełnić inne funkcje, np. przygotowywać matkę do opuszczenia gniazda, biorąc pod uwagę fakt, że śpiew kierowany jest do matki na wiele dni przed wylotem roju, gdy składa ona jeszcze jaja.

Rejestrując zachowanie pszczół szybką kamerą wykazano, że robotnice porozumiewają się z matką często i w różnych sytuacjach. Obserwowano robotnice poruszające skrzydłami, gdy były w bezpośrednim kontakcie z matką, dotykając jej głową lub tułowiem, czasem chwytając pierwszą parą odnóży. Najczęściej były to robotnice ze świty matki. Nie jest jednak wykluczone, że nie tylko one komunikowały się z matką. Zachowanie takie zarejestrowano w przypadku kontaktów robotnic z młodymi matkami, jeszcze nieunasiennionymi, mającymi przed sobą lot godowy, oraz ze starszymi matkami, unasiennionymi i składającymi jaja, jak również w przypadku matek przygotowujących się do opuszczenia gniazda wraz z rojem. Wskazuje to na zróżnicowane znaczenie tego przekazu. W przypadku młodych matek, robotnice mogą stymulować je do lotu godowego (Łopuch i Tofilski 2019a – patrz film 1 z suplementu). Natomiast w przypadku starszych matek robotnice mogą modyfikować tempo składania przez nie jaj. Doświadczalnie wykazano, że usunięcie plastrów z niezasklepionym czerwiem, czyli larwami, spowodował wzrost częstotliwości występowania pulsów ruchu skrzydeł u robotnic, skierowanych do matki (Łopuch i Tofilski 2021 – patrz film z suplementu). Średnia częstotliwość ruchu skrzydeł robotnic w kontakcie z matką wynosiła 208 Hz w czasie wymiany matki na skutek rojenia lub cichej wymiany (tj. wychowania nowej matki przez robotnice, gdy w gnieździe jest starsza matka, a rodzina pszczela nie przygotowuje się do podzielenia). Poza tym okresem spadała średnio do 188 Hz. Średni czas trwania pulsów wynosił 80 ms w czasie wymiany matki i 61 ms poza tym okresem. Robotnice poruszały również skrzydłami siedząc na matecznikach,

w których rozwijały się młode matki. Średnia częstotliwość ruchu skrzydeł robotnic wynosiła wówczas 214 Hz, a średni czas trwania pulsów 86 ms (ŁOPUCH i TOFILSKI 2019a).

Śpiew (ang. wings-apart piping) zarejestrowano również u zbieraczek powracających do gniazda poza okresem wymiany matki. Robotnice po powrocie chodziły po gnieździe, co kilka sekund przystając i przyciskając tułów do plastra, rzadziej do innej pszczoły, podnosząc odwłok do góry, skrzydła lekko rozpościerając i poruszając nimi w trakcie emisji śpiewu. Zachowanie takie mogły prezentować nawet przez 1–2 godziny. Średnia podstawowa częstotliwość śpiewu wynosiła około 380 Hz, towarzyszyły jej liczne i silne składowe harmoniczne od 2500 do 5500 Hz. Średni czas trwania pulsu wynosił 1 sekundę (zakres od 0,15 do 2,2 sekundy). Częstość wytwarzania pulsów wahała się od 1 do 17 na minutę. Przypuszcza się, że celem komunikatu jest przekazanie przez zbieraczkę informacji o pożytku, ale nie wiadomo jakiej treści. Nie jest również jasne, które robotnice są odbiorcami wiadomości (PRATT i współaut. 1996). Rejestrując zachowanie pszczół szybką kamerą poza okresem wymiany matki wykazano, że robotnice poruszają skrzydłami wchodząc w kontakt z innymi robotnicami w różnych sytuacjach ze średnią częstotliwością 165 Hz. Średni czas trwania pulsów wynosił 80 ms (ŁOPUCH i TOFILSKI 2019a). Nie wiadomo jednak jakie informacje pszczoły przekazywały, kim byli nadawcy i odbiorcy komunikatów.

Robotnice składające jaja w rodzinach pszczelich pozbawionych matki również śpiewają. Śpiew był wytwarzany w trakcie różnych aktywności, np. poruszania się po plastrze, czyszczenia ciała czy odpoczynku. Wiele robotnic śpiewało po złożeniu jaja, często jednak po emisji śpiewu były atakowane przez inne pszczoły. Robotnica w trakcie śpiewu przyciskała tułów do podłoża, głowę trzymała uniesioną, podobnie jak odwłok, a skrzydła były lekko rozpostarte. Podstawowa częstotliwość śpiewu wynosiła około 350 Hz i towarzyszyły jej silne składowe harmoniczne sięgające około 2000 Hz. Średni czas trwania pulsu wynosił 600 ms (OHTANI i KAMADA 1980).

Strażniczki, czyli robotnice stojące na straży przy wlotku ula i monitorujące pszczoły wchodzące do środka, wytwarzają z kolei sygnały wibroakustyczne o wysokiej częstotliwości podczas agresywnych interakcji z drapieżnikami, np. szerszeniami lub osami. Przypuszcza się, że działają one odstraszająco na drapieżniki i/lub rekrutują inne robotnice do obrony gniazda. Średnia podstawowa częstotliwość dźwięku wynosi od 500 to 700 Hz i obejmuje kilka składowych harmonicznych sięgających 2000 Hz, podczas gdy średni czas trwania pulsu wynosi 622 ms (OHTANI i KAMADA 1980). U części strażniczek stojących na wlotku ula i sprawdzających powracające do gniazda zbieraczki obserwowano również ruch skrzydeł o średniej częstotliwości 217 Hz i średnim czasie trwania pulsu 26 ms. Ponadto, niektóre spośród powracających do gniazda zbieraczek poruszały skrzydłami w kontakcie ze strażniczkami (ŁOPUCH i TOFILSKI 2019a).

Ruchy skrzydeł zaobserwowano również u blisko 60% robotnic wykonujących taniec mający na celu zachęcenie innych pszczół do oczyszczenia ich ciała (ang. grooming dance). W trakcie tańca robotnica porusza odnóżami jak przy czyszczeniu ciała, równocześnie kręcąc i wyginając ciało (BOZIC i VALENTINCIC 1995, LAND i SEELEY 2004). Średnia częstotliwość ruchu skrzydeł wyniosła 145 Hz, a średni czas trwania pulsu 66 ms (ŁOPUCH i TOFILSKI 2019a).

Pojedyncze pulsy ruchu skrzydeł zarejestrowano w przypadku tańca trzęsącego (ang. tremble dance), występujące zaledwie u 7% tancerek. Taniec ten jest wykonywany przez powracające do gniazda zbieraczki nektaru, które krążą po plastrze, trzęsąc i kołysząc ciałem. Ma on głównie na celu zrekrutowanie innych robotnic do odebrania nektaru przyniesionego przez tancerkę i zniechęcenie zbieraczek do lotów do źródła pożytku, z którego ona wróciła (SEELEY 1992, NIEH 1993, THOM i współaut. 2003). Pojedyncze pulsy ruchu skrzydeł zaobserwowano również u robotnic usiłujących usunąć trutnie z gniazda po ich powrocie z lotu godowego (ŁOPUCH i TOFILSKI 2019a).

Pewną ciekawostką jest kwaczący dźwięk (ang. quacking sound) wydawany przez robotnice budzące się z narkozy, wywołanej wdychaniem dwutlenku węgla. Składa się on z serii krótkich pulsów o średnim czasie trwania 100 ms, przedzielonych krótkimi przerwami wnoszącymi średnio 120 ms. Podstawowa częstotliwość dźwięku waha się między 350 Hz a 400 Hz i towarzyszy jej wiele silnych składowych harmonicznych w zakresie od 500 Hz do 5000 Hz. Pszczoła emitując go obniża tułów do podłoża, usztywnia odnóża i wykonuje ruch do przodu przy każdym pulsie, skrzydła złożone na odwłoku lekko wibrują. Dźwięk wydawany jest przy kontakcie z inną pszczołą, która pozostaje w bezruchu na czas trwania kontaktu i emisji dźwięku, a potem wraca do swojej poprzedniej aktywności. Znaczenie tego zachowania nadal pozostaje niejasne (SCHNEIDER i GARY 1984).

Śpiew trutni?

Nagrania szybką kamerą ujawniły, że trutnie również poruszają skrzydłami, podobnie jak robotnice i matki pszczele. Zachowanie takie obserwowano najczęściej przed wylotem trutni

z gniazda na lot godowy. Średnia częstotliwość ruchu skrzydeł wynosiła 190 Hz, a średni czas pulsu 33 ms. Trutnie przed opuszczeniem gniazda stawały się bardzo aktywne, biegając po plastrach. Być może w ten sposób próbowały zsynchronizować swój wylot, ale ta hipoteza wymaga potwierdzenia. Trutnie poruszały skrzydłami również w sytuacji, gdy robotnice próbowały usunąć je z gniazda (średnia częstotliwość ruchu skrzydeł wynosiła 204 Hz, a średni czas pulsu 33 ms) oraz w rodzinie z nieunasiennioną matką, w której trutnie rozwijały się w komórkach przeznaczonych dla robotnic (średnia częstotliwość ruchu skrzydeł wynosiła 171 Hz, a średni czas pulsu 16 ms) (Łopuch i Tofilski 2019a – patrz film 3 z suplementu). Ostatnio zarejestrowano szybką kamerą poruszanie przez trutnie skrzydłami również w godzinach rannych, gdy w gnieździe było spokojnie (Łopuch i Tofilski dane nieopublikowane). Trutnie, zwykle młode osobniki, czasem wchodzą w bezpośredni kontakt z robotnicami, przypuszczalnie prosząc o nakarmienie lub oczyszczenie (Boucher i Schneider 2009). Możliwe, że komunikują się wówczas z robotnicami drogą wibroakustyczną. Jest zatem prawdopodobne, że trutnie również porozumiewają się z innymi pszczołami śpiewając, podobnie jak czynią to robotnice i matki. Tym bardziej, że pszczoły rozgrzewają mięśnie skrzydeł przed wylotem z gniazda bez generowania przy tym dźwięków, drgań tułowia czy ruchów skrzydeł (Heinrich i Esch 1994).

SYGNAŁY MODULUJĄCE

Sygnały modulujące to sygnały wytwarzane w różnych sytuacjach i wywołujące różne odpowiedzi ze strony odbiorcy, ze względu na ich ogólny charakter. Przykładami wibroakustycznych sygnałów modulujących u pszczoły miodnej są: sygnał wibracyjny (dawniej nazywany tańcem radości) i sygnał stop.

SYGNAŁ WIBRACYJNY

Sygnał wibracyjny wytwarzany jest przez robotnice, które wędrują po gnieździe, zatrzymując się co jakiś czas i poruszając odwłokiem w górę i w dół, z częstotliwością od 18 do 22 Hz. Zwykle przytrzymują inną pszczołę (matkę, robotnicę lub trutnia) pierwszą parą odnóży, rzadziej stoją na plastrze obok pszczoły, do której wysyłają sygnał (Allen 1959, Gahl 1975, Biesmeijer 2003, Schneider i Lewis 2004, Łopuch i Tofilski 2019a). Przekazują innym pszczołom komunikat o ogólnym znaczeniu: ,,zrób coś". Robotnica odbierająca informację zwykle wykazuje większą aktywność i podejmuje pracę, np. zajmuje się opieką nad potomstwem lub wylatuje z gniazda w poszukiwaniu pożytku (Biesmeijer 2003, Schneider i Lewis 2004). Przekaz sygnału wibracyjnego skierowanego do matek może mieć różne znaczenie, w zależności od tego, czy jest wykonywany na młodej, nieunasiennionej, czy na starszej unasiennionej matce. W pierwszym przypadku robotnice mogą stymulować matkę do lotu godowego lub rozpoczęcia składania jaj. Natomiast w drugim przypadku częstość sygnału wibracyjnego kierowanego do matki nasila się w okresie 2–3 tygodni, w miarę zbliżania się chwili wylotu roju z gniazda. Przypuszczalnie celem sygnału jest przygotowanie matki do opuszczenia gniazda, ponieważ w tym okresie jest ona rzadziej karmiona i zmuszana przez robotnice do większej aktywności ruchowej. W efekcie chudnie i przestaje składać jaja, co może ułatwić jej przelot do nowego miejsca gniazdowania (Allen 1959, Schneider i Lewis 2004). Robotnice wykonują sygnał wibracyjny również na matecznikach (Allen 1959, Łopuch i Tofilski 2019a). W ostatnich latach zaobserwowano, że robotnice kierują sygnał wibracyjny również do trutni, głównie młodych, jeszcze niedojrzałych płciowo. W efekcie trutnie zwiększają swoją aktywność i wchodzą w kontakty z innymi robotnicami, przypuszczalnie szukając takich, które je nakarmią i oczyszczą (Boucher i Schneider 2009, Sloane i współaut. 2012).

SYGNAŁ STOP

Sygnał stop niesie komunikat odwrotny do sygnałów wibracyjnego i śpiewu, ponieważ jego celem jest zahamowanie aktywności innych pszczół (Nieh 1993, Seeley i współaut. 2012, Kietzman i Visscher 2015). Sygnał ten często jest kierowany do zbieraczek wykonujących taniec werbunkowy. Sygnał stop przypomina śpiew robotnic, ale ma wyższą częstotliwość, a pulsy są krótsze. Podstawowa częstotliwość sygnału wynosi od 270 do 540 Hz, a czas trwania pulsu od 60 do 240 ms (Michelsen i współaut. 1986a; Nieh 1993; Pastor i Seeley 2005; Schlegel i współaut. 2012; Seeley i współaut. 2012; Łopuch i Tofilski 2019a, b – patrz film). Pszczoła wytwarzająca sygnał zwykle przyciska głowę do robotnicy, której przekazuje komunikat (Esch 1964, Schlegel i współaut. 2012).

SYGNAŁY ŁĄCZONE

Niektóre sygnały wibroakustyczne pszczół są łączone ze sobą, np. taniec werbunkowy lub śpiew robotnic występuje czasem w sekwencji z sygnałem wibracyjnym. Jest to stosunkowo rzadkie zjawisko. Sygnał wibracyjny połączony z tańcem werbunkowym stanowił od 5% do 8% sygnałów wibracyjnych. Częstotliwość ruchu odwłoka była nieco większa zarówno w przypadku sygnału wibracyjnego, jak i tańca (Bies-

meijer 2003, ŁOPUCH i TOFILSKI 2019a). Być może wyższa częstotliwość ruchu odwłoka i łączenie dwóch sygnałów wibroakustycznych wynika z większego podekscytowania pszczoły. Znalezienie przez zbieraczkę opłacalnego źródła pokarmu sprawia, że taniec jest bardziej energiczny i dłużej trwa (SEELEY i współaut. 2000).

Sekwencja sygnału wibracyjnego i śpiewu robotnic kierowana była głównie do matki, ale również do innych robotnic i była wykonywana na matecznikach. W sekwencji czas trwania śpiewu był wydłużony i wynosił średnio około 200 ms, podczas gdy średnia częstotliwość ruchu skrzydeł wynosiła około 200 Hz (ŁOPUCH i TOFILSKI 2019a – patrz film 2 z suplementu). Nie wiadomo, jaki przekaz niesie to zachowanie.

Streszczenie

Pszczoła miodna (*Apis mellifera*) wykształciła złożony system porozumiewania się, który pozwala koordynować różne aktywności niezbędne do funkcjonowania rodziny. Sygnały wibroakustyczne odgrywają w nim istotną rolę, ponieważ pozwalają na przekazywanie informacji o położeniu źródeł pożytku i ich zasobności, mobilizowanie pszczół do pracy lub obrony gniazda, synchronizowanie wylotu roju i wiele innych komunikatów. Komunikacja wibroakustyczna pszczoły miodnej wciąż jest jednak słabo poznana. Nie wiadomo, jakie informacje niosą niektóre sygnały, ani kto jest ich nadawcą i odbiorcą. Ze względu na trudności napotykane w trakcie badań, poszukiwane są nowe metody. Alternatywą dla dotychczasowych badań, prowadzonych z użyciem głównie mikrofonu, są nagrania szybką kamerą, które pozwalają na precyzyjną analizę zachowania pszczoły wysyłającej sygnał i jej otoczenia.

LITERATURA

ALLEN M. D., 1959. *The occurrence and possible significance of the ''shaking'' of honeybee queens by the workers*. Anim. Behav. 7, 66-69.

BIESMEIJER J. C., 2003. *The occurrence and context of the shaking signal in honey bees (Apis mellifera) exploiting natural food sources*. Ethology 109, 1009-1020.

BORTOLOTTI L., COSTA C., 2014. *Chemical communication in the honey bee society*. [W:] *Neurobiology of chemical communication*. MUCIGNAT-CARETTA C. (red.). CRC Press/Taylor & Francis.

BOUCHER M., SCHNEIDER S. S., 2009. *Communication signals used in worker-drone interactions in the honeybee, Apis mellifera*. Anim. Behav. 78, 247-254.

BOZIC J., VALENTINCIC T., 1995. *Quantitative analysis of social grooming behavior of the honey bee Apis mellifera carnica*. Apidologie 26, 141-147.

DRELLER C., KIRCHNER W. H., 1993. *Hearing in honeybees: localization of the auditory sense organ*. J. Comp. Physiol. A 173, 275-279.

ESCH H., 1964. *Beiträge zum Problem der Entfernungsweisung in den Schwänzeltänzen der Honigbiene*. Z. Vergl. Physiol. 48, 534-546.

ESCH H., 1967. *The sounds produced by swarming honey bees*. Z.Vergl. Physiol. 56, 408-411.

ESCH H., WILSON D., 1967. *The sounds produced by flies and bees*. Z. Vergl. Physiol. 54, 256-267.

FLETCHER D. J. C., 1978. *Vibration of queen cells by worker honeybees and its the issue of swarms with virgin queens*. J. Apic. Res. 17, 14-26.

GAHL R. A., 1975. *The shaking dance of honey bee workers: evidence for age discrimination*. Anim. Behav. 23, 230-232.

GROOTERS H. J., 1987. *Influences of queen piping and worker behaviour on the timing of emergence of honey bee queens*. Insect. Soc. 34, 181-19.

HEINRICH B., ESCH H., 1994. *Thermoregulation in bees*. Am. Nat. 82, 164-170.

HRNCIR M., BARTH F. G., TAUTZ J., 2006. *Vibratory and airborne-sound signals in bee communication (Hymenoptera)*. [W:] *Insect sounds and communication. Physiology, behaviour, ecology and evolution*. DROSOPOULOS S., CLARIDGE M. F. (red.). CRC Press, 421-436.

HRNCIR M., GRAVEL A. I., SCHORKOPF D. L. P., SCHMIDT V. M., ZUCCHI R., BARTH F.G., 2008. *Thoracic vibrations in stingless bees (Melipona seminigra): resonances of the thorax influence vibrations associated with flight but not those associated with sound production*. J. Exp. Biol. 211, 678-685.

HRNCIR M., MAIA-SILVA C., MC CABE S. I., FARINA W. M., 2011. *The recruiter's excitement – features of thoracic vibrations during the honey bee's waggle dance related to food source profitability*. J. Exp. Biol. 214, 4055-4064.

HUNT J. H., RICHARD F. J., 2013. *Intracolony vibroacoustic communication in social insects*. Insect. Soc. 60, 403-417.

JUDD T. M., 1995. *The waggle dance of the honey bee: which bees following a dancer successfully acquire the information?* J. Insect Behav. 8, 343-354.

KIETZMAN P. M., VISSCHER P. K., 2015. *The anti--waggle dance; use of stop signal as negative feedback*. Front. Ecol. Evol. 3, 1-5.

KIRCHNER W. H., 1993. *Acoustical communication in honeybees*. Apidologie 24, 297-307.

KIRCHNER W. H., SOMMER K., 1992. *The dance language of the honeybee mutant diminutive wings*. Behav Ecol Sociobiol 30, 181-184.

LAND B. B., SEELEY T. D., 2004. *The grooming invitation dance of the honey bee*. Ethology 110, 1-10.

ŁOPUCH S., TOFILSKI A., 2017a. *Direct visual observation of wing movements during the honey bee waggle dance*. J. Insect Behav. 30, 199-210.

ŁOPUCH S., TOFILSKI A., 2017b. *Importance of wing movements for information transfer during honey bee waggle dance*. Ethology 123, 974-980.

ŁOPUCH S., TOFILSKI A., 2019a. *Use of high-speed recording to detect wing beating produced by honey bees*. Insect. Soc. 66, 235-244.

ŁOPUCH S., TOFILSKI A., 2019b. Insectes Sociaux blog: https://insectessociaux.com/2019/01/03/a-high-speed-camera-reveals-a-new-behavior-of-honey-bees/

ŁOPUCH S., TOFILSKI A., 2020. *Impact of the quality of food sources on the wing beating of honey bee dancers*. Apidologie 51, 631-641.

ŁOPUCH S., TOFILSKI A., 2021. *The effect of a lack of uncapped brood on social interactions between honey bee workers and the queen*. Apidologie. 52, 1346-1357.

MICHELSEN A., 2003. *Signals and flexibility in the dance communication of honeybees*. J. Comp. Physiol. A 189, 165-174.

MICHELSEN A., ANDERSEN B. B., 1989. *Honeybees can be recruited by a mechanical model of a dancing bee*. Naturwissenschaften 76, 277-280.

MICHELSEN A., KIRCHNER W. H., LINDAUER M., 1986a. *Sound and vibrational signals in the dance language of the honeybee, Apis mellifera*. Behav. Ecol. Sociobiol. 18, 207-212.

MICHELSEN A., KIRCHNER W. H., ANDERSEN B. B., LINDAUER M., 1986b. *The tooting and quacking vibration signals of honeybee queens: a quantitative analysis*. J. Comp. Physiol. A 158, 605-601.

MICHELSEN A., TOWNE W. F., KIRCHNER W. H., KRYGER P., 1987. *The acoustic near field of a dancing honeybee*. J. Comp. Physiol. A 161, 633-643.

NIEH J. C., 1993. *The stop signal of honey bees: reconsidering its message*. Behav. Ecol. Sociobiol. 33, 51-56.

NIEH J. C., TAUTZ J., 2000. *Behaviour-locked analysis reveals weak 200-300 Hz comb vibrations during the honeybee waggle dance*. J. Exp. Biol. 203, 1573-1579.

OHTANI T., KAMADA T., 1980. *Worker piping: the piping sounds produced by laying and guarding worker honeybees*. J. Apic. Res. 19, 154-163.

PASTOR K. A., SEELEY T. D., 2005. *The brief piping signal of the honey bee: begging call or stop signal?* Ethology 111, 775-784.

PIERCE A. L., LEWIS L. A., SCHNEIDER S., 2007. *The use of the vibration signal and worker piping to influence queen behavior during swarming in honey bees, Apis mellifera*. Ethology 113, 267-275.

PRATT S. C., KUHNHOLZ S., SEELEY T. D., WEIDENMULLER A., 1996. *Worker piping associated with foraging in undisturbed queenright colonies of honey bees*. Apidologie 27, 13-20.

RAMSAY M., BENSCIK M., NEWTON M. I., 2017. *Longterm trends in the honeybee 'whooping signal' revealed by automated detection*. PlosOne 12, e0171162.

RANGEL J., SEELEY T. D., 2008. *The signals initiating the mass exodus of a honeybee swarm from its nest*. Anim Behav 76, 1943-1952.

RANGEL J., GRIFFIN S. R., SEELEY R. D., 2010. *Nest-site defense by competing honey bee swarms during house-hunting*. Ethology 116, 608-618.

RICHARD F. J., HUNT J. H., 2013. *Intracolony chemical communication in social insects*. Insect. Soc. 60, 275-291.

RITTSCHOF C. C., SEELEY T. D., 2008. *The buzz-run: how honeybees signal 'Time to go!'* Anim. Behav. 75, 189-197.

ROHRSEITZ K., TAUTZ J., 1999. *Honey bee dance communication: waggle run direction coded in antennal contacts?* J. Comp. Physiol. A 184, 463–470.

SCHLEGEL T., VISSCHER P. K., SEELEY T. D., 2012. *Beeping and piping: characterization of two mechanoacoustic signals used by honey bees in swarming*. Naturwissenschaften 99, 1067-1071.

SCHNEIDER S. S., GARY N. E., 1984. *'Quacking': a sound produced by worker honeybees after exposure to carbon dioxide*. J. Api. Res. 23, 25-30.

SCHNEIDER S. S., LEWIS L., 2004. *The vibration signal, modulatory communication and the organization of labor in honey bees, Apis mellifera*. Apidologie 35, 117-131.

SEELEY T. D., 1992. *The tremble dance of the honey bee: message and meanings*. Behav. Ecol. Sociobiol. 31, 375-383.

SEELEY T. D., 1995. *The wisdom of the hive. The social physiology of honey bee colonies*. Cambridge. MA: Harvard University Press.

SEELEY T. D, TAUTZ J., 2001. *Worker piping in honey bees swarms and its role in preparing for liftoff*. J Comp Physiol A 187, 667-676.

SEELEY T. D., MIKHEYEV A. S., PAGANO G. J., 2000. *Dancing honey bees tune both duration and rate of waggle-run production in relation to nectar-source profitability*. J Comp Psychol 186, 813-819.

SEELEY T. D., VISSCHER P. K., SCHLEGEL T., HOGAN P. M., FRANKS N. R., MARSCHALL J. A. R., 2012. *Stop signals provide cross inhibition in collective decision-making by honeybee swarms*. Science 335, 108-111.

SIMPSON J., 1964. *The mechanism of honey-bee queen piping*. Z. Vergl. Physiol. 48, 277-282.

SLOANE J. D., STOUT T. L., HUANG Z. Y., SCHNEIDER S. S., 2012. *The influence of drone physical condition on the likelihood of receiving vibration signals from worker honey bees, Apis mellifera*. Insect. Soc. 59, 101-107.

SPANGLER H. G., 1991. *Do honey bees encode distance information into the wing vibrations of the waggle dance*. J. Insect Behav. 4, 15-20.

TAUTZ J., 1996. *Honeybee waggle dance: recruitment success depends on the dance floor*. J. Exp. Biol. 199, 1375-1381.

TAUTZ J., 2008. *The buzz about bees. Biology of a superorganism*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.

THOM C., GILLEY D. C., TAUTZ J., 2003. *Worker piping in honey bees (Apis mellifera): the behavior of piping nectar foragers*. Behav. Ecol. Sociobiol. 53, 199-205.

THOM C., GILLEY D. C., HOOPER J., ESCH H. E., 2007. *The scent of the waggle dance*. PloS Biol. 5, e228.

TOWNE W. F., KIRCHNER W. H., 1989. *Hearing in honey bees: detection of air-particle oscillations*. Science 244, 686-688.

VISSCHER P. K, SEELEY T. D., 2007. *Coordinating a group departure: who produces the piping signals on honeybee swarms?* Behav. Ecol. Sociobiol. 61, 1615-1621.

VON FRISCH K., 1967. *The dance language and orientation of bees*. Harvard University Press, Cambridge.

VON FRISCH K., JANDER R., 1957. *Über die Schwänzeltanz der Bienen*. Z. Vergl. Physiol. 40, 239-263.

WADDINGTON K. D., KIRCHNER W. H., 1992. *Acoustical and behavioral correlates of profitability of food sources in honey bee round dances*. Ethology 92, 1-6.

WENNER A. M., 1962a. *Sound production during the waggle dance of the honey bee*. Anim. Behav. 10, 79-95.

WENNER A. M., 1962b. *Communication with queen honey bee by substrate sound*. Science 138, 446-448.

WENNER A. M., WELLS P. H., ROHLF F. J., 1967. *An analysis of the waggle dance and recruitment in honey bees*. Physiol. Zool. 40, 317-344.

KOSMOS Vol. 71, 3, 307-316, 2022

SYLWIA ŁOPUCH

Department of Zoology and Animal Welfare, Faculty of Animal Science, University of Agriculture in Krakow, 21 Mickiewicza Av., 31-120 Kraków, E-mail: Sylwia.Lopuch@urk.edu.pl

VIBROACOUSTIC COMMUNICATION OF HONEY BEE (*Apis mellifera* L.)

Summary

Honey bees (*Apis mellifera*) developed a complex communication system that allows to coordinate different activities necessary for functioning of a colony. Vibro-acoustic signals play an important role because they allow to transfer of information about a location of food resources and their profitability, to mobilise bees for work or nest defence, to synchronise a take-off a swarm, and many others messages. The vibro-acoustic communication of honey bees is still poorly understand. It is not known which information is transferred by some of the signals, who is a sender and who is a receiver of a signal. Due to the difficulties met during research, new methods are searched. An alternative for research, conducted mainly with the use of a microphone, is a high-speed video recording that allows to precisely analyse the behaviour of a bee sending a signal and her surroundings.

Key words: bees, high-speed camera, sounds, vibrations, vibro-acoustic signals, wing movements