

UNIVERZA V LJUBLJANI
BIOTEHNIŠKA FAKULTETA
ODDELEK ZA BIOLOGIJO

Zvonka BRICMAN

OBRAMBNO VEDENJE MEDONOSNE ČEBELE (*Apis mellifera carnica*) PROTI RDEČI GOZDNI MRAVLJI (*Formica polyctena*)

DIPLOMSKO DELO

Univerzitetni študij

Ljubljana, 2008

UNIVERZA V LJUBLJANI
BIOTEHNIŠKA FAKULTETA
ODDELEK ZA BIOLOGIJO

Zvonka BRICMAN

OBRAMBNO VEDENJE MEDONOSNE ČEBELE (*Apis mellifera carnica*) PROTI RDEČI GOZDNI MRAVLJI (*Formica polyctena*)

DIPLOMSKO DELO

Univerzitetni študij

DEFENSE BEHAVIOUR OF THE CARNIOLAN HONEYBEE (*Apis mellifera carnica*) AGAINST FORREST RED ANT (*Formica polyctena*)

GRADUATION THESIS

University studies

Ljubljana, 2008

Diplomsko delo je zaključek univerzitetnega študija biologije. Laboratorijski poskusi so bili opravljeni na Katedri za etologijo Oddelka za biologijo Biotehniške fakultete Univerze v Ljubljani, poskusi v panjih in na krmišču pa v čebelarški delavnici zraven Oddelka za biologijo.

Študijska komisija Oddelka za biologijo je za mentorja diplomske naloge imenovala doc. dr. J. Božiča.

Komisija za oceno in zagovor:

Predsednik: prof. dr. Ivan Kos
Univerza v Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo

Član: prof. dr. Tine Valentinčič
Univerza v Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo

Član: doc. dr. Janko Božič
Univerza v Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo

Datum zagovora: 4. 2. 2008

Naloga je rezultat lastnega raziskovalnega dela.

Podpisana se strinjam z objavo svoje naloge v polnem tekstu na spletni strani Digitalne knjižnice Biotehniške fakultete. Izjavljam, da je naloga, ki sem jo oddala v elektronski obliki, identična tiskani verziji.

Zvonka BRICMAN

KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA

- ŠD** Dn
DK UDK 591.57:595.799:595.796 (043.2) =163.6
KG medonosna čebela/obrambno vedenje/mravlje/mravljica kislina
AV BRICMAN, Zvonka
SA BOŽIČ, Janko (mentor)
KZ SI-1000 Ljubljana, Večna pot 111
ZA Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo
LI 2008
IN OBRAMBNO VEDENJE MEDONOSNE ČEBELE (*Apis mellifera carnica*)
PROTI RDEČI GOZDNI MRAVLJI (*Formica polyctena*)
TD diplomsko delo (univerzitetni študij)
OP XI, 51 str., 6 pregl., 11 sl., 3 pril., 27 vir.
IJ sl
Ji sl/en

AI Medonosne čebele (*Apis mellifera* L.) se na napade mravelj odzovejo z obrambnim vedenjem kot je pobrenčavanje s krili in zasuk zadka proti napadalcu. Vsaka posamezna čebela z obrambnim vedenjem prispeva k obrambi celotne čebelje družine. Opazovali smo obrambna vedenja kranjske čebele (*Apis mellifera carnica* Poll., 1879) na napade rdeče gozdne mravlje (*Formica polyctena* Förster, 1850) A) pri vhodu v panj, B) na krmišču in C) na stekleni plošči pod pokrovom petrijevke v laboratoriju. V vseh treh poskusih se je mravlja s tipalnicami najprej dotaknila glave čebele. Čebele se na dotik odzovejo s pobrenčavanjem, s podvijanjem zadka proti mravlji in s sunkovitim begom. Enaka obrambna dejanja čebel smo v laboratoriju opazili, če so se čebele s tipalnicami dotaknile kapljice mravljične kisline. Čebele, ki stražijo panj, se odzovejo na mravlje s pobrenčavanjem s krili in zasukom zadka proti mravlji, to privede do pobega mravlje. Čebela, ki jo je mravlja ugriznila v nogo, je odletela stran od panja in s seboj odnesla mravljo. Na krmišču se pašne čebele, ki so uživale sladkorno raztopino, niso odzivale na dotik in ugriz mravelj. Ko je bilo krmišče prazno, so se čebele odzvale na mravlje z odletom, ki verjetno ustreza sunkovitemu umiku v petrijevki. Na osnovi poskusov, ki kažejo, da se čebele, ki niso zaposlene z nagonskimi vedenji (npr. prehranjevanje) odzovejo na dotik z zadkom mravelj in s kapljico mravljične kisline z begom, smo postavili hipotezo, da je mravljična kislina eden od ključnih dražljajev, ki sprožijo beg čebel.

KEY WORDS DOCUMENTATION

- ND Dn
- DC UDC 591.57:595.799:595.796 (043.2) =163.6
- CX honeybee/defense behavior/ants/formic acid
- AU BRICMAN, Zvonka
- AA BOŽIČ, Janko (supervisor)
- PP SI 1000 Ljubljana, Večna pot 111
- PB University of Ljubljana, Biotechnical Faculty, Department of Biology
- PY 2008
- TI DEFENSE BEHAVIOR OF THE CARNIOLAN HONEYBEE (*Apis mellifera carnica*) AGAINST THE FOREST RED ANT (*Formica polyctena*)
- DT graduation thesis
- NO XI, 51 p., 6 tab., 11 fig., 3 ann., 27 ref.
- LA sl
- AL sl/en
- AB Honeybees (*Apis mellifera* L) respond to ant attacks with defensive behaviors, which include wing buzzing and twisting the abdomen in the direction of the attacker. The defensive behaviors protect the honeybee colony. We observed defensive behaviors of the Carniolan honeybee (*Apis mellifera carnica* Poll., 1879) to attacks of the red wood ant (*Formica polyctena* Förster, 1850) A) at the hive entrance, B) at the artificial feeder and C) on glass plate under the Petri dish cover. At the beginning in all three experiments the ants contacted the honeybee's head with their antennae. The honeybees responded with buzzing, twisting the abdomen and vigorous retreats. A similar defensive behavior was observed in the laboratory when the honeybee touched drops of formic acid with their antennae. The honeybees at the hive entrance, responded to ant attacks with buzzing the wings and twisting the abdomen towards the attacker. This behavior released ants' escapes out of the hive. Whenever an ant grabbed a honeybee leg with its mandibles the honeybee flew away from the hive carrying the ant with it. Bees foraging a sweet solution at the artificial feeder, didn't respond to ant contacts and bites. Whenever the feeder was empty, honeybees responded to ant attacks with vigorous escape flights. Honeybees performed the same defensive behavior when stimulated either by vapors of formic acid alone, which indicates that the vapors of formic acid are a key stimulus for escape behavior.

KAZALO VSEBINE

KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA.....	IV
KEY WORDS DOCUMENTATION	V
KAZALO VSEBINE.....	VI
KAZALO TABEL.....	VII
KAZALO GRAFOV	IX
KAZALO PRILOG	XI
1 UVOD.....	1
2 PREGLED OBJAV	3
2.1 OBRAMBNA VEDENJA ČEBEL	5
2.2 BIOLOGIJA MRAVELJ.....	9
2.3 OBRAMBNA VEDENJA MRAVELJ.....	11
2.4 MRAVLJIČNA KISLINA	13
3 METODE IN MATERIAL.....	14
3.1 INTERAKCIJA ČEBEL IN MRAVELJ V PETRIJEVKI.....	14
3.2 DODAJANJE RAZTOPINE MEDU NA KRMIŠČE.....	16
3.3 OPAZOVANJE VEDENJA ČEBEL NA PANJSKI BRADI.....	17
3.4 ODZIVI ČEBEL OB RAZLIČNIH KONCENTRACIJAH MRAVLJIČNE KISLINE.....	18
3.5 OBDELAVA PODATKOV.....	20
4 REZULTATI.....	21
4.1 INTERAKCIJE MED ČEBELO IN MRAVLJO	21
4.1.1 Odvisnost danega dotika od predhodnega dotika.....	27
4.1.2 Odvisnost odzivov od predhodnega dotika mravlje.....	30
4.1.3. Odvisnost dotika od predhodnega odziva čebele	31
4.2 ODZIV ČEBEL NA KRMIŠČU.....	35
4.3 ODZIV ČEBEL NA BRADI PANJA	36
4.4 ODZIV ČEBELE NA MRAVLJIČNO KISLINO	37
5 RAZPRAVA IN SKLEPI.....	41
5.1 RAZPRAVA.....	41

5.2 SKLEPI.....	44
6 POVZETEK.....	46
7 VIRI.....	48
ZAHVALA	
PRILOGE	

KAZALO TABEL

Tabela 1: Število dotikov in odzivov čebele ob posameznem dotiku z mravljo.	22
Tabela 2: Odvisnost dotika od predhodnega dotika mravlje	28
Tabela 3: Odvisnost odzivov od predhodnega dotika mravlje.	30
Tabela 4: Odvisnost danega dotika od predhodnega odziva	32
Tabela 5: Odzivijja čebel v neposredni bližini kapljice mravljične kisline.....	38
Tabela 6: Število prihodov čebel v 1,5 cm območje okoli kapljice kisline in njeni odzivi.	40

KAZALO GRAFOV

Graf 1: Frekvence dotikov mravelj z različnimi deli čebeljega telesa	23
Graf 2: Deleži posameznih odzivov čebel ob dotiku z mravljo	25
Graf 3: Frekvence odzivov čebel ob dotiku z mravljo	26
Graf 4: Število dotikov čebele in prehodov čez kapljico mravljične kisline.....	39
Graf 5: Deleži odzivnih odgovorov ob dotiku čebele z mravljično kislino.....	39

KAZALO SLIK

Slika 1: Interakcija med čebelo in mravljo v petrijevki.....	15
Slika 2: Čebela stražarka poskuša odgnati mravljo s panja	17
Slika 3: Dotik čebele s kapljico mravljične kisline	19
Slika 4: Število ugrizov mravlje glede na posamezne dele telesa čebele	24
Slika 5: Deleži posameznih dotikov glede na predhodni dotik	29
Slika 6: Odvisnost odzivov in dotikov od predhodnega dotika in odziva čebele.....	33

KAZALO PRILOG

PRILOGA 1: Število dotikov mravlje z različnimi deli telesa in odvisnost odzivov od predhodnega dotika čebele z mravljo

PRILOGA 2: Zaporedje odzivov desetih čebel ob stiku z mravljo v petrijevki

PRILOGA 3: Odvisnost danega dotika od predhodnega odziva med čebelo in mravljo

1 UVOD

Čebele v naravi poiščejo primerne prostore za gradnjo gnezd, ki nudijo zaščito pred neugodnimi vremenskimi razmerami. Pogosto naredijo bivališča v kamnitih razpokah ali votlinah, v zemeljskih luknjah, v drevesnih duplih, med gostimi vejami ali med koreninami (Gregorc, 2002). V gozdu čebele najpogosteje naredijo panje v drevesnih duplih, ki nudijo zaščito pred deževjem in pred premočnim soncem. Čebele tovrstne ekološke niše delijo z drugimi živalmi, ki zasedajo isti prostor, npr. z mravljami. Nekatere vrste so čebeljim družinam nevarne. Obrambno vedenje čebel sestavlja obramba pred plenilci in obramba pred roparji panjev. Večina obrambnih vedenj čebel je prirojenih, s tem je povezana tudi agresivnost čebel (Winston, 1987). Piki čebel, grizenje in trganje nog in kril ter skupni napadi na nasprotnike, ki vdirajo v panj, so zaščita čebelje družine, ki pripomore k ohranitvi vrste. Čebele se pogosto srečujejo z mravljami. Pogosto naseljujejo isto deblo. Zaradi tega hodijo mravlje ropat v gnezda čebel, ropajo predvsem med in zalego (Sulimanovič in Jenčič, 1996).

Tako kot čebele tudi mravlje spadajo med socialno živeče žuželke. Za lažje in uspešno preživetje čebelje družine oziroma zadruge mravelj so se pri obeh vrstah razvili zelo učinkoviti mehanizmi komunikacije med osebki znotraj vrste. Najpogosteje komunikacija poteka s pomočjo kemičnih signalov (alarmne substance, feromoni, ...), ki se prenašajo v družini od enega osebk do drugega s pomočjo otipavanja in vsak osebek družine je tako seznanjen z dogajanjem v gnezdu in v njegovi okolici (Pankiw, 2004).

Vrste mravelj iz subf. *Formicidae* uporabljajo za obrambna in alarmna vedenja mravljično kislino, ki se proizvaja v strupnih žlezah na zadku (Hölldobler in Wilson, 1990). Z razpršenjem kisline v bližino sovražnika se zaščitijo pred njihovimi napadi in z izločanjem kisline varujejo celotno mravljišče. Poleg tega ima mravljična kislina vlogo akaricida, ki uničuje pršice in druge zunanje parazite (Rihar, 1999).

Največkrat čebelarje pesti problem varoe, ki jo povzroča pršica *Varroa jacobsoni*, ki zajeda odraslo čebelo in se hrani z njeno hemolimfo. Odrasle varoe izležejo jajčeca v čebeljo zalego in oslabijo razvijanje čebeljega zaroda, s tem pa lahko pride do oslabitve celotne čebelje družine (Rihar, 1999). Za preprečevanje porasta in uničenja čebelje družine, ki jo lahko povzročajo varoe, čebelarji pogosto uporabljajo 60%-85% mravljično kislino. Uporabljajo lahko tehniko kratkotrajnega (šok terapija) ali dolgotrajnega izhlapevanja mravljične kisline, kjer hlapi direktno delujejo proti odrasli varoi in varoi, ki je v pokriti zalegi.

Do sedaj je bilo kar nekaj raziskav o delovanju in uporabi mravljične kisline in njenih pozitivnih in negativnih vplivih na zdravljenje varoe. Nobenih raziskav pa še ni bilo o tem, kako čebele reagirajo na določeno koncentracijo mravljične kisline in kako reagirajo čebele na živali, ki izločajo mravljično kislino kot na primer mravlje. Tako smo se v nalogi osredotočili na odzivnost čebel na mravlje in na mravljično kislino, ter primerjali njene odzivne odgovore. Predvsem nas je zanimalo ali je mravljična kislina ključni dražljaj pri izražanju obrambnih vedenj čebel ob stiku z mravljo in ali lahko v naravi pričakujemo podobne odzive.

2 PREGLED IZBRANIH OBJAV

V naravnem okolju se čebele pogosto srečujejo še z drugimi prebivalci, ki zasedajo podobne ekološke niše. To so: razne žuželke, členonožci, ptiči in tudi sesalci. Pogosto so med njimi plenilci, ki razdirajo njihova gnezda. Med njimi so tako vretenčarji (medved, ptice, jazbec, ...) kot tudi nevretenčarji (mravlje, ose, čebele iz drugih družin). Intenziteta plenjenja nevretenčarjev je seveda manjša od velikih predatorjev. Velikokrat čebelje gnezdo oropajo sršeni, ose in podobne plenilske vrste (Wood, 2004), ki poleg hrane, ki je glavni razlog plenjenja, ropajo tudi čebeljo zalego, vosek in cvetni prah. Prav zaradi nenehnega plenjenja njihovih zalog in vdora v njihov življenjski prostor, so se pri čebelah razvila ustrezna vedenja, ki jim omogočajo preživetje v določenih pogojih. Poglavitni pomen ima predvsem obrambno vedenje čebel, s katerim se odzovejo pred njihovimi plenilci in roparji njihovih gnezd ter zagotovijo večjo zaščito družine. Stopnja agresivnosti v čebelji družini je merilo o občutljivosti in intenziteti obrambnega vedenja (Winston, 1987).

Prav z različnimi obrambnimi mehanizmi se čebele uspešno branijo pred plenilci. Kadar pridejo v stik s svojimi sovražniki, ne glede ali je to v naravi ali v čebelnjaku, se sproži obrambna odzivijja. Plenilci in paraziti niso edini vzrok, ki pri čebelah izzove agresivno vedenje. Intenziteta in načini obrambe so pogosto pogojeni še z genetskimi komponentami in pa tudi z dejavniki okolja. V tropskih predelih, kjer so večje družine plenilskih in parazitskih vrst, ki nenehno napadajo čebelja gnezda, so se pri čebelah sčasoma razvili močnejši in učinkovitejši obrambni mehanizmi, s katerimi preženejo ali uničijo sovražnika. Zato so afriške vrste čebel veliko agresivnejše, skoraj desetkrat bolj, kot naše evropske vrste (Winston, 1987).

Obrambna in alarmna vedenja so pogojena z izločanjem feromonov iz žlez (Pankiw, 2004). Razlika alarmnega vedenja od obrambnega je v tem, da pri drugem vedenju čebele uporabljajo želo za zaščito pred vsiljivci. Pri čebelah delavkah se alarmne in obrambne kemične snovi (feromoni) izločajo iz čeljustne in strupne žleze na zadku (Pankiw, 2004). Feromoni iz Dufourjeve žleze prispevajo velik del k povečani reprodukciji matice in le majhen del k obrambnemu vedenju čebel delavk (Abdalla, 2001). Medtem ko se pri mravljah izločajo iz Dufourjeve in strupne žleze feromoni za obrambno in alarmno vedenje (Yamagata, 2006).

Dejavniki v okolju pogosto spreminjajo vedenjske odzivi čebel in so tudi povezani z intenziteto obrambnega vedenja (Winston, 1987). Povečane temperature okolja so povezane z intenziteto naraščanja obrambnega vedenja. Prav tako znižanje zračnega tlaka poveča agresivnost čebel.

Pogosto se povečano obrambno vedenje pokaže pri velikih družinah. Agresivnost čebel se povečuje s številom čebel v posamezni družini, saj je velikih družinah več nabranega nektarja in cvetnega prahu kot v manjših družinah. S tem je povezana tudi povečana stopnja zaščite gnezda pred plenilci. Prav tako se obrambnega vedenja pojavljajo prej kot pri majhnih družinah.

Čebele v času od zgodnje pomladi, ko začnejo cveteti prve spomladanske cvetlice in drevesa, pa vse do poznega poletja, preletavajo polja njive in travnike, kjer nabirajo hrano za zalego in za kasnejše prezimovanje. Enak habitat za eno vrsto, kjer ta nabira hrano, predstavlja za drugo vrsto le bivališče, hrano pa iščejo drugje. Zato prihaja do nenehnih stikov z drugimi živalmi. Ene izmed takšnih živali so mravlje, ki lahko ustvarijo več deset metrov veliko območje svojega bivališča. Predvsem mravlje iz rodu rdečih gozdnih mravelj (*Formica*), ki v svojih strupnih žlezah vsebujejo mravljično kislino, predstavljajo ob stiku nevarnost čebelam. Mravljična kislina v določenih koncentracijah pozitivno vpliva na čebelje življenje. Z njo namreč zatirajo in uničujejo najbolj prodrone parazite – varoo, ki zalega jajčeca v čebelji družini (Gregorc, 2002). Ravno takšno ravnanje je privedlo do razmišljanja, kako čebele reagirajo na vrsto, ki pri obrambnih dejanjih izloča mravljično kislino.

2.1 OBRAMBNA VEDENJA ČEBEL

Medonosna čebela *Apis mellifera carnica* (Poll., 1879), spada v razred žuželk - Insecta, kamor spada velika večina živalskih vrst na svetu. Zaradi specializiranih struktur za nabiranje peloda jo uvrščamo v posebno naddružino Apioidea, kamor uvrščamo še preko 20.000 živečih vrst. Medonosna čebela spada med družino prave čebele Apidae, ki se od ostalih članov družine razlikujejo po tem, da živijo v hierarhično urejenih skupnosti, ki obsegajo od nekaj 100 do okrog 80.000 osebkov (Gregorc, 2002). Prednost socialnega življenja v družini pred solitarnim življenjem, je v delitvi dela. Reprodukativno funkcijo imajo matica in troti, delavke pa negujejo zarod, gradijo gnezda in zbirajo hrano (Winston, 1987). Z razdelitvijo dela v gnezdih omogočajo hitro prilagajanje potrebam v družini in spreminjanju v okolju. Tako so čebele glede tega razvila različna vedenja, ki pripomorejo k uspešnejšemu delovanju socialne družine. Osnova takšne družine je v zbiranju informacije, za kar so zadolžene delavke v izvidnici, vrednotenje prispelih informacij, komunikacija med člani družine in pašna aktivnost delavk (Gregorc, 2002).

Delavke imajo več obrambnih načinov vedenj, s katerimi lahko uničijo sovražnika ali pa ga preženejo iz svojega gnezda; z napadalno držo telesa, pobrenčavanjem s krili, grizenjem, puljenjem dlačic, velikokrat pa delavke napadejo plenilca s pomočjo obrambnega aparata, ki ga nosijo na zadku z želom. Čeprav s pikom žela plenilca pokonča in sama pri tem lahko izgubi življenje, je to ena izmed najučinkovitejših metod obrambnega mehanizma čebel. Na primer azijska vrsta čebele *Apis cerana japonica* (Radoszkowsky) prepozna agresivne feromone, ki jih izloča sršen pri vhodu v panj, čebele naredijo krog okoli predatorja in povečajo temperaturo, ki ubije predatorja, čebel pa ne (Wood, Ratnieks, 2004).

Prenašanje in sprejemanje informacij pri čebelah poteka s pomočjo kemičnih substanc, ki se izločajo iz žlez, ki tvorijo zelo kompleksen komunikacijski sistem (Katzav-Gozansky, 2002).

Te kemične snovi, ki se izločajo iz eksokrinih žlez, imenujemo feromoni. Poleg feromonov, ki jih čebele zaznavajo z vonjem, pa se sporazumevajo še z zvočnimi in vizualnimi dražljaji (Wood, 2004), vendar se večina informacij v družini prenaša s kontaktnim prenosom kemičnih snovi (Winston, 1987). Vsaka kemična snov sprošča različne odzive med čebelami. Na takšen način se lahko čebele med seboj prepoznavajo in

prenašajo sporočila v družini za organizacijo samega čebeljega gnezda, o spodbujanju rojenja, prepoznavanje matice v gnezdu, o dobri paši, o nevarnostih znotraj in zunaj gnezda, ... (Winston, 1987). Med pomembnimi feromoni v obrambnem vedenju so alarmne snovi, ki jih sproščajo čebele stražarke in pašne čebele. Izmed znanih substanc, ki najpogosteje izzovejo alarmno vedenje med osebki družine je 2-heptanon, katerega izločajo preko čeljustne žleze (Pankiw, 2004). Glavna vloga alarmnih snovi je, da sproži alarm med čebelami in da takoj zaznajo premikanje ali položaj plenilca. S pomočjo teh substanc označijo tujo matico ali tuje čebele, ki poskušajo vstopiti v panj. Poleg alarmnega vedenja pa ima vlogo označevanja rastlin, ki ne izločajo nektarja in nimajo cvetnega prahu.

Mandibularna žleza in žleze v bližini žela sodelujejo pri zaščiti čebelje družine in samega osebk. Na bazi žela se nahaja strupna žleza, ki je največja žleza v čebeljem telesu in vsebuje od 0,15 do 0,3 mg strupa, ki sodeluje pri obrambi same čebele in čebelje družine (Gregorc, 2002). Čebelji strup je tekoča in bistra snov brez vonja. Sestavlja ga 18 farmakološko aktivnih snovi, ki vključujejo različne encime, peptide in amine ter 88% vode (Sulimanovič in Jenčič, 1996). Ena od slabih lastnosti čebeljega strupa je ta, da vsebuje hlapne sestavine. Posledica tega je, da se v okolju zelo hitro porazgubi in s tem zmanjša zaščito čebele, razen če ga čebela ne vbrizga direktno v nasprotnika s pomočjo pika z želom. Vendar pri tem čebela ne ogrozi samo nasprotnika, ampak tudi sebe. Kadar čebela piči v elastično tkivo, kakor je človeška koža ali koža sesalcev, tedaj se kaveljci žela zagozdijo v kožo in čebela ga ne more več izvleči. Ko se poskuša osvoboditi, si izruje želo, vendar si poleg žela izruje še strupni mešiček, želno mišičje, zadnji del prebavne cevi z blatnikom in zadnji živčni vozle, ki oživčuje želo in strupni aparat. Želo po piku je v takšnem tkivu še dolgo aktivno. Ganglij, ki oživčuje želo, še deluje in z mišicam, ki potiskajo iz mešička strup, ta prihaja v globlje predele kože. Tako izbrizga v sovražnika večje količine strupa kot pri samem piku. Takšna prizadeta čebela umre običajno v 4 do 5 dneh (Winston, 1987). Kadar pa čebela piči v hitinast oklep, kakršnega imajo žuželke, pa želo lahko izvleče, saj se pri tem rana ne krči, kakor v elastičnem tkivu.

Poleg strupne žleze se nahaja Dufourjeva žleza, ki sodeluje pri obrambnih vedenjih čebel delavk in pri reprodukciji matice, saj izloča ogljikovodike, ki na površini kutikule sodelujejo pri kemični komunikaciji čebel (Martin, 2005). Pri čebelah se snovi iz Dufourjeve žleze izločajo na zunanji strani vagine, tako v veliki meri sodelujejo pri reprodukciji čebel (matice) in označevanju izleženih jajčec, le v majhnem obsegu snovi pri

delavkah sprožijo alarmno vedenje (Abdalla, 2004). Število in količina sproščenih snovi je odvisna od starosti čebel, bolj ko je čebela stara bolj kompleksne snovi izloča. Razvoj in delovanje Dufourjeve žleze narekuje juvenilni hormon, ki je povečan predvsem v hemolimfi matice in pašnih čebelah (Abdalla, 2001). Pri nesocialnih čebelah pa ta žleza izloča snovi za izgradnjo gnezda, spolno privlačnost, označevanje gnezda ter snovi, ki služijo kot hrana za njihove larve (Abdalla, 2001).

Nalogo obrambe čebelje družine prevzamejo čebele delavke, ki jim pravimo stražarke. Te postanejo stražarke tedaj, ko so stare 20 ali 21 dni, saj se v tem času strupna žleza že popolnoma razvije (Sulimanovič in Jenčič, 1996). Stražarke z vonjem in dotiki prepoznajo čebele iz drugih družin ali njihove plenilce. Njihova naloga je, da takoj sporočijo novico naprej v gnezdo s pomočjo svoje drže in s sproščanjem alarmnih snovi iz žlez.

Vzbunjene čebele v gnezdu dobijo signal o napadalcu s pomočjo vibracij, barvnega kontrasta, vonja, ki ga posredujejo čebele, ki so opazile tujo vrsto. Takoj ko ostale čebele prepoznajo nasprotnika, začnejo razvijati različne obrambne mehanizme, da preženejo nasprotnika (Winston, 1987). Te obkrožijo nasprotnika tako, da so zadkom obrnjene proti njemu in nenehno pobrenčavajo s krili. Tako zaustavijo nadaljnjo pot nasprotnika ali pa ga preženejo iz gnezda. Za vsakega sovražnika, ne glede ali je to mravlja, hrošč, ... ali čebela iz druge družine, čebele izberejo ustrezno tehniko obrambe. Za pregon in zaustavitev sovražnika iz svojega gnezda lahko uporabijo obrambo z napadalno držo telesa, pobrenčavanjem s krili, grizenjem, puljenjem dlačic, velikokrat pa se delavke zapodijo v predatorja in ga poskušajo odgnati ali uporabijo želo, s katerim pičijo nasprotnika (Collins, 1980).

Obrambno vedenje čebel se pokaže tudi tedaj, ko se pojavi tako imenovano ropanje čebel. V času zadostne paše čebele nabirajo nektar in cvetni prah ter ga skladiščijo v panju. Ta predstavlja zalogo hrane za zimo. V poznem poletnem in zgodnjem jesenskem času pa v naravi začne primanjkovati hrane. Mnoge čebele izkoristijo dobro biro drugih čebel in jim začno krasti med iz panja. Pri tem imajo pomembno vlogo čebele stražarke, ki stražijo vhod v gnezdo in preprečujejo vsiljivcem, da bi stopili v gnezdo (Wood, 2004). Potencialne roparske čebele zaznajo vonj koncentriranega medu, ki je močnejši proti koncu poletja, ko čebele poberejo še zadnje kapljice cvetnega prahu in nektarja (Winston, 1987). Pri tem imajo glavno nalogo čebele stražarke, ki morajo prepoznati osebkje svoje družine in

osebke iz drugih družin že pri vходу v gnezdu. Ko stražarka zazna roparsko čebelo najpogosteje pride do spopada. Zgrabita se za noge, zvijata abdomne in poskušata pičiti druga drugo. Velikokrat pri takšnih bojih pride do velikih poškodb čebel ali pa celo do pogina. Če je uspešna roparska čebela, se bo ta pritihotapila v notranjost gnezda in odnesla nekaj medu. Pri tem bo alarmirala delavke iz svoje družine o lokaciji oropanega gnezda, te pa izvedejo organizirano izropanje čebeljega gnezda. Če je roparska družina čebel močnejša in večja, lahko odnese celotno zalogo medu iz gnezda in pri tem povzroči smrt oropanih čebel. Takšne roparske čebele, če so bile uspešne, lahko nadaljujejo takšno pot in še naprej ropajo druge čebele. Pri tem pa sčasoma spremenijo barvo. Postanejo bolj oguljene in gladke, svetlikajoče in temne barve kot rezultat neprestanega bojevanja z drugimi čebelami.

2.2 BIOLOGIJA MRAVELJ

Rdeča gozdna mravlja (*Formica polyctena* Förster, 1850) spada v zelo obsežen rod gozdnih mravelj (subg. *Formica*), ki ga uvrščamo v poddružino Formicinae. Vse mravlje uvrščamo v družino Formicidae znotraj reda kožokrilcev (Hymenoptera).

Prav tako kot čebele imajo tudi mravlje socialni način življenja, kar pomeni, da imajo skupno skrb za zarod, razliko o reprodukcijskih sposobnostih med člani posamezne družine ter prekrivanje vsaj dveh odraslih generacij (Sudd in Franks, 1987). Razmnoževanje socialno živečih gozdnih mravelj ni naravnano samo v produkcijo novih osebkov, temveč tudi v ustvarjanje novih skupnosti za ohranjanje vrste (Titovšek, 1998). Socialno skupnost gradijo matica, katere glavna naloga je produkcija oplojenih jajčec. Samici v času parjenja (čas rojenja) zrastejo krila, ki ji po oploditvi s samcem in izbiri ustreznega mesta za odlaganje jajčec, odpadejo. Samčeva edina skrb v gnezdu je oploditev samic, nato pa še kot krilati osebki poginejo. V mravljišču je veliko število osebkov delavk, ki opravljajo vse naloge v gnezdu, razen reprodukcije. Od negovanja zaroda, gradnje in vzdrževanja mravljišča, varovanja gnezda in do skrbi za rastlinske uši (Lachnidae), katere proizvajajo mano. Socialni polimorfizem pri delavkah se izraža v različnih velikostih telesa, glave in zgornje čeljust. Delitev dela pa ni genetsko pogojena, ampak je odvisna od starosti in razvitosti ovarijev.

Mravlje so izredno termofilni organizmi, ki pod 10° C sploh niso več aktivni. Torej za svoj optimalni potek življenjskega razvoja potrebujejo ustrezno temperaturo okolja. Poleg te pa potrebujejo še ustrezno vlažnost in osvetljenost okolja. Pri izbiri lokacije bivališča iščejo gozdne mravlje v gozdnih sistemih takšne svetlobne in termične pogoje, v katerih bo njihova normalna življenjska aktivnost potekala ob najmanjši izgubi energije (Titovšek, 1998). Gozdne mravlje so same sposobne uravnati termične in vlažne pogoje z oblikovanjem in preoblikovanjem mravljišča ter z oddajanjem telesne toplote po sončenju v toplotnih centrih zgradbe (termoregulacija) in z lastno produkcijo toplote (kemična termoregulacija) (Titovšek, 1998). Tako gredo na primer delavke rdečih gozdnih mravelj spomladi, ko se temperature okolja povzpnejo, ven iz gnezda in začno prekrivati lastno mravljišče. S svojim telesom pripomorejo k zvišanju temperature v gnezdu, ki je pomembna za razvoj njihovih jajčec in ličink. Poleti, ko se temperature okolja povzpnejo in ko se dan daljša, pa se število mravelj na površini mravljišča zmanjšuje. S tem preprečujejo pregretje gnezda.

Glede na ustrezne pogoje in dejavnike okolja si mravlje izberejo ustrezna mesta za gradnjo mravljišč. Ta so sestavljena iz podzemnega in nadzemnega dela, ki nudita zaščito zadruga pred neugodnimi razmerami v okolju in pred sovražniki. Mirmekofavna gozdnih in travniških habitatov je odvisna od nadmorske višine, geografske lege, drevesne vrstne sestave, starosti in zgradbi sestoja gozda, od sončne lege travnikov in pašnikov, ... (Hölldobler in Wilson, 1990). Razlika se opazi tudi v nižinskih in južnih območjih, kjer opazimo večje število vrst mravelj in večje število osebkov posamezne vrste, kot pri opazovanju na območjih z višjo nadmorsko lego in v večjih geografskih širinah.

Rdeča gozdna mravlja (*F. polyctena*) je značilna in pomembna predvsem v nižinskih predelih. Ta vrsta gozdnih mravelj (*F. polyctena*) naseljuje številne gozdne združbe, ki so razširjene v vseh fitogeografskih teritorijih (Titovšek, 1998). Veliko število mravljišč najdemo v združbah bukve in v travniških združbah. Večina mravljišča izgrajuje v gozdovih, kjer prevladujejo iglavci - smreka, macesen. Gnezda so kupi odpadlih iglic. Sposobne so zgraditi zelo orjaška gnezda, ki merijo do 6,6 m³. Velikost in višina nanošenega materiala pa je odvisna predvsem od svetlobe in vlažnosti okolja. Čim manj je svetlobe in večja je vlažnost, tem večji so kupi upada. Z velikostjo gnezda pa je pogojena tudi temperatura v gnezdu mravljišča. V velikih mravljiščih v sredini gnezda temperatura manj niha in omogoča normalni razvoj mravelj. Naseljuje predvsem habitate, ki imajo dovolj svetlobe, toplote in ker so mravljišča iz gozdnega upada, tudi gozdne sisteme. Najprimernejša bivališča male rdeče gozdne mravlje so svetlobni jaški, na jasah, na gozdnem robu. Zato imajo izredno pomembno varovalno vlogo v naravnem ekosistemu. Edino območje, ki ga mala rdeča gozdna mravlja ne zaseda, je območje hladne morske in zmerne subpolarne klime. Z višinsko razliko pa je omejena od 200 pa vse do 1250 metrov nadmorske višine (srednja nadmorska višina mravljišč pa je 667 m).

Mravlje so pomemben regulacijski dejavnik v naravnem sistemu, saj so neselektivni plenilci, ki odstranjujejo vse vrste žuželk, ki jih morejo zadružno premagati (Titovšek, 1998).

2.3 OBRAMBNA VEDENJA MRAVELJ

Mravlje so morale za vzdrževanje uspešnega socialnega načina življenja razviti pomembna vedenja, ki jim omogočajo zaščito članov svoje zadrage. Med pomembnejša vedenja, ki jih regulirajo različni feromoni, spadajo obramba zadrage, negovanje zaroda, zbiranja in nabiranja hrane (Yamagata, 2006). Predvsem velik pomen ima komunikacija med osebki znotraj družine, ki pa poteka z različnimi načini prenašanja informacij, in sicer: z dotiki (tipanje s pomočjo tipalk), kinotopično, akustično in kemično (Hölldobler, Wilson, 1990). Kinotopični sistem temelji na drži glave in njenemu položaju glede na telo. Z različnimi položaji obveščajo mravlje v gnezdu o napadu, lahko zastrašujejo druge žuželke, sporočajo o viru hrane. Akustični sistem temelji na stridulacijskih organih, s katerimi prepoznajo osebke iste vrste. Kemični sistem pa temelji na izločanju feromonov (alarmnih, defenzivnih, teritorialnih, sledilnih, prepoznavnih, socialno-regulativnih, spolnih in agregacijskih). Mravlje delavke uporabljajo pri alarmnih in obrambnih vedenjih snovi, ki nastajajo v strupni žlezi in Dufourjevi žlezi. Med najbolj pogoste alarmne in obrambne snovi, spadata mravljična kislina in *n*-undecan. Vonj feromonov zaznajo s pomočjo zelo dobro razvitih olfaktoričnih receptorskih čutnic na antenah (Yamagata, Nishino, Mizunami, 2006).

Kot pri vseh socialno živečih žuželkah so se tudi pri njih razvila alarmna in obrambna vedenja, ki so nujno potrebna za obstanek takšne zadrage. Že med samim polimorfizmom delavk, se razvijejo tiste, ki skrbijo za varovanje mravljišč. Pogosto so to mravlje z velikimi glavami in močnimi čeljustmi in imajo funkcijo vojakov, ki varujejo mravljišče pred plenilci. Samo obrambno in alarmno vedenje pa je povezano z izločanjem obrambnih alarmnih snovi. Mravlje so razvile zelo prefinjen kemični sistem za komunikacijo med osebki iste vrste. S pomočjo kemičnih signalov prepoznajo osebke istega gnezda. Drugačne kemične snovi, ki jih mravlje zaznajo s kemičnosenzorično detekcijo, pri mravljah sprožijo agresivno vedenje, s katerim preprečijo vstop drugim vrstam v gnezdu (Ozaki, 2005).

Različne poddružine uporabljajo različne žleze z alarmnimi snovmi za opozarjanje nevarnosti. Najpogostejša žleza, ki izloča takšne feromone je mandibularna žleza in jo uporablja večina vrst mravelj. Poleg teh pa lahko smrdeče mravlje iz poddružine Dolichoderinae uporabljajo tudi smradne žleze (Hölldobler in Wilson, 1990). Pri subf. Formicinae, katere imajo zakrnelo želo, pa delujejo dobro razvite strupne žleze, v njih nastaja mravljična kislina. Poleg snovi, ki nastajajo v strupnih žlezah, nastaja v Dufourjevi žlezi tudi mravljična kislina, ki sodeluje pri obrambni komunikaciji pri nekaterih vrstah iz rodu *Formica* (Lofquist, 1977). Pri mravljah Dufourjeva žleza vsebuje predvsem nasičene ogljikovodike alkane, v majhnih količinah še alkene in alkinе (Abdalla, 2001). Izločanje ogljikovodikov pripomore k prepoznavanju osebkov iste zadruga in hkrati sovražne vrste. Z vonjem prepoznajo določene verige ogljikovodikov na površini kutikule (Ozaki, 2005). Pri različnih vrstah mravelj se za komunikacijo uporabljajo še številne kemične substance, ki imajo vlogo prenašanja alarmnih in obrambnih informacij (benzaldehyd, citral, citronellal, 2-tridekanon, ...), medtem ko imajo vrste iz poddružine Formicinae, predvsem gozdne mravlje (subg. *Formica*) samo eno kemično prvino, ki jo izločajo iz strupne žleze, to je mravljična kislina.

2.4 MRAVLJIČNA KISLINA

Mravljična kislina je organska kislina, ki je v naravi zelo razširjena, saj jo najdemo v žlezah mravelj, koprivah, znoju, smrekovih iglicah, sadju itd. (Meglič, 2007). V majhnih količinah jo najdemo tudi v medu. V cvetličnih vrstah medu najdemo od 30 do 300 mg mravljične kisline na kilogram medu, v gozdnem medu do 626 mg/kg, največ pa je najdemo v kostanjevem medu do 1000 mg/kg (Rihar, 1999).

V naravi mravljična kislina deluje proti parazitom. Na primer ptiči, ki jih napadajo pršice, vzamejo v kljun mravljo ali rastlino, ki vsebuje mravljično kislino, in z njo drgnejo s krili ter se tako rešijo parazitov. Čebelarji vse pogosteje uporabljajo mravljično kislino pri zatiranju varoe, ki jo povzroča pršica *Varroa jacobsoni*, ta pršica zajeda odrasle čebele in izleže jajčeca v čebelji zalegi in lahko povzroči pomore celotne družine, če se ne zdravi pravočasno (Rihar, 1999). Mravljična kislina uničuje vse stadije voščene molja, ubija spore poapnele zalege (*Ascospora apis*), pršico (*Acarapis woodii*), preprečuje pojav nose mavosti ter ubija varoo, ki je pogosto rezistentna na akaricide. V normalnih pogojih varoa ne postane odporna na mravljično kislino (Rihar, 1999).

Čebelarji uporabljajo dva načina uporabe mravljične kisline pri zatiranju varoe:

- **Postopek kratkotrajnega izhlapevanje** oziroma tako imenovana **šok terapija**. Pri tej terapiji uporabljajo 85% mravljično kislino, ki jo vbrizgajo na gobasto viledo krpo. Ponavadi jo uporabljajo pri dnevnih temperaturah okoli 15-20°C, kjer kislina počasi v 6-10 urah izhlapi. Postopek je potrebno ponoviti trikrat s presledki 4 do 7 dni.
- **Postopek z dolgotrajnim izhlapevanjem**, kjer uporabljajo hlapilnike, da koncentracija mravljične kisline v panju ostane dalj časa. Prednost hlapilnikov je, da se počasi zvišuje koncentracija hlapov, tako da se čebele ne vznemirijo preveč. Pri tej metodi se lahko uporablja 60-85% koncentracija mravljične kisline (Meglič, 2007).

3 METODE IN MATERIAL

Pri raziskovanju in ugotavljanju obrambnega vedenja čebel na mravlje je bil najprej potreben ustrezen izbor vrste mravlje. Predvsem takšne vrste, ki v svojih napadalnih in obrambnih akcijah izloča mravljično kislino in se njihovo mravljišče nahajajo v okolici naše fakultete. V poskusih smo tako uporabljali malo rdečo gozdno mravljo (*Formica polyctena* Förster, 1850), katere mravljišče se nahaja nekaj metrov stran od naše fakultete, ter kranjsko medonosno čebelo (*Apis mellifera carnica* Pollman) iz panjev ob Biološkem središču. V vseh poskusih smo uporabljali še čebele delavke, predvsem pašne čebele, saj se najpogosteje srečujejo z drugimi vrstami pri nabiranju hrane. Poskusi so potekali od maja pa do oktobra.

Naredili smo štiri različne poskuse. V prvem smo v delno zaprti petrijevki opazovali interakcije med čebelo in mravljo, v drugem smo z dodajanjem raztopine na krmišču opazovali vedenje pri hranjenju s prisotnostjo mravlje, tretji poskus je potekal na vhodu v sam panj čebelnjaka, v zadnjem poskusu pa smo po kapljicah dodajali različne koncentracije mravljične kisline. Vsak poskus smo posneli s pomočjo digitalne kamere CANON MV600i za kasnejšo analizo vedenja čebel.

3.1 INTERAKCIJA ČEBEL IN MRAVELJ V PETRIJEVKI

Poskusi so potekali pri dnevni svetlobi. Če te ni bilo dovolj smo si pomagali z lučmi, tako da je bilo vidno polje kamere enakomerno osvetljeno. Poleg svetlobe je bilo pomembno pripraviti še ustrezno podlago vidnega polja. Najprimernejša je bela podlaga (list belega papirja A4) zaradi boljšega kontrasta in ločljivosti opazovanega predmeta od podlage. Pod vidno polje kamere smo nastavili petrijevko s čebelo, ki smo jo ulovili s pomočjo plastične mrežice in pene. Pri tem smo bili pozorni, da čebele ne bi poškodovali. Ko smo dali čebelo v petrijevko, smo nastavili še primerno razdaljo od objektiva kamere do opazovanega predmeta ter ločljivost. Po končani ustrezni nastavitvi vseh parametrov snemanja smo lahko pričeli s samim poskusom. Za začetek smo najprej zamenjali čebelo, ki smo jo uporabili za nastavitev parametrov kamere, saj bi se čebela v tem času že lahko začela prilagajati novemu okolju in rezultati poskusa ne bi bili pravilni. S pomočjo pincete smo zraven čebele v petrijevko dodali še malo rdečo gozdno mravljo. Pri tem smo morali paziti, da pokrova petrijevke nismo dvignili preveč visoko, da nam čebela ne bi ušla izpod pokrova.

Za ustrezen potek poskusa smo morali biti zelo previdni pri delu z mravljo in čebelo, da ju pri vnosu v petrijevko nismo poškodovali, saj bi bili rezultati napačni. Ko sta bila oba osebka že v prostoru, smo vključili še kamero in posneli interakcije med njima.



Slika 1: Interakcija med čebelo in mravljo v petrijevki

Naredili smo deset poskusov. Pred začetkom vsakega poskusa smo zamenjali tako čebelo kot tudi mravljo. Poskus je trajal le tri minute. Vsak posnetek smo kasneje natančno računalniško analizirali. Opazovali smo interakcije med čebelo in mravljo. Predvsem so nas zanimali odzivi čebel ob stiku z mravljo ter kako reagira mravlja s svojo agresijo na čebelo. Z rezultati, ki smo jih dobili pri obdelavi posnetkov, smo ugotavljali ali sta dotik in odzivnost čebele ob stiku z mravljo odvisna od predhodnega dotika in od predhodnega odziva čebele ob dotiku.

3.2 DODAJANJE RAZTOPINE MEDU NA KRMIŠČE

V stekleni čaši smo si pripravili raztopino medu z destilirano vodo v razmerju 50:50. Med se je moral v vodi popolnoma raztopiti, da smo raztopino lažje vbrizgali na krmišče.

Na začetku poskusa je bilo najprej potrebno privabiti čebele na krmišče, da so stalno prihajale po hrano. Krmišče smo pripravili iz lesenega stojala, kamor smo položili še stekleno ploščo. Na to ploščo smo s pomočjo brizgalke dodajali raztopino medu. Tako pripravljeno umetno krmišče smo postavili trdno zraven panja in dali malce raztopine na ploščo. Počakali smo nekaj časa, da so priletele prve čebele na krmišče. V času, ko so prve čebele srkale hrano, smo krmišče prestavili za pol metra stran od panja. Ko so te čebele odletele nazaj v panj, smo zopet prestavili krmišče za pol metra naprej. Postopek smo ponavljali, vse dokler nismo prišli približno trideset metrov v stran od panja. Čebele vsakič, ko odletijo nazaj v panj, sporočijo drugim pašnim čebelam smer o viru hrane, tako da z vsakim prestavljanjem krmišča prileti vedno več čebel. Ko je bilo zadosti čebel na krmišču, smo s pinceto dodali na krmišče še mravljo in pri tem smo vključili še kamero ter pričeli snemati interakcije, ki se zgodijo med čebelo in mravljo ob hranjenju. Opazovali smo odzivne odzivi čebel na mravlje, ko je bilo na začetku poskusa na krmišču dovolj hrane in tedaj ko hrane ni bilo.

Naredili smo petnajst poskusov, ki pa so trajali različno dolgo. Čas trajanja poskusa s posamezno mravljo je bil odvisen od količine raztopine medu na krmišču in od zanimanja mravelj za čebele.

3.3 OPAZOVANJE VEDENJA ČEBEL NA PANJSKI BRADI

Izbrali smo panj, ki je imel primerno veliko brado za snemanje. Brada panja je mesto, kjer čebele pristajajo po končani paši in jo uporabljajo kot odzivno desko pri izletu na pašo. Zopet smo si ustrezno nastavili kamero, da je vidno polje zajelo celoten vhod v panj. Pri vključeni kameri smo s pinceto postavili mravljo na brado panja in opazovali njene odzive na čebele in hkrati odzivi čebel ob prisotnosti mravlje na bradi panja. Vedno smo na bradljo panja dajali po eno mravljo. Če je mravlja šla v panj ali iz panja ali odletela s čebelo, smo jo nadomestili z novo. Naredili smo sedemnajst poskusov, ki so trajali različno dolgo. Trajanje je bilo odvisno od tega, kako hitro reagirajo čebele na prisotnost mravelj na bradi panja, kako hitro prenesejo informacije do stražark, ki opravljajo varovalno nalogo v panju čebelnjaka in kako napadalno so naravnane mravlje.



Slika 2: Čebela stražarka poskuša odgnati mravljo s panja

3.4 ODZIVI ČEBEL OB RAZLIČNIH KONCENTRACIJAH MRAVLJIČNE KISLINE

Preden smo lahko začeli s tem poskusom, smo morali pripraviti 13 različnih koncentracij mravljične kisline.

Za pripravo koncentracij smo uporabljali 98-100% mravljično kislino ter destilirano vodo. V prvem postopku smo najprej naredili 90% koncentracijo z 10% deležem destilirane vode. Tako pripravljeno koncentracijo smo uporabili za pripravo nižjih koncentracij, ki je potekala na podoben način. Vsako koncentracijo posebej smo shranili v steklenih čašah s pokrovi. V vsako čašo pa smo dali po 10 ml vsake koncentracije. Čaše smo morali zelo dobro zapreti, da smo preprečili prehitro izhlapevanje kisline. Tako shranjene koncentracije smo lahko uporabili za vse poskuse. Za kontrolni poskus smo uporabili čisto destilirano vodo. V nadaljnjem poteku poskusa pa 1%, 2%, 5%, 10%, 20%, 30%, 40%, 50%, 60%, 70%, 80%, 90% koncentracijo. Na koncu še 100% kislino.

Po končani pripravi koncentracij, smo si zopet pripravili kamero, na podoben način kot v prejšnjem poskusu. Ulovljeno čebelo smo dali v petrijevko, pri tem pa smo morali biti pazljivi, da čebele ne poškodujemo. Na sredino petrijevke smo s pomočjo pipete dodali 5 ml kapljico destilirane vode za izvedbo kontrolnega testa. Pri dodajanju in odstranjevanju kapljice kisline, smo morali paziti, da nam čebela ne uide izpod pokrova petrijevke. Opazovali smo njeno vedenje v prostoru ter odzivi v bližini kapljice. Nato smo s papirnato brisačo popivnali kapljico vode ter jo po pol minutnem premoru nadomestili z najnižjo koncentracijo mravljične kisline (1%). Po eni minuti in pol smo kapljico 1% koncentracije odstranili tako, da smo petrijevko povlekli po stekleni plošči, da kapljica ni bila več zajeta pod pokrov petrijevke. Čebelo smo nato pustili pol minute brez draženja s kapljico. Po pretečenem času pa smo dali kapljico z naslednjo višjo koncentracijo kisline ter postopek zopet ponovili. Vedno pa smo začeli z najnižjo in nadaljevali z višjo koncentracijo in ne obratno. Naredili smo pet takšnih poskusov, ki so trajali minuto in pol za vsako koncentracijo posebej. Pri eni čebeli smo opravili teste s kontrolnim poskusom ter z vsemi koncentracijami kisline. Po vsakem končanem poskusu smo zamenjali čebelo.



Slika 3: Dotik čebele s kapljico mravljične kisline

Vsak poskus smo posneli z digitalno kamero in ga kasneje analizirali. Opazovali smo, kako reagirajo čebele na posamezno kapljico koncentracije kisline. Predvsem do katere koncentracije čebela še prihaja v bližino kapljice ter kako se odzove ob stiku s kapljico. Višje koncentracije kisline imajo bolj močan vonj in čebele niso prihajale v neposredni stik s kislino. Zato smo se odločili opazovati obnašanje čebele v okolici kapljice. Velikost obsega (1,5 cm) okoli kapljice smo določili glede na velikost prostora.

3.5 OBDELAVA PODATKOV

Vsak posnetek smo po končanem poskusu s pomočjo računalniških programov natančno analizirali, in sicer s pomočjo programa MS Movie maker in programa MS Media player. Vsak dotik in odziv čebele na mravljo smo natančno določili s pomočjo analize zaporedja sličic posnetka. Pri interakcijah med čebelo in mravljo smo podatke podali v tabelah, ki smo jih urejali v programu MS Excel. Iz podatkovnih tabel smo naredili frekvenčne histograme. Na grafe smo nanašali mediane ter intervale maksimalne in minimalne vrednosti, ki predstavljajo kolikokrat se kakšen dotik ali odziv zgodi pri posamezni čebeli. Poleg grafov smo naredili še navzkrižne tabele, ki prikazujejo odvisnost dotikov in odzivov od predhodnega dotika in odzivi. Z izračunanimi pričakovanimi vrednostmi za vsako posamezen odziv in dotik, smo testirali še neodvisnost dogodkov χ^2 -statistiko. Pri tem poskusu smo uporabili še shematični prikaz sosledij dotik-odziv-dotik z uporabo mrežnih diagramov.

4. REZULTATI

4.1 INTERAKCIJE MED ČEBELO IN MRAVLJO

Na začetku poskusa čebela zbegano hodi ob robu pokrova petrijevke in poskuša najti izhod. Pri takšnem beganju pride do srečanja z mravljo. Največ dotikov, ki se pri takšnem srečanju zgodijo, je stik med glavo čebele in tipalnicama mravlje (37,68%). V kategorijo dotikov čebele z glavo smo uvrščali vse tiste dotike, kjer pride do stika med mravljo v predelu glave čebele (to so tisti dotiki, kjer se mravlja dotakne tipalnic čebele ali drugih predelov glave). Kadar pride do stika med tipalnicama čebele in zadkom mravlje ali nogami mravlje, pa smo označili kar dotik s tipalnicama čebele (TČ). Poleg dotikov mravlje z glavo čebele so bili zabeleženi še dotiki z vsemi tremi pari nog, obema paroma kril ter z zadkom čebele. Dotike mravelj z različnim pari nog čebel smo združili pod eno kategorijo - noge čebele (NČ). Prav tako smo združili dotike mravlje s krili v eno kategorijo. Enako smo naredili, kadar se čebela dotakne različnih parov nog mravelj.

Poleg dotikov smo opazovali še odzive čebele ob posameznem dotiku z mravljo. Odzive čebele smo uvrščali v šest različnih kategorij, ki smo jih v tabeli razporedili po naraščajoči intenzivnosti odgovora. Kot najbolj blag odzivni odgovor čebele smo vzeli odzive brez umika. Pri takšnem odzivu se čebela ob stiku z mravljo ne zmeni zanjo in nadaljuje svojo pot brez pobrenčavanja s krili. Nato ji sledijo odzivi, kjer se čebela umakne pod določenim kotom, levo ali desno vstran od mravlje s pobrenčavanjem ($< 90^\circ$, $> 90^\circ$ in $> 180^\circ$). Kot najbolj intenziven odgovor pa smo določili odziv sunkovitega umika. Tu se čebela ob stiku z mravljo takoj s pobrenčavanjem zasuče vstran od mravlje ter odleti (vsaj toliko, kolikor ji dopušča prostor).

Tabela 1: Število dotikov in odzivov čebele ob posameznem dotiku z mravljo

Odzivi Dotiki	BREZ UMIKA	ZASUK < 90°	ZASUK >90°	ZASUK >180°	OBRAT ČEBELE	SUNKOVIT UMIK	ŠT. POSKUSOV	ŠT. DOTIKOV	% DOTIKOV
GČ=TM	9	14	27	17	14	26	10	107	37,68
NČ=TM	22	18	12	12	12	14	10	90	31,69
KČ=TM	9	5	0	1	1	1	7	17	5,99
ZČ=TM	7	7	7	3	4	4	8	32	11,27
TČ=NM	0	0	1	0	3	2	2	6	2,11
TČ=ZM	0	0	0	0	0	2	2	2	0,70
OSTALO*	1	5	3	4	9	8	5	30	10,56
št. poskusov	8	10	10	10	10	9			
Skupaj	48	49	50	37	43	57		284	100

LEGENDA DOTIKOV:

GČ=TM..... dotik glave čebele s tipalnicama mravlje

NČ=TM.....dotiki nog čebele s tipalnicama mravlje (tu smo upoštevali dotike vseh treh parov nog čebele)

KČ=TM.....dotik kril čebele s tipalnicama mravlje

ZČ=TM.....dotik zadka čebele s tipalnicama mravlje

TČ=ZMdotiki tipalnic čebele z zadkom mravlje

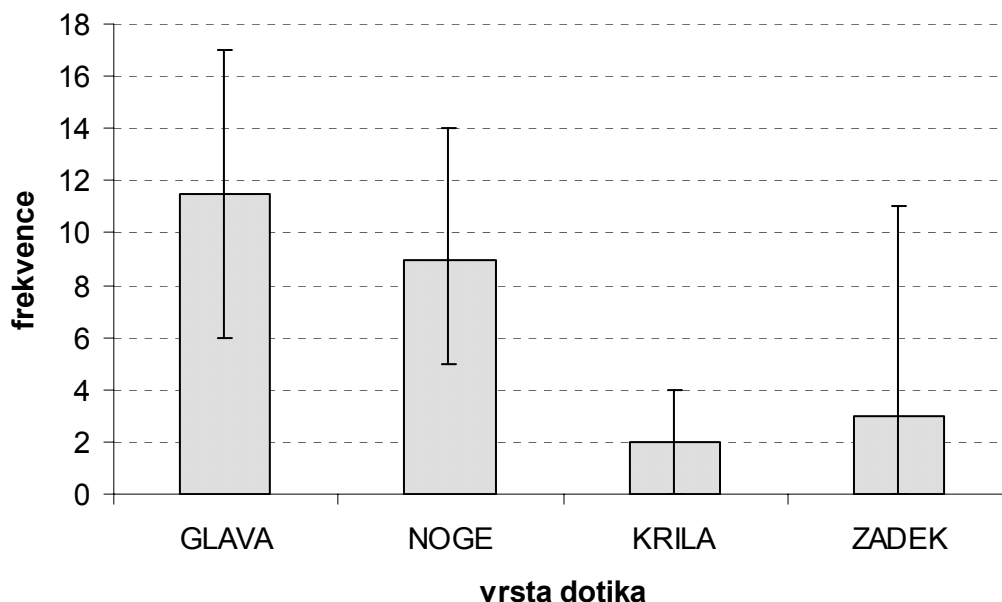
TČ=NM.....dotiki tipalnic čebele z nogami mravlje

OSTALO*..... vsi neopredeljeni dotiki

V Tabeli 1 niso vključeni dotiki, pri katerih mravlja ugrizne čebelo (17 ugrizov). Pod oznako OSTALO* smo uvrstili tiste dotike, ki jih zaradi slabega posnetka in nepreglednosti (prekrivanje telesnih delov čebele in mravlje) nismo mogli natančno opredeliti.

V vseh desetih poskusih je bil opažen dotik mravlje z glavo čebele (37,68%) ter dotik mravlje z nogami čebele (31,69%). Ostali dotiki pa se ne pojavijo tako pogosto. V samo 2,81% pride do stika čebele z zadkom ali nogami mravlje in pri takšnih stikih pride v 86,5% do zelo burnih odzivov kot sta obrat čebele in sunkovit umik čebele. Kadar pride do stika mravlje z glavo čebele, pride kar v 37,4% do močnih odzivnih odgovorov (Tabela 1).

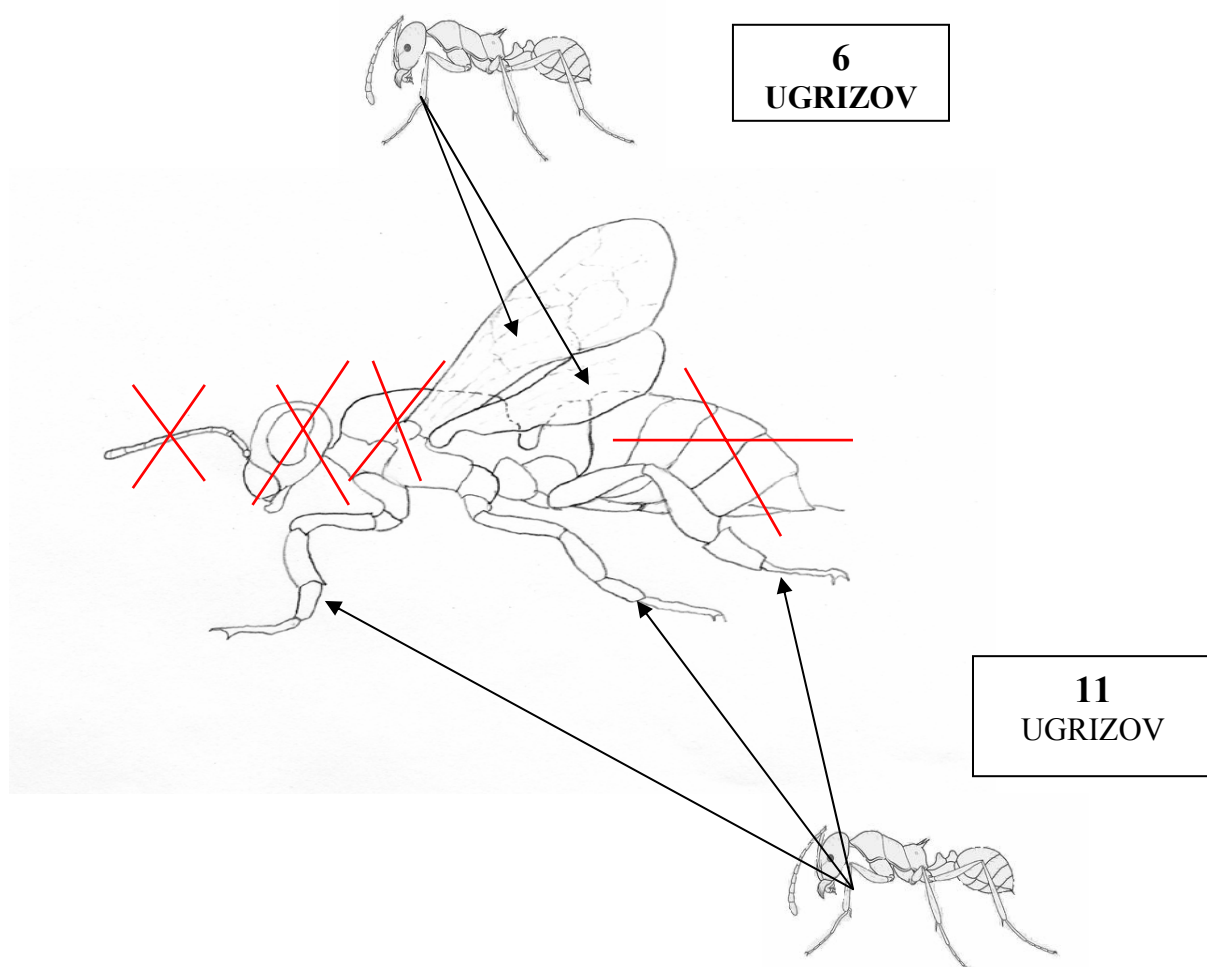
Vsi tipi dotikov se pri vseh čebelah ne pojavijo. Tako se število posameznih dotikov od čebele do čebele razlikuje. Pri vseh poskusih je prišlo do kontakta med mravljo in glavo ter nogami čebele. Nista pa se zgodila dotika mravlje s krili in z zadkom čebele. Pri treh čebelah ni prišlo do stika mravlje s krili čebele, medtem ko se dotik mravlje z zadkom čebele ni pojavil v dveh poskusih. Velik razpon intervala maksimalne in minimalne vrednosti se pojavi pri dotiku mravlje z glavo čebele (Graf 1), kar nam pove, da se ti dotiki pri nekaterih čebelah pojavijo v večjem številu, pri drugih pa je teh dotikov manj. Enak razpon obeh vrednosti se pojavi pri dotiku mravlje z zadkom čebele. Precej manjši interval se pojavi pri dotiku mravlje s krili čebele, kar pomeni, da se mravlje bolj malo dotikajo predelov kril in hkrati sodelujejo krila pri obrambi čebele.



Graf 1: Frekvence dotikov mravelj z različnimi deli čebeljega telesa

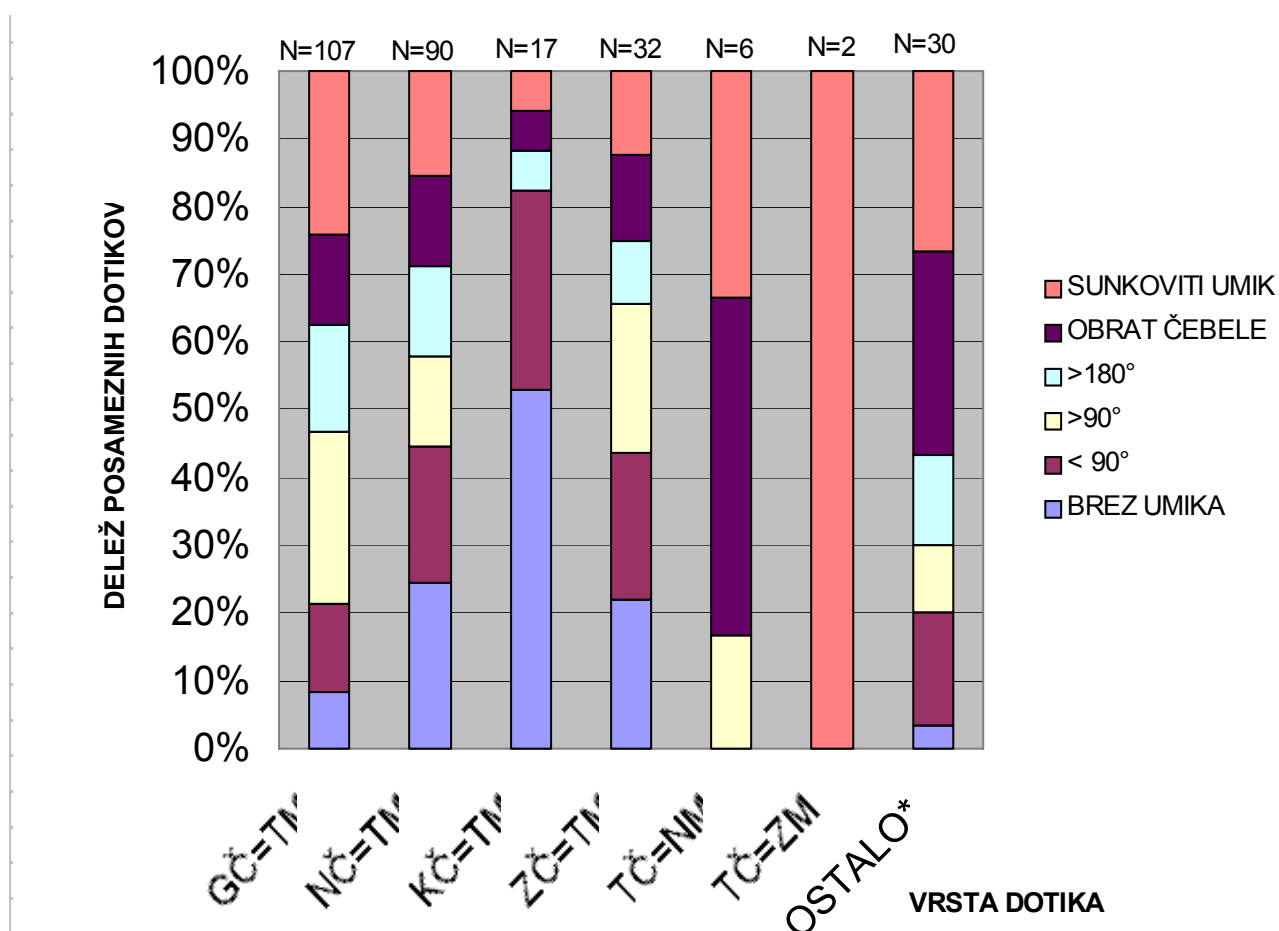
Histogrami prikazujejo mediano vrednost štirih najpogostejših dotikov med čebelo in mravljo (N=246). Intervali pa prikazujejo minimalne in maksimalne vrednosti. Pri štirih čebelah ni prišlo do stika ali z zadkom ali z nogami zato je minimalna vrednost enaka 0. Podatki dotikov mravelj z vsako čebelo posebej so podani v Prilogi 1.

V šestih poskusih mravlja ugrizne čebelo. Predvsem ugriznejo tiste mravlje, ki so takoj ob izpustu v petrijevko postale zelo agresivne in napadalne. Pri vsakem dotiku s čebelo se mravlja najprej postavi v napadalno držo, začne zasledovati čebelo in na koncu jo napade. Kadar pride do ugriza mravlje v krila čebele, se takoj zvije v klobčič ter s pobrenčavanjem s krili poskuša odgnati mravljo. Pri ugrizu mravlje v noge čebele, ta poleg pobrenčavanja s krili poskuša tudi z nogami odstraniti mravljo. V obeh primerih je metoda obrambe uspešna, saj ugrizi trajajo le nekaj sekund. V poskusih se ne pojavi samo en ugriz mravlje, ampak ponekod tudi dva, trije ali celo štirje ugrizi na eno čebelo. Ugrizom so najbolj izpostavljena krila in noge, saj lahko tu mravlja brez težav zagriže. Samo v štirih primerih mravlja ne ugrizne čebele, kljub temu, da jo večkrat napade.



Slika 4: Število ugrizov mravlje glede na posamezne dele telesa čebele

Rdeči križci označujejo regije telesa, kjer ni prišlo do ugriza mravlje. Puščice pa prikazujejo predele, kamor je mravlja največkrat ugriznila. V 35,3% pride do ugriza v krila čebele in v 64,7% v noge mravlje. Pri tem ugrizi niso definirani na posamezne pare nog ali kril, ampak na celoto.

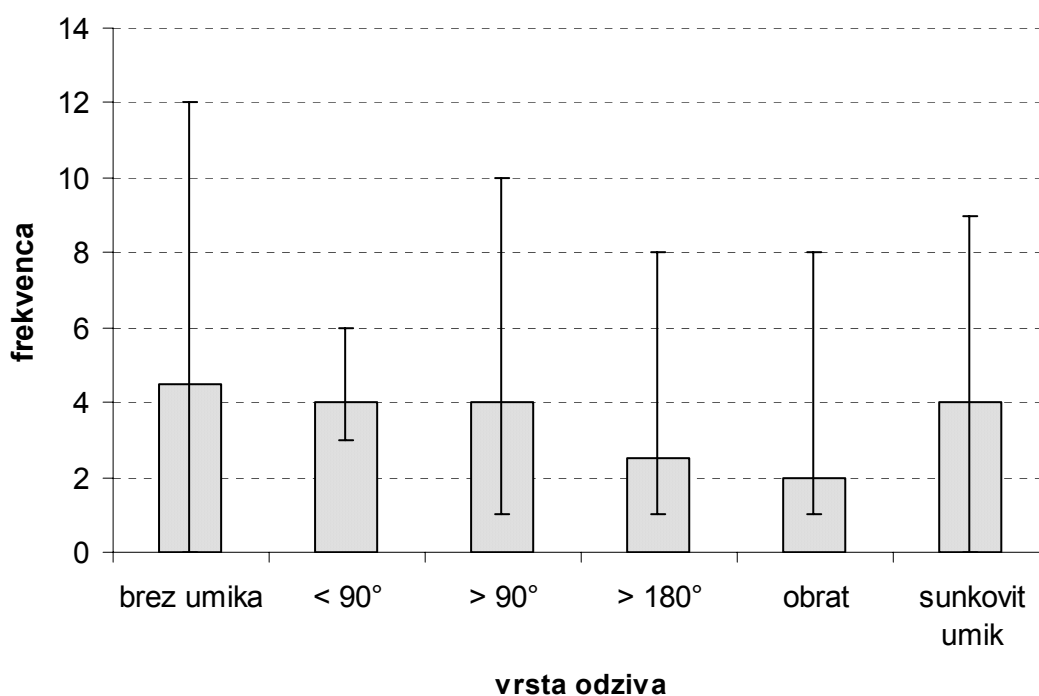


Graf 2: Deleži posameznih odzivov čebel ob dotiku z mravljo

Podatki so dobljeni z analizo desetih posnetkov interakcij med čebelo in mravljo. V graf niso vključeni dotiki, kjer pride do ugriza. Kratice vrst posameznih dotikov so opisane v legendi pod Tabelo 1.

Čebela pogosto hodi okoli roba petrijevke in se mravlji izogiba. Pri tem pa ji mravlja sledi in približno na polovici kroga se obrneta. Tako pride do bližnjega srečanja in s tem do dotika mravlje z glavo čebele. Pri dotiku mravlje z glavo čebele in nogami čebele se pojavi vseh šest odzivnih odgovorov. Medtem ko se pri dotiku čebele z zadkom in nogami mravlje pojavita en oziroma dva odgovora.

Vsaka čebela se drugače odzove na prisotnost mravlje v prostoru. Prav tako se njihove odzivi ob stiku razlikujejo in tudi število posameznih odzivov ob dotiku z mravljo se spreminja od čebele do čebele. Vsi tipi odzivov se ne pojavijo pri vseh čebelah v enakem številu. Vseh šest načinov odziva čebel ob stiku z mravljo se pojavi pri osmih čebelah. Pri eni se ne pojavi odziv brez umika, pri drugi pa odziv sunkovitega umika. Tako pri teh dveh odzivih dobimo minimalno vrednost enako 0 (Graf 3). Frekvenčne vrednosti za posamezen odzivni odgovor se spreminjajo. Zelo velik razpon ima interval maksimalne in minimalne vrednosti pri odzivu brez umika čebele (največja frekvenca je med 0 in 12). Približno enak interval se pojavi pri odzivu sunkovitega umika in zasuka čebele za več kot 90° stran od mravlje (med 1 in 10). Ostali odzivi imajo manjši interval razsežnosti maksimalne in minimalne vrednosti in hkrati se tudi v poskusih pojavijo v manjšem številu.



Graf 3: Frekvence odzivov čebel ob dotiku z mravljo

Histogrami prikazujejo mediano vrednost vsake odzivi posebej, intervali pa prikazujejo maksimalne in minimalne vrednosti posameznih odzivov (število vseh odzivov N=246). Odzivne odgovore smo vzeli samo od najbolj pogostih dotikov med čebelo in mravljo. Tako v tem grafu niso upoštevani dotiki čebele z zadkom in nogami mravlje ter dotiki, ki smo jih označili v Tabeli 1 pod Ostalo*. V Prilogi 1 pa so podatki zbrani za vsako čebelo posebej.

V naslednjih primerih so nas zanimala zaporedja dotikov in odzivi čebel. Predvsem ali so dotiki in odzivi odvisni od predhodnega dotika in odzivi in kakšen dotik ali odzive lahko pričakujemo pri naslednjem srečanju čebele in mravlje. Poleg tega ali je dan odzivni odgovor odvisen od predhodnega dotika in ali je dotik odvisen od predhodnih odzivov.

4.1.1 Odvisnost danega dotika od predhodnega dotika

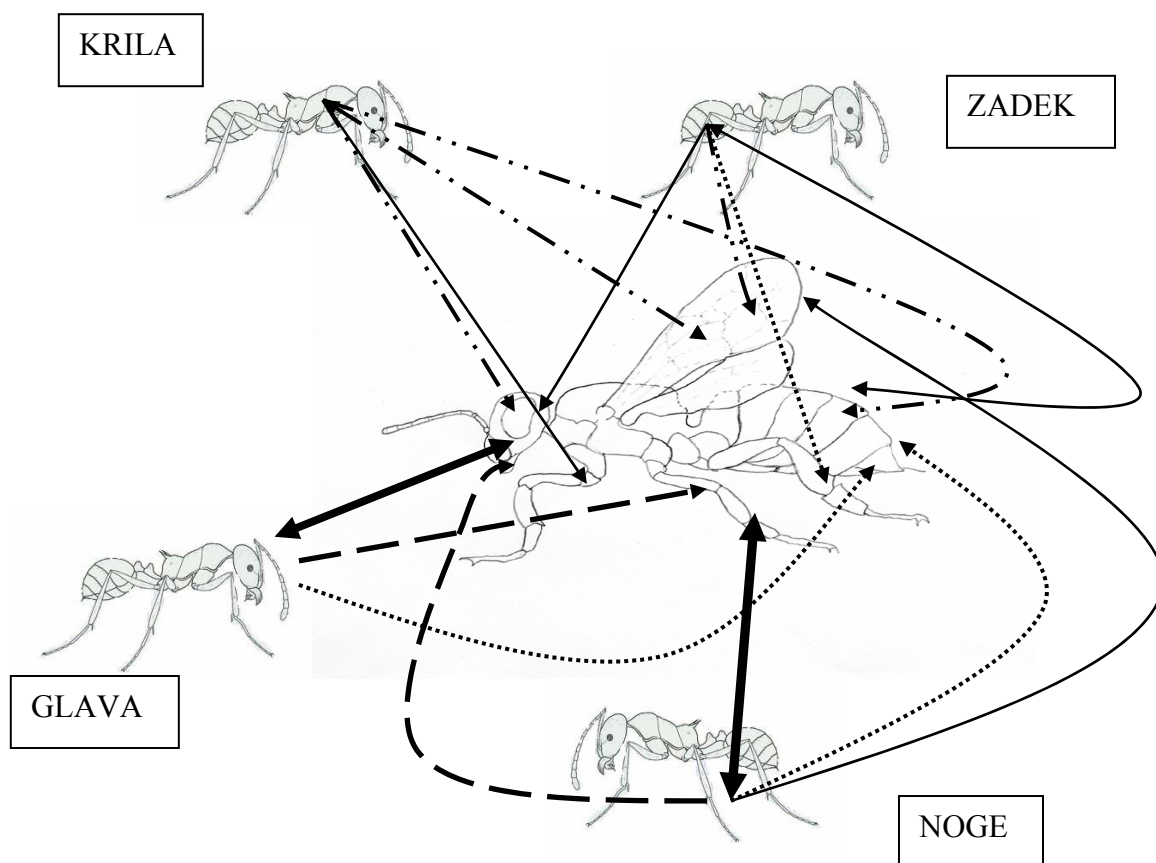
Najvišjo pričakovano vrednost smo dobili v primeru dotika mravlje z glavo čebele (Tabela 2). Iz tega lahko pričakujemo, da se mravlja poskuša z vsakim napadom čebele dotakniti njene glave. Takrat, kadar je bil prejšnji dotik mravlje z glavo čebele, lahko z večjo verjetnostjo pričakujemo, da bo naslednji dotik na istem mestu. Povsem enako se dogaja pri dotikih z nogo ter s krili in zadkom. V primerih, kadar se mravlja ni uspela dotakniti glave čebele, se je dotaknila zadka ali kril, kar nam pove večja opažena vrednost od pričakovane vrednosti (Tabela 2). Če se je mravlja iz dotika z nogami čebel prestavila na glavo čebele, je bila pri naslednjem dotiku večja možnost, da je prišlo do dotika z zadkom in krili ali z nogami in ne z glavo čebele. Torej, kadar je pričakovana vrednost dotika manjša od opažene vrednosti, pričakujemo, da bo naslednji dotik tisti, kateri bo imel večjo opaženo vrednost.

Tabela 2: Odvisnost dotika od predhodnega dotika mravlje

		OPAŽENE VREDNOSTI		
		DOTIK potem		
		G	N	K+Z
DOTIK prej	G	59	28	16
	N	26	38	17
	K+Z	10	20	14
	skupaj	95	86	47

		PRIČAKOVANE VREDNOSTI		
		DOTIK potem		
		G	N	K+Z
DOTIK prej	G	42,9	38,9	6,8
	N	33,8	30,6	5,3
	K+Z	18,3	16,6	2,9

Krepko označena števila opaženih vrednosti predstavljajo mesta, kjer je opažena vrednost večja od pričakovane vrednosti. Z χ^2 testom smo ugotovili, da neodvisnost ne obstaja in da gre med danim dotikom in predhodnim dotikom za medsebojno odvisnost ($P = < 0,001$). Zaradi premajhnega števila dotikov z zadkom in s krili smo te dve skupini dotikov združili v eno.



Slika 5: Deleži posameznih dotikov glede na predhodni dotik

Legenda deležev dotikov:

ODSTOTEK DOTIKOV (%)	0-2	2-4	4-8	8-16	16-32
PUŠČICE	— · · · — · →	————→	··········→	—— — — — →	————→

Posamezne puščice predstavljajo določen odstotek pogostosti dotikov čebel (N=10). Tam, kjer so puščice označene obojestransko, pomeni, da se je naslednji dotik zgodil na enakem mestu kot predhodni dotik. Tabela z legendo puščic, ki označujejo deleže posameznih dotikov, se navezuje na Sliko 5.

4.1.2 Odvisnost odzivov od predhodnega dotika mravlje

V tem primeru nas je zanimala odvisnost danih odzivov od predhodnega dotika mravlje ter kakšne odzive lahko pričakujemo ob naslednjem dotiku z mravljo. Največje število odzivnih odgovorov se zgodi ob dotiku mravlje z glavo čebele. Odzivni odgovor čebele na takšen dotik je umik za manj kot 90°, kateremu po številčnosti sledi zelo intenziven odziv sunkovit umik. Odgovor čebele na posamezni dotik mravlje je predvsem odvisen od tega, kje se je mravlja dotaknila čebele. Kadar pride do stika z glavo čebele, je večja verjetnost, da bo intenziteta odziva večja (sunkoviti umik), kadar pa pride do stika z zadkom in krili čebele lahko pričakujemo, da bodo odzivi čebel bolj blage oblike. Kjer je opažena vrednost večja od pričakovane vrednosti, lahko pričakujemo, da bo naslednji odziv tisti, ki ima večjo opaženo vrednost (v Tabeli 3 s krepko natisnjenimi številkami).

Tabela 3: Odvisnost danih odzivov od predhodnega dotika mravlje

OPAŽENE VREDNOSTI

	brez umika	< 90°	> 90°	> 180°	obrat čebele	sunkovit umik
G	8	17	28	15	14	26
N	18	19	11	11	14	16
K+Z	14	12	5	4	4	4
skupaj	40	48	44	30	32	46

PRIČAKOVANE VREDNOSTI

	brez umika	< 90°	> 90°	> 180°	obrat čebele	sunkovit umik
G	18	21,6	19,8	13,5	14,4	20,7
N	14,8	17,8	16,3	11,1	11,9	17,1
K+Z	7,2	8,6	7,9	5,4	5,7	8,2

Krepko označena števila predstavljajo mesta, kjer so pričakovane vrednosti manjše od opaženih. Zaradi premajhnega števila dotikov z zadkom in s krili smo ti dve skupini dotikov združili v eno. Z izračunom testa χ^2 statistike smo izračunali, da obstaja odvisnost med danim odzivom in predhodnim dotikom mravlje s čebelo ($P=0,003$). Za vsako čebelo posebej smo naredili tabele sosledij odzivov (Priloga 2).

4.1.3. Odvisnost dotika od predhodnih odzivov

Kako se čebela odzove na dotik mravlje, je odvisno od predhodnega odziva čebele. Če je bil prejšnji dotik mravlje z glavo čebele in je povzročil odziv sunkovitega umika, lahko pri naslednjem dotiku pričakujemo dotik mravlje z drugimi deli telesa čebele, ki pa bo sprožil manj intenzivne odgovore. Hkrati se čebela po vsakem dotiku z glavo poskuša izogniti mravlji in s tem sproži odziv, kateri ji pripomore, da naslednji dotik ne bo zopet na istem mestu. Pri bolj blagi oblikah odziva, pa lahko pričakujemo, da bo pri naslednjem dotiku prišlo do dotika mravlje z glavo čebele, saj mravlja favorizira dotike z glavo čebele.

Tabela 4: Odvisnost danega dotika od predhodnega odziva

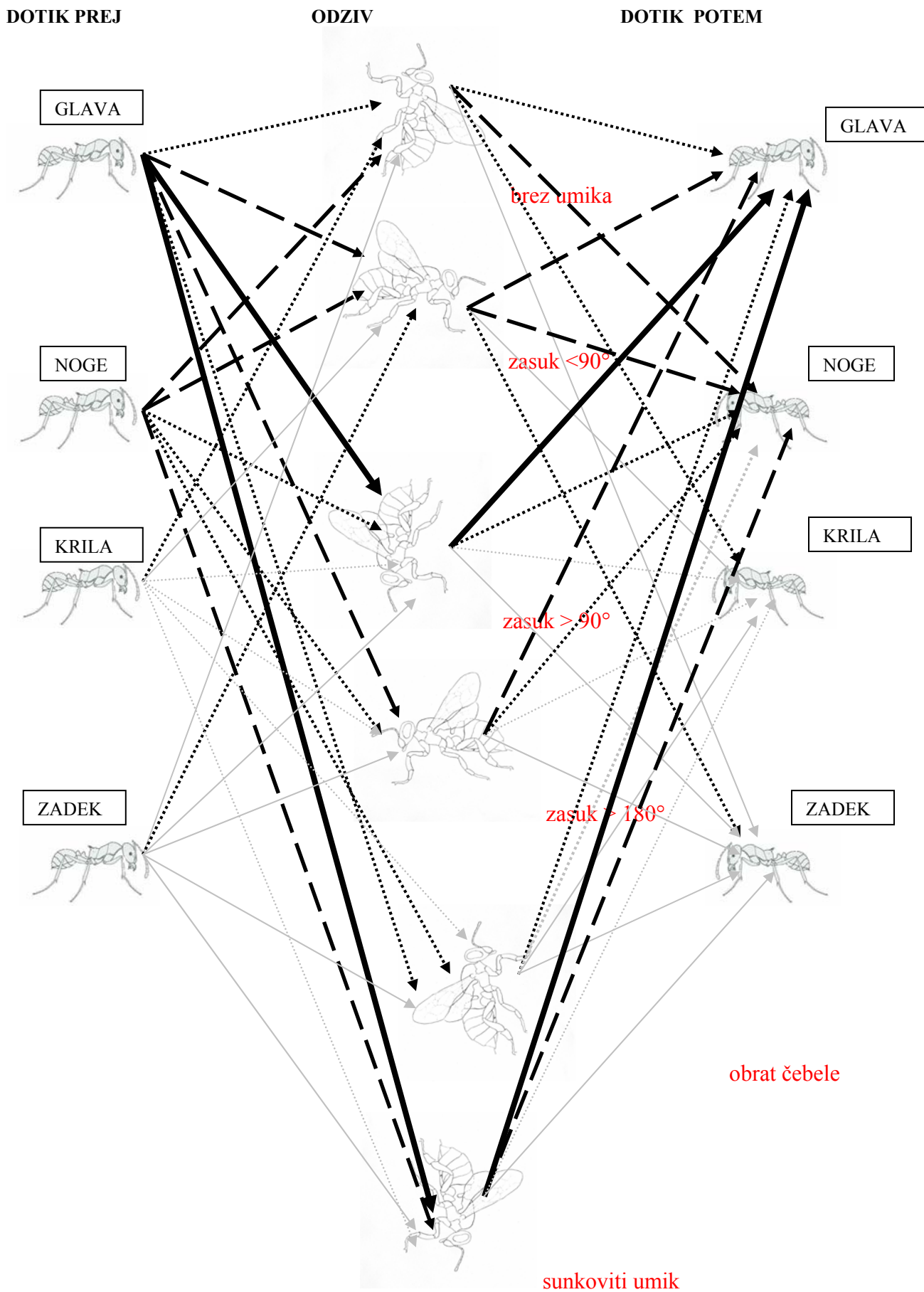
OPAŽENE VREDNOSTI

	G	N	K+Z	
brez umika	8	17	15	40
< 90°	17	17	14	48
> 90°	25	10	9	44
> 180°	15	10	5	30
obrat čebele	13	11	6	30
sunkovit umik	26	16	4	46
skupaj	104	81	53	238

PRIČAKOVANE VREDNOSTI

	G	N	K+Z	
brez umika	17,5	13,6	8,9	
< 90°	21,0	16,3	10,7	
> 90°	19,2	15,0	9,8	
> 180°	13,1	10,2	6,7	
obrat čebele	13,1	10,2	6,7	
sunkovit umik	20,1	15,7	10,2	

Krepko označena števila predstavljajo mesta, kjer so opažene vrednosti večje od pričakovanih. Zaradi premajhnega števila opaženih vrednosti dotikov na zadku in krilih čebele, smo ti dve vrsti dotikov združili v eno samo skupino. Za vsako čebelo posebej smo v Prilogi 3 naredili sosledja dotikov, ki se zgodijo po posameznem tipu odziva. S pomočjo izračuna χ^2 statistike, smo dobili pričakovano odvisnost dotika od predhodne odzivi čebele ($P=0,02$).



Slika 6: Odvisnost odzivov in dotikov od predhodnega dotika in odziva čebele

Legenda deležev, ki povezujejo odvisnost odzivov od predhodnega dotika in dotike odvisne od predhodnih odzivov.

ODSTOTEK DOTIKOV(%)	0-1	1-3	3-6	6-9	9-12
ČRTE→	————→→	—— — —→	————→

Posamezne puščice predstavljajo določen odstotek pogostosti odzivov ali dotikov čebel (N=10). Ta tabela opisuje dejanska razmerja med dotiki in odzivi, ki jih prikazuje Slika5.

4.2 ODZIV ČEBEL NA KRMIŠČU

Na začetku, ko imamo krmišče postavljeno zraven panja, prileti le nekaj čebel. Z vsakim odmikom krmišča od panja, pa prileti vedno več čebel. V razdalji približno tridesetih metrov v stran od panja, kjer smo delali poskus, pa je priletelo zelo veliko število čebel. Čebele so se ob dodajanju raztopine medu posedle okoli hrane in jo pričele nabirati. Ko pa je začelo hrane primanjkovati, so čebele postale razdražene in so se dvignile in preletavale krmišče ter iskale hrano.

Pri poizkusih smo opazovali odzivne odgovore čebel na mravlje v bližini hrane. Predvsem nas je zanimalo, ali čebele reagirajo na mravlje enako kot pri poskusu v petrijevki. Izmed petnajstih poskusov se samo dve mravlji nista odzvali na čebele in sta takoj zapustili krmišče. V trinajstih poskusih pa so mravlje napadle čebele, se jih dotikale, grizle in potegovale v stran od hrane.

Kadar je bilo na krmišču zadosti raztopljenega medu, se čebele za mravlje niso zmenile, kljub temu da so se jih dotikale in grizle. Ob dotiku samo nekajkrat zamahnejo s krili in trznejo z nogami ter nadaljujejo s sesanjem raztopine medu. Takoj, ko na krmišču zmanjka hrane, pa postanejo čebele razdražljive, nenehno preletavajo krmišče, zbegano hodijo po krmišču in iščejo hrano. Ob takem vedenju takoj ob prvem stiku z mravljo reagirajo z obrambnimi odzivi kot so pobrenčavanje s krili in sukanjem zadka proti mravlji ali pa ob ugrizu takoj odletijo s krmišča skupaj z mravljo, kar se je zgodilo v sedmih primerih. Samo v enem primeru se je zgodilo, da je čebela zapustila krmišče skupaj z mravljo, kljub zadostni količini hrane na krmišču.

V petih poskusih smo mravljo dodali tedaj, ko je začelo primanjkovati hrane. Tedaj so se čebele takoj odzvale na mravlje. Ob stiku mravlje s čebelami, ki so iskale hrano po krmišču, so čebele reagirale tako, da so odletele s krmišča skupaj z mravljo, takoj ko se jih je mravlja prijela s čeljustmi.

Na začetku smo poskušali tako, da so mravlje same prihajale na krmišče. Frekvenca takšnih prihodov mravelj na krmišče je bila premajhna, zato teh podatkov nismo mogli uporabiti v nalogi.

4.3 ODZIV ČEBEL NA BRADI PANJA

Pri dodajanju mravelj na brado panja, so pašne čebele še naprej odhajale na pašo in pristajale na bradi ter se pri tem niso zmenile za prisotnost mravlje na bradi panja. Medtem ko so se mravlje takoj postavile v napadalno držo in poskušale ujeti čebelo, ki je prišla ali je odhajala na pašo. Preden se je pojavila na vhodu v panj čebela stražarka, je kar precej čebel že priletelo nazaj v panj. Stražarka opazuje nekaj časa na eni strani vhoda nato pa gre na drugo stran. Ko se sreča z mravljo na bradi panja takoj začne pobrenčavati s krili in se z zadkom zasučje proti njej in jo poskuša odgnati. V treh primerih stražarka zasleduje mravljo, ki hodi po bradi panja in po zunanjem delu panja ter jo poskuša pregnati, kar ji tudi uspe.

V sedemnajstih poskusih sta dve mravlji takoj zapustili brado panja. Deset mravelj so čebele odgnale z brade ali pa so odletele s pašnimi čebelami s panja. Pri tem so uporabile obrambne tehnike kot so pobrenčavanje s krili in zasuk zadka proti mravlji, s katerim so potiskale mravlje stran od vhoda. Kadar pa so mravlje zgrabile za noge čebele, so takoj vzletele in zapustile brado panja skupaj z mravljo in s tem odstranile nasprotnika. Čebele, ki so prihajale iz panja, so bile pašne čebele, ki so pri vhodu naleteli na mravlje. Ob stiku z mravljo so takoj zapustile brado panja. Takšen odziv se je zgodil v šestih poskusih. V štirih poskusih so mravljo odgnale čebele stražarke.

Pet mravelj je šlo v panj. Dogajanja v samem panju nismo mogli posneti in zato ne vemo, kaj se je dogajalo v panju, ampak izmed teh petih mravelj so se ven vrnile tri, dve pa se v času snemanja nista vrnili. Tiste tri mravlje, ki so prišle iz panja, so po rahlem postanku na bradi, zapustile panjsko brado.

4.4 ODZIV ČEBELE NA MRAVLJIČNO KISLINO

Prvi del poskusa je obsegal delo s koncentracijami od 1% do 40%, kjer smo opazovali kolikokrat gre čebela čez kapljico in kolikokrat se kapljice dotakne. Pri dotiku s kapljico smo opazovali, kako se čebela odzove ob stiku s kapljico. Do 5% kapljice kisline se je število dotikov in prehodov čez kapljico povečevalo. Prav tako je bilo število dotikov in prehodov čez kapljico veliko pri kontrolnem poskusu. Po 5% koncentraciji kisline pa je število le teh dogodkov začelo upadati in pri 30% koncentraciji se čebela ni več dotaknila kapljice niti ni več šla čez samo kapljico.

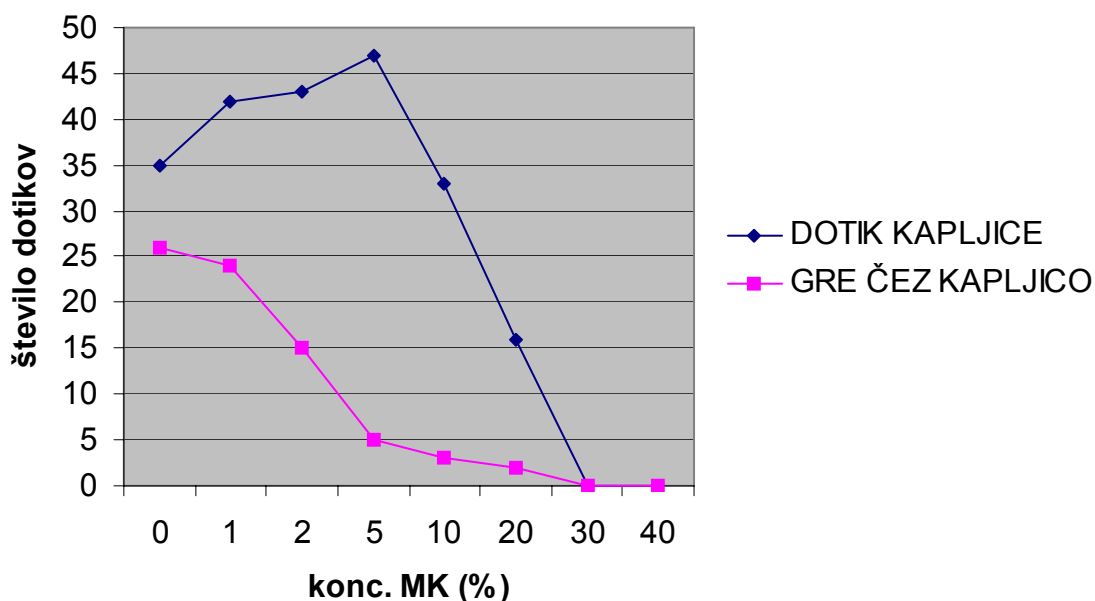
Kadar je prišlo do stika s kapljico, se je čebela odzvala s šestimi načini odzivnih odgovorov (Tabela 5). Odzivi so napisane po naraščajoči intenzivnosti odgovora. Najbolj blag odziv čebele je brez pobrenčavanja in brez umika. Kot najbolj intenzivni odgovor čebele na kapljico kisline pa je sunkovit umik (enako kot pri interakciji čebele z mravljo Tabela 1). Število intenzivnih odgovorov čebele se prvič pojavi pri 5% koncentraciji in je prisotno še pri 20% koncentraciji. Ker pri 30% koncentracije čebele ne pridejo več v stik s kapljico, ne moremo pričakovati nobenih odzivnih odgovorov po 30% koncentraciji.

Samo pri kontrolnem testu se pojavi vseh šest odzivnih odgovorov čebel. Pri vseh koncentracijah (1%-20% kisline) pa se pojavita odziva brez umika s pobrenčavanjem s krili ter umik s pobrenčavanjem s krili. Medtem ko se ostale odzivi pojavijo le pri določeni koncentraciji kisline. Na primer sunkoviti umik čebele se pojavi pri 5%. Zasuk čebele za več kot $> 180^\circ$ pa se pojavi šele pri 10% koncentraciji kisline.

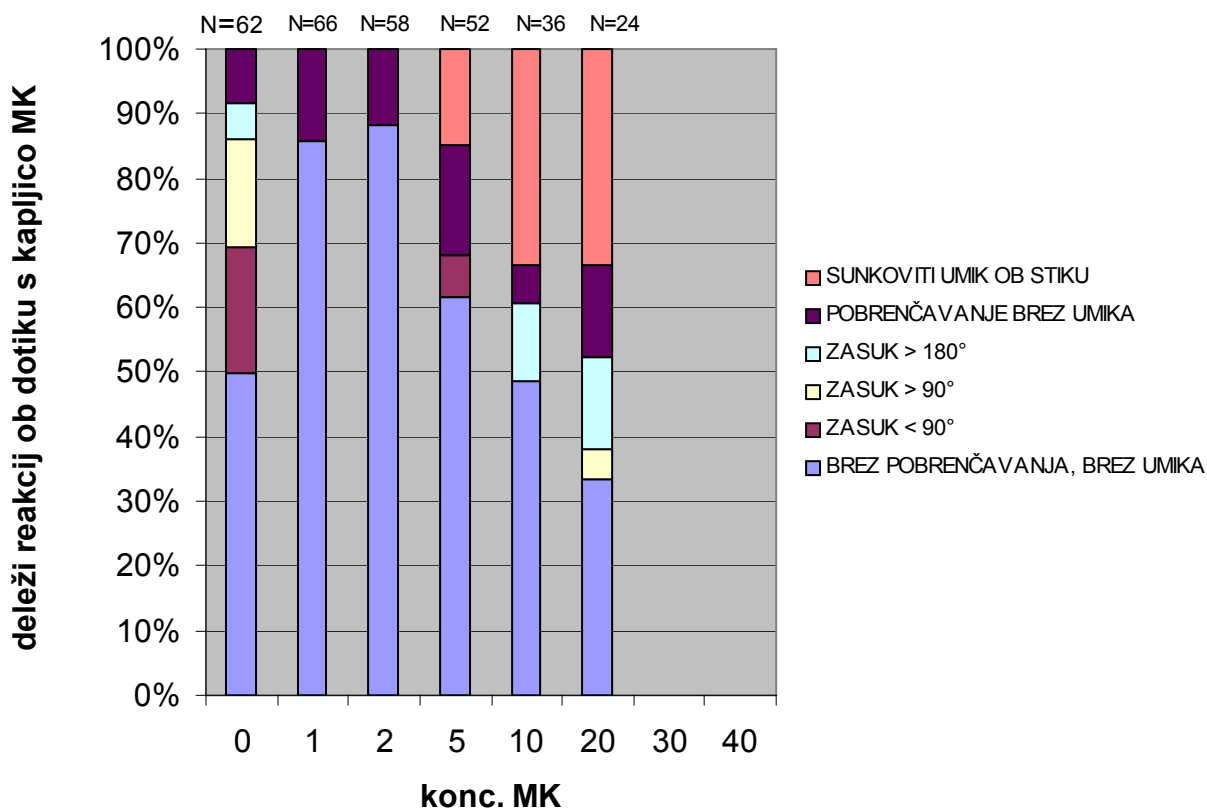
Tabela 5: Odzivi čebel v neposredni bližini kapljice mravljične kisline

MK (%)	DOTIK KAPLJICE	GREČEZ KAPLJICO	BREZ POBRENČAVANJA, BREZ UMIKA	ZASUK < 90°	ZASUK > 90°	ZASUK > 180°	POBRENČAVANJE BREZ UMIKA	SUNKOVITI UMIK OB STIKU
0	36	26	18	7	6	2	3	/
1	42	24	36	/	/	/	6	/
2	43	15	38	/	/	/	5	/
5	47	5	29	3	/	/	8	7
10	33	3	16	/	/	4	2	11
20	21	2	7	/	1	3	3	7
30	/	/	/	/	/	/	/	/
40	/	/	/	/	/	/	/	/
skupaj	222	75	144	10	7	9	27	25

V tabeli so predstavljeni rezultati, ki vključujejo koncentracije mravljične kisline (MK) od 1% do 40%. Samo pri 10% in 20% koncentraciji so odzivi, kakršne lahko primerjamo z odzivi pri dotiku z mravljami. V 66,7% čebela samo pobrenčava s krili in nadaljuje svojo pot brez umika, vendar s povečanjem koncentracije kisline tudi število teh odzivov začne upadati. Prav tako upada število dotikov in prehodov čez kapljico mravljične kisline s povečanjem koncentracije. Podatki v Tabeli 5 so podani s pomočjo petih čebel.



Graf 4: Število dotikov čebele in prehodov čez kapljico mravljične kisline



Graf 5: Deleži odzivov ob dotiku čebele z mravljično kislino

Z večanjem koncentracije kisline se povečuje tudi jakost vonja mravljične kisline in zaradi tega čebela ne pride več v neposredno bližino kapljice. Zato smo v drugem delu poskusa opazovali vedenje čebele v bližini kapljice kisline. Za območje opazovanja smo vzeli 1,5 cm obseg okoli kapljice. Velikost tega obsega smo določili glede na oddaljenost kapljice od roba petrijevke in razmerja med kapljico kisline in velikostjo prostora petrijevke.

Tabela 6: Število prihodov čebel v 1,5 cm območje okoli kapljice kisline in njihovih odzivov

MK %	ŠT. PRIHODOV V OPAZOVALNO OBMOČJE	POBRENČAVANJE BREZ UMIKA	ZASUK < 180°	ZASUK < 90°	POBRENČAVANJE Z OBRATI
30	7	3	4	/	/
40	5	2	3	/	/
50	2	1	1	/	/
60	3	/	2	1	/
70	7	/	4	/	3
80	/	/	/	/	/
90	/	/	/	/	/
100	/	/	/	/	/
skupaj	24	6	14	1	3

Število se s povečanjem koncentracije zmanjšuje. Pri 70% koncentraciji pa zopet naraste. Po tej koncentraciji čebela ne pride več v bližino opazovanega območja. Že pri 40% koncentraciji začne čebela izgubljati moč, saj kadar gre na pokrov petrijevke takoj pade z njega in potrebuje nekaj sekund, da se pobere s tal. Čebela si ne opomore niti med pol minutnim premorom. Po končanem poskusu čebela pogine, kljub temu da odstranimo pokrov petrijevke.

5 RAZPRAVA IN SKLEPI

5.1 RAZPRAVA

S pomočjo vohalnih čutnic na antenah mravlja z dotikom prepozna čebelo in to povzroča izražanje agresivnega vedenja pri mravlji (Ozaki, et. al, 2005). Agresija se pri mravljah izraža intenzivneje kot pri čebelah. Pri vseh interakcijah mravlja svoje agresivno vedenje izraža z napadalno držo, z dvignjenim zadkom in s široko odprtimi čeljustmi. Velikokrat v takšni drži zasleduje čebelo in jo na koncu tudi napade. To smo opazili pri poskusu v petrijevki, medtem ko na krmišču mravlja takoj napade čebelo brez zasledovanja. Predvidevamo, da agresivno vedenje na krmišču sprožimo s fizičnim dodajanjem mravlje s pinceto. Bolje bi bilo, da bi mravlje same prihajale na to mesto, vendar je bila frekvenca takšnih prihodov premajhna in smo takšen poskus opustili. Agresivno vedenje se izraža tudi na panjski bradi. Mravlja napade čebelo, ki pride iz panja, v trenutku pride do stika med njima in čebela z mravljo odleti s panja. Agresivno vedenje mravelj ima pomembno vlogo v naravi, kjer pride do interakcij mravlje s plenilci kot so razne žuželke (ose, hrošči, sršeni ...), medvedi in ptice ali mravlje iz drugih zadrug. S svojo napadalnostjo, ugrizi in s sproščanjem strupnih snovi ter zaščitnih feromonov, ščitijo celotno zadrugo mravelj (Hölldobler, 1990).

Obrambna vedenja čebel se pogosteje izražajo v poskusih v petrijevki in na panjski bradi. Razlika med njima je v velikosti prostora, kjer poskus poteka. V petrijevki čebela izraža obrambna dejanja, ki ji trenutno pripomorejo pri pobegu od mravlje. Najbolj intenziven obrambni odziv je sunkoviti umik, ki ga povzroči stik mravlje z glavo čebele. Če bi imela čebela dovolj prostora za umik, predvidevamo, da bi ob stiku z mravljo takoj odletela stran. Na panjski bradi stražarka s pobrenčavanjem s krili in zasukom zadka proti mravlji poskuša odgnati mravljo s panja. Pogosto s takšnim načinom vedenja zasleduje mravljo, dokler mravlja ne zapusti čebeljega panja. Čebele, ki prihajajo iz panja ob stiku z mravljo takoj odletijo z brade, skupaj z mravljo. Predvidevamo, da so to pašne čebele, pri katerih je verjetno aktivirano nabiralno vzburjenje, medtem ko stražarke ostanejo na bradi panja in poskušajo z obrambnim dejanji preprečiti vstop mravlji v panj.

Rezultate poskusa z mravljično kislino lahko primerjamo z rezultati poskusa pri interakcijah med čebelo in mravljo. 10% in 20% koncentracija mravljične kisline sproži podobne odzivne odgovore kot dotik čebele z zadkom mravlje. Pri obeh vedenjskih odzivih je prišlo do zelo intenzivnega odgovora čebele (sunkoviti umik). Zato lahko predvidevamo, da je koncentracija mravljične kisline v zadku mravlje ključni dražljaj pri izražanju obrambnega vedenja čebel.

Ob zadostni količini hrane na krmišču se čebela ni odzvala na mravljo, saj je bilo sproženo vzburjenje s hrano že na začetku. Prehransko vzburjenje zavira delovanje obrambnega vzburjenja, ki naj bi ga sprožila mravlja s svojimi dotiki in ugrizi, vse dokler je hrana na krmišču. Ko pa hrane zmanjka se prekine dražljaj za prehransko vzburjenje in začne delovati obrambno vzburjenje, ki povzroči, da čebela takoj ob stiku z mravljo odleti s krmišča. Podobno se zgodi na panjski bradi, kjer pašna čebela, ki naleti na mravljo pri izhodu, takoj odleti na pašo. Njeno prvotno vzburjenje je nabiralno vzburjenje, ki ga je sprožila pašna čebela, ko je prišla s paše.

Izkoriščanje mravljične kisline in drugih feromonov, ki jih izločajo mravlje pri obrambnih aktivnosti, pri nekaterih pticah pripomore k zmanjšanju ektoparazitov, ki se zajedajo v kožo pod perjem. Poleg tega izločanja snovi pripomore k večji seksualni stimulaciji ptic, povečuje izločanje slin za čiščenje perja ter spodbuja rast novega perja (Potter, Hauser, 1974). Ptice pri tako imenovanemu »antingu« nabirajo mravlje v kljun, s katerim si čistijo perje. Pri tem mravlje v obrambi izločajo snovi, ki sprožijo odzivi. Podobne raziskave so potekale pri kapucinkah (*Cepus apella* L.), ki si kožuh namažejo z mravljično kislino, ki jo izločajo mravlje na krmišču, in pripomore k odstranjevanju klopotov in drugih ektoparazitov (Falotico, 2007). S spoznanjem, da v naravi živali nabirajo mravlje (Potter, 1974), ki izločajo mravljično kislino, za odstranjevanje zunanjih parazitov, lahko predvidevamo, da bi pri čebelah mravljična kislina lahko sprožila podobne odzivi.

Ektoparazite najdemo povsod v naravi, tudi v drevesnih duplih, kjer si svoje bivališče ustvarijo čebele in mravlje. Med njimi prihaja do kontaktov in interakcij. S pomočjo obrambnih odzivov, ki smo jih dobili pri poskusih z mravljično kislino in ob stiku z mravljo, lahko predvidevamo, da bi lahko izločanje mravljične kisline v naravi pripomoglo k preprečevanju zajedanja parazitov. Potrebno bi bilo narediti natančne analize mravljične kisline, ki jo izločajo mravlje. S pomočjo teh rezultatov bi lahko poskusili narediti poskus zdravljenja varoe s pomočjo zasipavanja čebel z mravljami, ki izločajo mravljično kislino, kar bi bil najbolj sonaraven način odstranjevanja varoe in zdravljenja čebeljih družin.

Pri obrambnem vedenju čebele smo opazili, da ob stiku z mravljo čebela začne pobrenčavati s krili in zasučje zadek proti mravlji. Mravlja pri takšnem načinu obrambe malce obstoji in je ne napade takoj. Predvidevamo, da čebele ob takšnih odzivih izločajo iz strupne in Dufourjeve žleze še kemične snovi, ki izključijo agresivno vedenje mravlje, ki se pojavi ob stiku s čebelo. Pri pregledu literature žal nismo našli podatkov o kemičnih snoveh, ki naj bi povzročale takšna vedenja, ampak na podlagi opaženih dogodkov, lahko predvidevamo, da imata lahko strupna in Dufourjeva žleza z izločanjem obrambnih snovi pomembno vlogo pri obrambi pred mravljami.

5.2 SKLEPI

V vseh primerih stikov med mravljo in čebelo, se je mravlja odzvala z agresivnim vedenjem, čebela pa z obrambnim vedenjem.

Najbolj intenzivno obrambno vedenje se izrazi ob stiku mravlje z glavo čebele.

Čebele se ob stiku z mravljo vedejo podobno kot ob stiku z mravljično kislino. Predvidevamo, da je mravljična kislina ključni dražljaj za obrambno vedenje čebel proti mravljam.

Najbolj podoben odziv čebele na mravljično kislino kot na mravljo je pri 10% in 20% koncentraciji mravljične kisline. Iz tega lahko sklepamo, da se v zadku mravlje nahaja koncentracija mravljične kisline med 10% in 20%.

Čebele se najpogosteje branijo s pobrenčavanjem s krili in zasukom zadka proti mravlji. V primeru ugriza mravlje v nogo ali krilo, čebela pobegne z odletom s kraja dogodka in s sabo nese mravljo.

Stražarke, ki so obrambno vzbunjene, se takoj odzovejo na bližino mravlje.

Čebela se med hranjenjem na krmišču ne odzove na napade mravlje. Hrana sproži prehransko vzburjenje čebele, ki reagira z neprekinjenim srkanjem in lizanjem raztopine medu. To vzburjenje je tako močno, da onemogoča izražanje obrambnega vedenja čebele ob napadih mravlje. Čebela se na mravljo ne odzove, kljub njenemu stalnemu draženju.

Iz poskusov lahko povzamemo, da kadar v naravi pride do stika med obema vrstama, so mravlje agresivne in napadejo čebele, ne glede na odziv čebel.

Nekatere ptice in kapucinke v naravi nabirajo mravlje, ki izločajo mravljično kislino, za preprečevanje zajedanja zunanjih parazitov. Takšno vedenje, bi bilo možno uporabiti pri zdravljenju zunanjih parazitov pri čebelah.

Pobrenčavanje s krili in zasuk zadka proti mravlji, izključuje agresivno vzburjenje pri mravljah. Sklepamo, da se iz strupne in Dufourjeve žleze izločajo snovi, ki pri mravlji izključijo dražljaj za napadalno vzburjenje in aktivirajo lastno obrambno vedenje.

Izločanje mravljične kisline in drugih snovi iz žlez mravelj, bi eventuelno pripomoglo, da bi se varoe spustile od čebele in s tem pripomogle k zdravljenju parazitov.

6 POVZETEK

Pri socialno organiziranih žuželkah, kamor uvrščamo čebele in mravlje, se je razvil kompleksni komunikacijski sistem (Brandt, 2006). Med najbolj pomembnimi vedenji, tako pri čebelah kot tudi pri mravljah, sta obrambno in alarmno vedenje, ki se razvijeta ob napadih drugih vrst. Pri čebelah alarmno in obrambno vedenje aktivirajo feromoni, ki se izločajo iz mandibularne in strupne žleze ter delno pri čebelah delavkah tudi iz Dufourjeve žleze. Medtem ko pri mravljah te snovi sproščata predvsem strupna žleza in Dufourjeva žleza (Abdalla, 2001). Med glavnimi feromoni, ki se izločajo pri mravljah, je mravljična kislina. Predpostavimo, da je prav mravljična kislina ključni dražljaj, ki pri čebelah sproži vzbujenje in obrambno vedenje.

Raziskovala smo odzive čebel na napade mravelj. Poskušali smo primerjati odzive čebel na mravlje v petrijevki (Slika 1), na panjski bradi in na krmišču. Odzive čebel na stik in na bližino mravlje smo primerjali z odzivom čebel na kapljico mravljične kisline (Slika 3).

Mravlja se običajno s tipalnicami dotakne glave čebele (Graf 1). Čebela v petrijevki se mravlji sunkovito umakne in pobrenčava s krili, na panjski bradi pa odleti (Tabela 3). Če se mravlja dotakne drugih delov telesa čebele, je odziv manj buren. Stiki glave čebele s kapljico 10% in 20% mravljične kisline sprožijo enake odzive čebel kot stiki s tipalnicami, ki sprožijo pri mravljah izločanje mravljične kisline (Tabela 5).

Odziv čebel na mravljo smo opazovali še na krmišču in na panjski bradi (Slika 2). S hranjenjem čebel na krmišču, daleč od panja, smo sprožili vzbujenje čebel, ki zavre odzivnost čebel na mravlje. Čebele se mirno prehranjujejo, kljub temu da jih mravlje grizejo, jih vlečejo in se jih dotikajo.

Na bradi panja sproščajo čebele alarmne snovi, ki sprožijo obrambno vedenje, čebele ob vhodu panja preprečijo vdor vsiljivcem vanj (Wood, 2004). S pobrenčavanjem s krili in z zasukom zadka proti mravlji odganjajo tudi mravlje s panja.

Mravlje in čebele po vonju prepoznajo osebkke iz iste družine. Izločki Dufourjevih in drugih žlez pri mravljah in čebelah, ki so pretežno ogljikovodiki, sprožijo pri enih in drugih socialnih žuželkah obrambo družine – panja oziroma mravljišča (Brandt, 2006). Kadar se v panj oziroma mravljišče vrine osebek druge vrste, njegove vonjave sprožijo alarmno in obrambno vedenje celotne družine.

Mravlje imajo vohalne receptorje na »tipalnicah«, čebelje vonjave sprožijo agresivno vedenje mravelj (Ozaki, 2005). Agresivno vedenje mravelj smo opazili pri mnogih stikih med čebelami in mravljami.

Mravljična kislina mravelj draži čebele in sproži obrambno vedenje čebel. Predvidevamo, da bi zadostna koncentracija mravljične kisline lahko odgnala varoo iz čebeljega panja.

7 VIRI

- Abdalla, F. C., Cruz-Landim, C. da, 2004. **A Comparative Cytochemical Study of Dufour Gland in the Eusocial Bee *Apis mellifera* Linne, 1798 and *Melipona bicolor* Lepeletier, 1836.** Acta Hystochem. Cytochem. 37 (2): 65-71
- Abdalla, F. C., Cruz-Landim, C. da, **Dufour glands in the hymenopterans (Apidae, Formicidae, Vespidae): A review.** Rev. Brasil. Biol., 61 (1): 95-106
- Bračko, G., 2003. **New species for the ant faun of Slovenia,** Natura Sloveniae 5(1): 17-25
- Brandt, M., Heinz, J., Schmidtt, T., Foitzik, S., 2006. **Convergent evolution of the Dufour's gland secretion as a propaganda substance in the slave-making ant genera *Protomognathus* and *Harpagoxenus*,** Insect. Soc. 53: 291-299
- Breed, M. D., Guzman-Novoa, E., Hunt, G. J., 2004. Defensive behavior of honeybees, Annual Review of Entomology, Vol. 49: 271-298
- Breed, M. D., Rogers, K. B., 1991. **The Behavioral genetics of colony defense in honeybees: Genetic variability for guarding behavior,** Behavior genetics, Vol. 21, No. 3
- Collins, A. M., T. E. Rinderer, 1980. **A model of honeybee defensive behavior,** J. Apic. Res. 19: 224-231
- Falotico, T., Labruna, M. B., Verderane, M. P., De resende, B. D., Izar, P., Ottoni, E. B., 2007. **Repellent Efficacy of Formic Acid and the Abdominal Secretion of Carpenter Ants (Hymenoptera: Formicidae) Against Amblyomma Ticks (Acari: Ixodidae),** Journal of Medical Entomology, Vol. 44, No. 4: 718-721
- Gregorc A., 2002. **Medonosna čebela in osnove čebelarjenja,** Ljubljana, Veterinarska fakulteta v Ljubljani, 125

- Hölldobler B., Wilson E., 1990. **The Ants**, Harvard university pres, 732
- Jurc M., 2005. **Gozdna zoologija**, 1. natis, Ljubljana, Oddelek za gozdarstvo in obnovljive vire Ljubljana: 228-234
- Katzav-Gozansky, T., Soroker V., Hefetz, A., 2002. **Honeybees Dufour's gland-idiosyncrasy of a new queen signal**, *Apidologie* 33: 525-537
- Lofquist, J., 1977. **Toxic properties of the chemical defence systems in competitive ants *F. rufa* and *F. sanguinea***, *Oikos*, Vol. 28, No. 1: 137-151
- Martin, S. J., Dils, V., Billen, J., 2005. **Morphology of the Dufour gland within the honeybee sting gland complex**, *Apidologie* 36: 543-546
- Meglič M., Avguštin V., 2007. **Varoja, čebela, čebelar**, Ljubljana, Čebelarstva zveza Slovenije: 182
- Ozaki, M., et. al., 2005. **Ant Nestmate and Non-Nestmate Discrimination by a Chemosensory Sensillum**, *Science* 309
- Potter, E. F., Hauser, D. C., 1974. **Relationship of anting and sunbathing to Molting in Wild Birds**, *The Auk*, Vol. 91, No.3: 537-563
- Potter, E. F., 1970. **Anting in Wild Birds, It's frequency and probable purpose**, *The Auk*, Vol. 87, No. 4: 692-713
- Pankiw, T., 2004. **Cued in: honeybee pheromones as information flow and collective decision-making**, *Apidologie* 35: 217-226
- Rihar J., 1999. **Varoza čebel**, 4. izdaja, Ljubljana, Pansan (Strokovna zbirka Čebelarstvo): 135
- Sulimanović Đ., Jenčič V., 1996. **Čebelja družina in njene bolezni**, Ljubljana, Veterinarska fakulteta v Ljubljani: 88
- Titovšek J., 1994. **Rdeče gozdne mravlje**, *Zbornik gozdarstva in lesarstva*, št. 43: 77-107

- Underwood, R. M., Currie, R. W., 2003. **The effects of temperature and dose of formic acid on treatment efficacy against *Varroa destructor* (Acari: Varroidae), a parasite of *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae)**, Experimental and Applied Acarology 29: 303-313
- Wilson, E. O., Rednier, F. E. jr., 1971. **The evolution of the alarm defense system in the Formicinae ants**, The American Naturalist, Vol. 105, No. 943: 279-289
- Winston M., 1987. **The Biology of the Honey Bee**, London, Cambridge, Harvard University Press: 110-118
- Wood, M. J., Ratnieks, F. L. W., **Olfactory cues and *Vespula* Wasp recognition by honey bee guards**, Apidologie 35: 461- 468
- Yamagata, N., Nishino, H., Mizunami, M., 2006. **Pheromone-sensitive glomeruli in the primary olfactory center of ants**, Proc. R. Soc. B 273: 2219-2225

ZAHVALA

Najprej bi se rada zahvalila mentorju doc. dr. Janku Božiču za pomoč pri izdelavi diplomske naloge ter za zelo veliko informacij o spoznavanju čebelje družine.

Zahvaljujem se tudi recenzentu prof. dr. Tinetu Valentinčič za temeljit pregled diplomske naloge.

Iz srca se zahvaljujem mojim staršem, kajti brez njih in njihove podpore mi ne bi uspelo doseči tega cilja in še enkrat hvala, da sta mi omogočila študij. Prav tako se zahvaljujem sestri Martini in bratu Gregorju za spodbudo in pomoč.

Hvala tudi Jožetu (Pepi) ki mi je razložil nekatere stvari v zvezi s čebelami in čebelarstvom.

In nazadnje še tebi Aleš, ki si mi v času diplome stal ob strani in mi pomagal pri delu ter me z nasmehom spodbujal.

PRILOGE

PRILOGA 1: Število dotikov mravlje z različnimi deli telesa in odvisnost odzivov od predhodnega dotika čebele z mravljo

ČEBELA 1

	brez umika	< 90°	>90°	>180°	obrat čebele	sunkovit umik	skupaj
glava	2	1	3	3	1	3	13
noga	1	1	4	3	0	0	9
krila	0	2	0	0	0	0	2
zadek	1	0	0	2	0	0	3
skupaj	4	4	7	8	1	3	27

ČEBELA 2

	brez umika	< 90°	>90°	>180°	obrat čebele	sunkovit umik	skupaj
glava	4	0	3	2	1	0	10
noga	4	1	1	2	1	0	9
krila	1	0	0	1	1	0	3
zadek	3	3	3	0	1	1	11
skupaj	12	4	7	5	4	1	33

ČEBELA 3

	brez umika	< 90°	>90°	>180°	obrat čebele	sunkovit umik	skupaj
glava	1	1	1	1	3	0	7
noga	3	2	0	0	4	0	9
krila	2	1	0	0	0	0	3
zadek	1	0	3	1	1	0	6
skupaj	7	4	4	2	8	0	25

ČEBELA 4

	brez umika	< 90°	>90°	>180°	obrat čebele	sunkovit umik	skupaj
glava	0	0	2	1	3	7	13
noga	0	3	1	0	1	1	6
krila	0	1	0	0	0	0	1
zadek	0	0	0	0	0	0	0
skupaj	0	4	3	1	4	8	20

ČEBELA 5

	brez umika	< 90°	>90°	>180°	obrat čebele	sunkovit umik	skupaj
glava	0	2	4	4	1	6	17
noga	2	1	0	1	1	2	7
krila	3	0	0	0	0	1	4
zadek	0	0	0	0	0	0	0
skupaj	5	3	4	5	2	9	28

ČEBELA 6

	brez umika	< 90°	>90°	>180°	obrat čebele	sunkovit umik	skupaj
glava	0	3	0	0	2	3	8
noga	2	2	1	1	0	3	9
krila	1	1	0	0	0	0	2
zadek	1	0	0	0	0	0	1
skupaj	4	6	1	1	2	6	20

ČEBELA 7

	brez umika	< 90°	>90°	>180°	obrat čebele	sunkovit umik	skupaj
glava	0	1	2	0	1	2	6
noga	4	3	1	2	2	2	14
krila	2	0	0	0	0	0	2
zadek	0	1	0	0	1	1	3
skupaj	6	5	3	2	4	5	25

ČEBELA 8

	brez umika	< 90°	>90°	>180°	obrat čebele	sunkovit umik	skupaj
glava	1	1	4	0	0	0	6
noga	4	1	1	2	2	3	13
krila	0	0	0	0	0	0	0
zadek	0	2	1	0	0	0	3
skupaj	5	4	6	2	2	3	22

ČEBELA 9

	brez umika	< 90°	>90°	>180°	obrat čebele	sunkovit umik	skupaj
glava	1	3	7	2	1	0	14
noga	1	1	3	1	1	2	9
krila	0	0	0	0	0	0	0
zadek	0	0	0	0	0	1	1
skupaj	2	4	10	3	2	3	24

ČEBELA 10

	brez umika	< 90°	>90°	>180°	obrat čebele	sunkovit umik	skupaj
glava	0	2	1	4	1	5	13
noga	1	3	0	0	0	1	5
krila	0	0	0	0	0	0	0
zadek	1	1	0	0	1	1	4
skupaj	2	6	1	4	2	7	22

PRILOGA 2: Zaporedje odzivov desetih čebel ob stiku z mravljo v petrijevki

ČEBELA 1

	brez umika	< 90°	> 90°	> 180°	obrat čebele	sunkovit umik
G						
Z						
N						
Z						
N						
N						
G						
N						
Z						
G						
G						
G						
NM=TČ						
K						
N						
N						
G						
N						
G						
G						
G						
G						
G						
G						
N						
G						
N						

ČEBELA 2

	brez umika	< 90°	> 90°	> 180°	obrat čebele	sunkovit umik
N						
Z						
Z						
G						
Z						
Z						
K						
N						
UGRIZ(K)						
G						
N						
G						
G						
G						
Z						
Z						
UGRIZ(K)						
G						
G						
Z						
Z						
Z						
UGRIZ(N)						
Z						
K						
N						
N						
N						
N						
N						
NM=TČ						
G						
N						
K						
G						
UGRIZ(N)						
Z						
G						
N						

ČEBELA 3

	brez umika	< 90°	> 90°	> 180°	obrat čebele	sunkovit umik
N						
G						
N						
Z						
N						
UGRIZ(N)						
N						
Z						
N						
G						
N						
N						
K						
G						
G						
K						
Z						
Z						
UGRIZ(K)						
G						
G						
N						
G						
K						
N						
N						
Z						

ČEBELA 4

	brez umika	< 90°	> 90°	> 180°	obrat čebele	sunkovit umik
G						
N						
G						
G						
G						
NM=TČ						
NM=TČ						
NM=TČ						
G						
ZM=TČ						
G						
K						
G						
N						
G						
N						
N						
N						
G						
UGRIZ(N)						
G						
G						
N						
UGRIZ(N)						
G						

ČEBELA 5

	brez umika	< 90°	> 90°	> 180°	obrat čebele	sunkovit umik
N						
G						
G						
N						
N						
K						
K						
K						
N						
G						
G						
G						
G						
G						
G						
G						
G						
G						
G						
G						
G						
G						
G						
N						
G						

ČEBELA 6

	brez umika	< 90°	> 90°	> 180°	obrat čebele	sunkovit umik
G						
N						
N						
N						
G						
K						
N						
N						
G						
G						
G						
Z						
N						
K						
G						
N						
N						
G						
G						
G						

ČEBELA 7

	brez umika	< 90°	> 90°	> 180°	obrat čebele	sunkovit umik
N						
UGRIZ(K)						
N						
G						
G						
N						
N						
Z						
N						
N						
G						
N						
G						
G						
N						
N						
N						
N						
UGRIZ(K)						
G						
K						
K						
N						
N						
Z						
N						
N						
G						
N						

ČEBELA 8

	brez umika	< 90°	> 90°	> 180°	obrat čebele	sunkovit umik
N						
Z						
UGRIZ(N)						
N						
G						
G						
G						
G						
G						
N						
N						
N						
N						
G						
N						
Z						
Z						
UGRIZ(N)						
Z						
N						
N						
N						
N						
UGRIZ(K)						
N						

ČEBELA 9

	brez umika	< 90°	> 90°	> 180°	obrat čebele	sunkovit umik
G						
N						
G						
G						
N						
G						
G						
N						
NM=TČ						
N						
G						
G						
G						
G						
N						
N						
N						
N						
G						
G						
N						
G						
G						
Z						

ČEBELA 10

	brez umika	< 90°	> 90°	> 180°	obrat čebele	sunkovit umik
G						
G						
Z						
G						
UGRIZ (N)						
N						
G						
G						
G						
N						
N						
N						
Z						
UGRIZ (N)						
ZM=TČ						
G						
Z						
N						
G						
G						
UGRIZ (N)						
G						
G						
G						
ZM=TČ						
UGRIZ (N)						

PRILOGA 3: Odvisnost danega dotika od predhodnih odzivov med čebelo in mravljo

ČEBELA 1

	GLAVA	NOGA	KRILA	ZADEK
SUNKOVIT UMIK				
> 180°				
> 180°				
> 180°				
> 90°				
> 180°				
< 90°				
< 90°				
< 90°				
< 90°				
OBRAT ČEBELE				
< 90°				
NM=TČ				
> 90°				
OBRAT ČEBELE				
> 90°				
> 90°				
> 90°				
> 180°				
SUNKOVIT UMIK				
> 180°				
< 90°				
SUNKOVIT UMIK				
> 90°				
> 180°				
> 180°				
< 90°				

ČEBELA 2

	GLAVA	NOGA	KRILA	ZADEK
> 180°				
BREZ UMIKA				
BREZ UMIKA				
OBRAT ČEBELE				
> 90°				
BREZ UMIKA				
> 180°				
BREZ UMIKA				
UGRIZ(K)				
BREZ UMIKA				
OBRAT ČEBELE				
> 180°				
> 180°				
BREZ UMIKA				
< 90°				
> 180°				
UGRIZ(K)				
> 90°				
> 90°				
OBRAT ČEBELE				
SUNKOVIT UMIK				
> 90°				
UGRIZ(N)				
< 90°				
BREZ UMIKA				
> 180°				
BREZ UMIKA				
BREZ UMIKA				
< 90°				
NM=TČ				
> 180°				
BREZ UMIKA				
OBRAT ČEBELE				
BREZ UMIKA				
UGRIZ(N)				
< 90°				
> 90°				
> 90°				

ČEBELA 3

	GLAVA	NOGA	KRILA	ZADEK
OBRAT ČEBELE				
OBRAT ČEBELE				
OBRAT ČEBELE				
BREZ UMIKA				
OBRAT ČEBELE				
UGRIZ(N)				
BREZ UMIKA				
OBRAT ČEBELE				
< 90°				
BREZ UMIKA				
OBRAT ČEBELE				
< 90°				
BREZ UMIKA				
< 90°				
OBRAT ČEBELE				
< 90°				
> 90°				
> 90°				
UGRIZ(K)				
> 90°				
OBRAT ČEBELE				
> 180°				
> 180°				
BREZ UMIKA				
< 90°				
BREZ UMIKA				
> 90°				

ČEBELA 4

	GLAVA	NOGA	KRILA	ZADEK
> 90°				
SUNKOVIT UMIK				
SUNKOVIT UMIK				
SUNKOVIT UMIK				
SUNKOVIT UMIK				
NM=TČ				
NM=TČ				
NM=TČ				
SUNKOVIT UMIK				
ZM=TČ				
> 180°				
< 90°				
SUNKOVIT UMIK				
< 90°				
SUNKOVIT UMIK				
< 90°				
OBRAT ČEBELE				
> 90°				
> 90°				
UGRIZ(N)				
OBRAT ČEBELE				
OBRAT ČEBELE				
UGRIZ(N)				
OBRAT ČEBELE				

ČEBELA 5

	GLAVA	NOGA	KRILA	ZADEK
> 180°				
< 90°				
> 90°				
SUNKOVIT UMIK				
< 90°				
BREZ UMIKA				
BREZ UMIKA				
SUNKOVIT UMIK				
SUNKOVIT UMIK				
SUNKOVIT UMIK				
SUNKOVIT UMIK				
SUNKOVIT UMIK				
SUNKOVIT UMIK				
SUNKOVIT UMIK				
BREZ UMIKA				
SUNKOVIT UMIK				
< 90°				
SUNKOVIT UMIK				
> 90°				
> 180°				
> 90°				
> 90°				
OBRAT ČEBELE				
OBRAT ČEBELE				
SUNKOVIT UMIK				

ČEBELA 6

	GLAVA	NOGA	KRILA	ZADEK
< 90°				
BREZ UMIKA				
SUNKOVIT UMIK				
> 180°				
< 90°				
BREZ UMIKA				
SUNKOVIT UMIK				
BREZ UMIKA				
< 90°				
OBRAT ČEBELE				
OBRAT ČEBELE				
BREZ UMIKA				
SUNKOVIT UMIK				
< 90°				
SUNKOVIT UMIK				
> 90°				
< 90°				
< 90°				
SUNKOVIT UMIK				
SUNKOVIT UMIK				

ČEBELA 7

	GLAVA	NOGA	KRILA	ZADEK
> 180°				
UGRIZ(K)				
< 90°				
> 90°				
SUNKOVIT UMIK				
> 90°				
< 90°				
< 90°				
BREZ UMIKA				
OBRAT ČEBELE				
BREZ UMIKA				
< 90°				
SUNKOVIT UMIK				
OBRAT ČEBELE				
> 180°				
BREZ UMIKA				
SUNKOVIT UMIK				
SUNKOVIT UMIK				
UGRIZ(K)				
< 90°				
BREZ UMIKA				
BREZ UMIKA				
BREZ UMIKA				
> 90°				
SUNKOVIT UMIK				
BREZ UMIKA				
OBRAT ČEBELE				
> 90°				
SUNKOVIT UMIK				

ČEBELA 8

	GLAVA	NOGA	KRILA	ZADEK
BREZ UMIKA				
< 90°				
UGRIZ(N)				
SUNKOVIT UMIK				
< 90°				
BREZ UMIKA				
> 90°				
> 90°				
> 90°				
> 180°				
OBRAT ČEBELE				
SUNKOVIT UMIK				
> 90°				
> 90°				
BREZ UMIKA				
> 90°				
< 90°				
UGRIZ(N)				
< 90°				
SUNKOVIT UMIK				
BREZ UMIKA				
< 90°				
UGRIZ(K)				
SUNKOVIT UMIK				
BREZ UMIKA				
SUNKOVIT UMIK				

ČEBELA 9

	GLAVA	NOGA	KRILA	ZADEK
< 90°				
OBRAT ČEBELE				
> 90°				
BREZ UMIKA				
BREZ UMIKA				
> 90°				
< 90°				
> 90°				
NM=TČ				
SUNKOVIT UMIK				
> 180°				
> 90°				
> 90°				
> 90°				
< 90°				
OBRAT ČEBELE				
> 90°				
> 90°				
SUNKOVIT UMIK				
> 90°				
> 180°				
SUNKOVIT UMIK				
OBRAT ČEBELE				

ČEBELA 10

	GLAVA	NOGA	KRILA	ZADEK
SUNKOVIT UMIK				
> 180°				
BREZ UMIKA				
< 90°				
UGRIZ(N)				
< 90°				
> 180°				
> 180°				
SUNKOVIT UMIK				
< 90°				
< 90°				
BREZ UMIKA				
< 90°				
UGRIZ(N)				
ZM=TČ				
> 90°				
OBRAT ČEBELE				
SUNKOVIT UMIK				
< 90°				
UGRIZ(N)				
> 180°				
SUNKOVIT UMIK				
SUNKOVIT UMIK				
ZM=TČ				
UGRIZ(N)				
SUNKOVIT UMIK				