

УДК 595.733:591.185

П. А. Мокрушов, Л. И. Францевич

ЗРИТЕЛЬНЫЕ СТИМУЛЫ В ПОВЕДЕНИИ СТРЕКОЗ

III. Выбор места для посадки у стрелки-наяды (*Erythromma najas*)

Введение

Вопрос о восприятии насекомыми формы и цвета широко освещен в литературе (Мазохин-Поршняков, 1965, 1971, 1973). На основании морфологических и электрофизиологических исследований установлены предпосылки для цветного и предметного зрения: образование на сетчатке прямого изображения пространства предметов с определенным разрешением и наличие нескольких цветовых приемников. Существование реальных механизмов анализа формы и цвета может быть доказано только в поведенческих опытах. У перепончатокрылых, двукрылых и чешуекрылых существование цветного зрения и способность различать форму предметов доказано путем наблюдения за спонтанным выбором тех или иных объектов и методом дрессировок.

Возможность цветového зрения показана для стрекоз электрофизиологическими методами (Мазохин-Поршняков, 1973). Обладая хорошо развитыми глазами с большим полем зрения, стрекозы, видимо, способны к сложным формам зрительного анализа не меньше, чем насекомые названных выше отрядов. Полевые наблюдения показывают, что стрекозы могут распознавать брачного партнера по цвету брюшка и характерным позам, запоминать территорию. На стрекозах не проводились эксперименты с применением плоских фигур (цветных или определенной формы), которые широко используются в работах с перепончатокрылыми. Способность стрекоз различать цвета, размеры и форму проверялась путем предъявления свободно летающим насекомым моделей стрекоз того же вида (Неутег, 1973), моделей жертвы или травинки для посадки (Мокрушов, 1972). Мы попытались оценить зрительные реакции стрекоз на основании спонтанного выбора плоских фигур, используя особенности поведения стрелки-наяды (*Erythromma najas* Hansen). Самцы стрекоз этого вида в ожидании самок садятся на плавающие по поверхности воды листья кувшинок или на опавшие листья деревьев, а в опытах садятся на плоские предметы.

Методика и результаты

Опыты проводили на одном из водоемов в пойме Днепра. Для облегчения работы был выбран водоем, на поверхности которого не было растительности. Во избежание влияния погодных условий или микро-рельефа береговой линии использовали метод попарного предъявления моделей. Модели предъявляли насекомым на тонких (2 мм) пенопластовых плотиках несколькими сериями. Плотики расставляли на воде и считали число посадок на каждую модель. Через каждый час работы плотики меняли местами. Чтобы увеличить число посадок, над сидящими на плотиках самцами двигали модель небольшой стрекозы. Самцы взле-

тали, преследуя модель, и через несколько секунд возвращались назад. Всего было учтено 2145 посадок.

В первой серии предлагались для посадки цветные таблички, которые представляли собой квадрат (11×11 см), разделенный пополам. Половины квадрата были окрашены в разные цвета. Было исследовано сочетание в парных комбинациях таких цветов: оранжевый, желтый, зеленый, голубой, синий, белый и черный. Спектры отражения измеряли в монохроматоре в сравнении с белым стандартом (BaSO₄). Белая поверхность срезает коротковолновые излучения начиная с 390 нм, желтая поверхность — с 510 нм. Максимум отражения зеленой поверхности 515 нм (отражение 45%), голубой — 490 нм (65%), синей — 450 нм (47%). Оранжевые плотки были окрашены флюоресцентным оранжевым лаком. Максимум отражения при дневном свете приходился на 610 нм. Результаты учета числа посадок насекомых на цветные модели приведены в табл. 1а. Данные одного варианта опыта расположены симметрично относительно главной диагонали таблицы. Поскольку число посадок на плотки было неодинаковым, то в табл. 1б сравнивается выбор цветных стимулов в процентном отношении.

Таблица 1а

Число посадок стрекоз на цветные поверхности при парных предъявлениях

Окраска второй поверхности в сравниваемой паре	Число посадок на поверхность с окраской						
	белая	оранжевая	желтая	зеленая	голубая	синяя	черная
Белая	—	21	55	53	5	1	0
Оранжевая	36	—	67	31	7	0	0
Желтая	14	38	—	21	1	0	1
Зеленая	64	51	40	—	16	0	0
Голубая	21	55	40	65	—	7	0
Синяя	18	39	46	45	33	—	0
Черная	50	64	93	70	27	11	—
Всего посадок	203	268	341	285	89	19	1

Таблица 1б

Выбор стрекозами цветных поверхностей для посадки

Окраска второй поверхности в сравниваемой паре	Доля выборов (%) поверхности с окраской						
	белая	оранжевая	желтая	зеленая	голубая	синяя	черная
Белая	—	37	86	45	19	5	0
Оранжевая	63	—	64	38	11	0	0
Желтая	20	36	—	34	2	0	1
Зеленая	55	62	66	—	20	0	0
Голубая	81	89	98	80	—	18	0
Синяя	95	100	100	100	82	—	0
Черная	100	100	99	100	100	100	—
Всего выборов	414	424	513	397	234	123	1

Примечание: варианты, набранные курсивом, не отличаются от случайного распределения (50% : 50%) на уровне $P_0 < 5\%$.

В следующих сериях опытов использовали геометрические фигуры с различной расчлененностью контура или внутреннего поля (рис. 1). Во второй серии фигуры А—Д имели равную площадь (55 см^2), эталонном сравнения служил белый круг. В третьей серии (Е—К) площадь белых полей каждой фигуры была вдвое меньше, чем площадь этало-

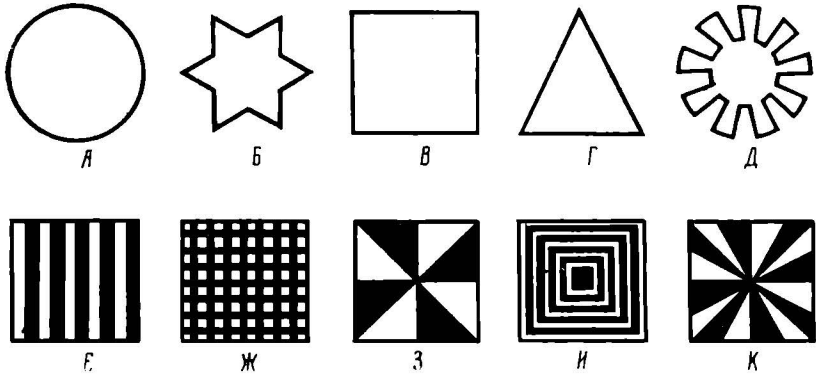


Рис. 1. Геометрические фигуры, которые предлагали стрекозам для посадки. Результаты — в табл. 2 (А, Б).

на — белого квадрата (121 см^2). В четвертой серии мы предъявляли рассчитанные на ЭЦВМ фигуры ($11 \times 11 \text{ см}$) из случайно расположенных точек (рис. 2), применявшиеся ранее в опытах с пчелами (Францевич, Домашевская, Олифир, 1968). Точки на этих фигурах сливались в пятна случайной формы, большего или меньшего размера: численной характеристикой фигуры является среднее сечение пятна λ . Результаты учетов представлены в табл. 2.

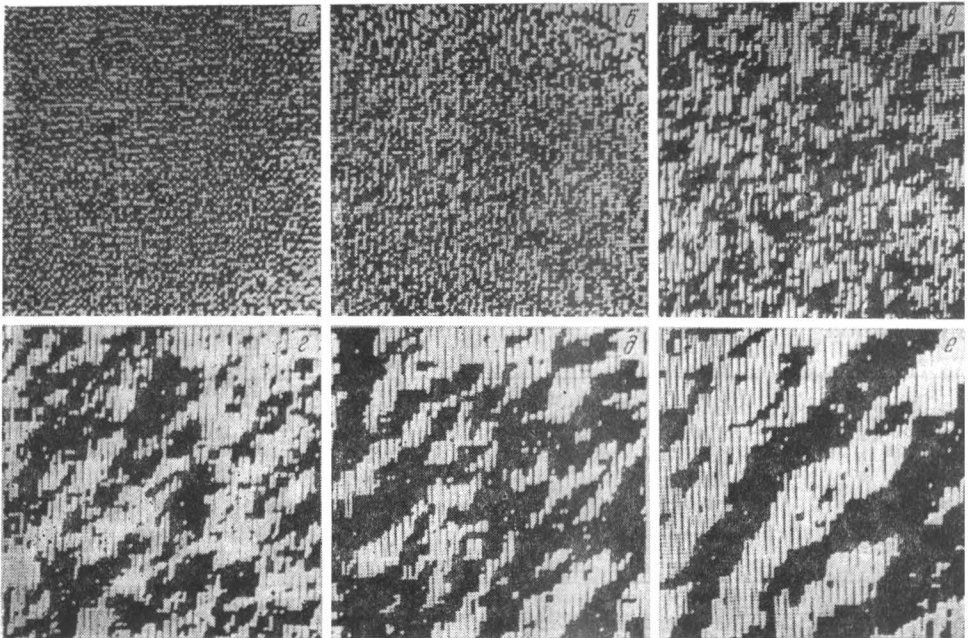


Рис. 2. Фигуры с различными статистическими характеристиками, которые предлагали стрекозам для посадки. Указано значение параметра λ . Результаты в табл. 2 (В).

Обсуждение

Естественным цветом объектов, выбираемых стрелкой-наядой для посадки, является зеленый цвет листьев кувшинки и других водных растений. Чтобы отличить эти объекты от других, насекомые должны оценить размер, форму и цвет предмета. В наших опытах, как видно из табл. 1а и 1б, стрелки-наяды предпочитали садиться на таблички желтого цвета. Желтые поверхности для насекомого более привлекательны, чем зеленые или белые окрашенные и даже чем естественный цвет поверхности листа кувшинки. Избирательное поведение по отношению к желтому цвету наблюдается и у других насекомых, чья жизнь связана с поиском зеленой листвы кормового растения: у мух-пестрокрылок *Rhagoletis pomonella* и *Rh. cerasi* (Прокопу, 1971), у тростниковой тли *Hyalopterus pruni* (Moericke, 1971) и других.

Почему же желтый цвет для многих насекомых является признаком зеленой листвы? Содержание зеленых лучей в рассеянном свете от участка неба или облаков может быть больше, чем в отраженном свете от реальной листвы. Но в этом свете велика доля и коротковолновых лучей: голубых, синих, фиолетовых и ультрафиолетовых. Поэтому можно предположить, что стрекоза ищет объекты для посадки по сочетанию цветов: максимум длинноволновых — минимум коротковолновых. Механизм противопоставления интенсивности лучей с разной длиной волны является основой анализа окраски предметов как у позвоночных, так и у насекомых. Его нейрофизиологической основой являются нейроны цветовой оппонентности (Максимов, Николаев, 1974).

Опыты с применением фигур, имеющих рассеченные края или рассечение по площади, показывают, что стрелки-наяды предпочитают садиться на компактные фигуры (табл. 2). Если модель содержит узкие светлые полосы (фигуры Е, И), то стрелки садятся на эти полосы или на светлый сектор (фигура З). Причины подобного предпочтения компактных фигур или светлых полос объяснить трудно. Возможно, это связано с тем, что в природной обстановке стрелки-наяды садятся на плоские объекты, имеющие нерассеченные контуры. В том случае, если таких объектов на воде нет, стрелки-наяды садятся на тростник, вместе со стрекозами *Coenagrion*.

Таблица 2

Посадки стрекоз на геометрические и случайные фигуры при парных предъявлениях

Эталон сравнения	Название фигуры	Общее число посадок	Доля посадки на фигуру, %	Р%, %	
А	Круг, рис. 1А	Б	81	22	<1
		В	76	46	
		Г	57	66	<5
		Д	58	19	<1
Б	Квадрат, рис. 1В	Е	74	41	
		Ж	59	12	<1
		З	78	33	<1
		И	64	48	
В	Случайная фигура с $\lambda=2$	К	63	11	<1
		1,5	51	49	
		3,5	52	35	<5
		5	51	43	<1
		7	61	28	
	9	52	32	<5	

ЛИТЕРАТУРА

- Мазохин-Поршняков Г. А. Зрение насекомых. М. «Наука», 1965, с. 180—182.
- Мазохин-Поршняков Г. А. Современное состояние изучения зрения насекомых.— Усп. совр. биол., 1971, 72, в. 2(5), с. 273—290.
- Мазохин-Поршняков Г. А. Механизмы цветоразличения у насекомых. В кн.: Бионика. Т. I. (Итоги науки и техн. ВИНТИ АН СССР). М., 1973, с. 126—162.
- Максимов В. В., Николаев П. П. Цветовая оппонентность и константность цветовосприятия.— Биофизика, 1974, 19, в. 1, с. 151—157.
- Мокрушов П. А. Зрительные стимулы в поведении стрекоз. I. Охота и посадка у стрекозы четырехпятнистой (*Libellula quadrimaculata* L.)— Вестн. зоол., 1972, № 4, с. 46—51.
- Францевич Л. И., Домашевская Е. И., Олифир В. Н. Различение статистических свойств изображения медоносными пчелами.— Вестн. зоол., 1968, № 6, с. 19—25.
- Неумер А. Etude du comportement reproducteur et analyse des mecanismes declencheurs innes (MDI) optiques chez les Calopterygidae (Odon. Zygoptera).— Ann. Soc. ent, Fr., 1973, 9, p. 219—255.
- Moericke V. Farbsehen von Hyalopterus pruni (Geoffr.) und seine ökologische Bedeutung. XIIIth International congress of entomology. Proceedings, v. II, 1971, p. 27—28.
- Прокору Р. J. Orientation of apple maggot flies, *Rhagoletis pomonella* (Walsh), and european cherry fruit flies, *R. cerasi* L. (Diptera: Tephritidae) to visual stimuli. XIIIth International congress of entomology. Proceedings, v. II, 1971, p. 34—35.
- Институт зоологии
АН УССР
- Поступила в редакцию
25.I 1975 г.

P. A. Mokrushov, L. I. Francevich

VISUAL STIMULI IN BEHAVIOUR OF DRAGONFLIES

III. Choice of a Settling Place in *Erythromma najas*

Summary

The males of *E. najas* are waiting for females sitting on the leaves of water lilies. This peculiarity of the behaviour permits presenting the damselflies with plane surfaces and geometric figures for settling. The painted surfaces were ranged according to decreasing attractiveness as follows: yellow, orange, white, green, azure, blue, black. Presumably the choice of the colour is ruled by the relation: maximum of long-wave rays—minimum of short-wave rays. The figures with convex edges were more attractive than dentated ones. Stochastic patterns with different statistical parameters were equally attractive.

Institute of Zoology,
Academy of Sciences, Ukrainian SSR