

ФОТОТРОПИЗМ НАСЕКОМЫХ В УСЛОВИЯХ ЗАМКНУТОЙ СИСТЕМЫ УПРАВЛЕНИЯ ПО ИНТЕНСИВНОСТИ ОСВЕЩЕНИЯ

Фототропизм — реакции поддержания определенного положения осей тела или направления движения животного относительно световых стимулов. Эти реакции достаточно хорошо изучены на поведенческом уровне. Установлено, что реакции фототропизма, в первую очередь, зависят от положения световых стимулов в поле зрения насекомых и управление позой или движением относительно этих стимулов может осуществляться двумя способами. В первом случае насекомое при повороте к источнику света постоянно учитывает свое положение относительно стимула. При этом его движение постоянно контролируется зрительной отрицательной обратной связью и насекомое плавно подходит к окончательному курсу (замкнутая система управления). Во втором случае поворот осуществляется в отсутствие зрительной обратной связи. Насекомое до начала поворота определяет необходимый угол и затем поворачивает независимо от дальнейших изменений положения стимула (разомкнутая система управления) (Mittelstaedt, 1962; Land, 1971).

Однако реакции фототропизма зависят не только от положения световых стимулов, но в значительной степени и от их интенсивности освещения. Влияние интенсивности освещения на реакции фототропизма у насекомых изучено недостаточно. Показано, что для большинства насекомых тенденция к повороту прямо зависит от интенсивности освещения. Для некоторых особей и даже особей одного и того же вида эта зависимость сильно варьирует и может приближаться к логарифмической. Для других особей поворот не зависит от интенсивности освещения (Францевич, Золотов, 1974; Yagi, 1927).

В настоящей работе мы впервые исследуем особенности управления фототропическим поворотом насекомых зрительной обратной связью при изменении интенсивности освещения. Мы покажем, что поворот с обратной связью осуществляется только при низких околороговых значениях интенсивности освещения. При высоких значениях интенсивности освещения насекомые поворачивают независимо от интенсивности освещения и управление поворотом осуществляется по разомкнутой системе.

Методика. Опыты проводились в темном помещении с черными стенами при температуре 18—20°. Отбирались особи мух-пчеловидок *Erystalis tenax* L. и медоносных пчел *Apis mellifera* L. с хорошо выраженным положительным фототропизмом. Поворот задавали переключением источников света, в качестве которых были выбраны два осветителя с лампами накаливания мощностью 100 вт. Расстояние от осветителей до центра арены 40 см. Угол над горизонтом 45° и угол между азимутами осветителя 90°.

Пешие насекомые двигались к осветителю Л₁ по горизонтальной арене, в центре которой устанавливали закопченное стекло (рис. 1). Следовые дорожки, оставляемые насекомыми, переснимались и по полученным траекториям оценивалась крутизна поворотов. В качестве характеристики крутизны поворотов был избран радиус (r) кривизны поворота, отнесенный к длине тела насекомого (l). Длина тела медоносной пчелы и мухи-пчеловидки составляла 13,5 и 14,5 мм соответственно. Было проведено несколько серий опытов.

Серия опытов А. В этих опытах исследовалась зависимость крутизны поворота от интенсивности освещения. Интенсивность освещения в центре арены задавалась изменением накала ламп осветителей при помощи электронного светорегулятора. Были выбраны значения 500, 100, 50, 30 и 10 лк. В результате этих опытов была выбрана оптимальная интенсивность освещения для проведения последующих опытов.

Серия опытов Б. В этой основной серии опытов пучок света от каждого из осветителей пропускали через поляризационные фильтры. На насекомое сверху, к переднеспинке также приклеивали поляризационный фильтр таким образом, чтобы он козырьком накрывал сложные глаза сверху (рис. 2). Этот фильтр крепился так, чтобы его Е-вектор был параллелен Е-вектору поляризационного фильтра осветителя Л₁ при движении к нему и Е-вектору поляризационного фильтра осветителя Л₂ в начальный

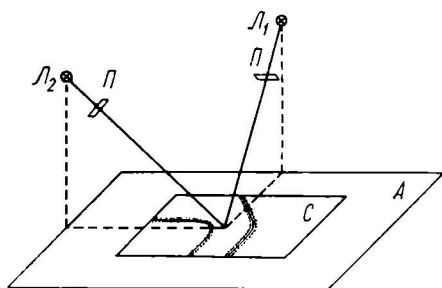


Рис. 1. Схема опыта (А — arena, С — закопченное стекло с траекториями движения насекомых, L_1 и L_2 — источники света, П — поляризационные фильтры).

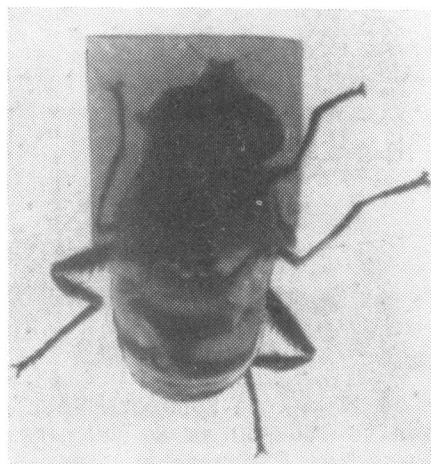


Рис. 2. Муха-пчеловидка с приклеенным к переднеспинке поляризационным фильтром.

момент поворота. Тогда в момент переключения освещения с L_1 на L_2 освещенность глаз от L_2 в начальный момент поворота была такой же как и во время движения к L_1 . По мере поворота до 90° фильтр-козырек и фильтр осветителя L_2 скрещивались и переставали пропускать свет. Таким образом, при повороте к осветителю L_2 на 90° интенсивность освещения постепенно падала по синусоидальному закону. В данных опытах поляризационные фильтры служили приспособлением, позволяющим постепенно менять интенсивность освещения. Поэтому в этих и последующих опытах действует не поляризация, а интенсивность освещения. Однако чтобы исключить возможное влияние поляротропизма, свет от осветителей пропускали через зеленые светофильтры, пропускающие только сине-зеленое излучение, так как реакции поляротропизма чувствительны исключительно к ультрафиолетовому свету.

Серия опытов В. В этой серии опытов Е-вектор поляризационного фильтра-козырька насекомого совпадал с Е-вектором поляризационного фильтра осветителя L_1 (при движении к нему) и поляризационного фильтра осветителя L_2 (при повороте к нему на 90°). При таких условиях опыта при повороте насекомого на 90° к осветителю L_2 и обратно к L_1 их интенсивности освещения возрастали по синусоидальному закону.

Серия опытов Г. Эта серия опытов была проведена как контрольная. Поляризационный фильтр снимали с насекомого и оставляли только поляризационные фильтры осветителей. Ориентация их Е-векторов устанавливалась либо вертикальной, либо горизонтальной.

Контролем во всех сериях опытов было распределение крутизны поворотов в опытах серии А при интенсивности освещения в 500 лк. Все данные обработаны при помощи критерия χ^2 .

Результаты. По ровной закопченной поверхности стекла медоносные пчелы и мухи-пчеловидки бегут, делая от 4 до 10 шагов в секунду. Всего нами зарегистрировано 2740 поворотов. По крутизне повороты можно разбить на следующие группы:

1. Очень крутые повороты. Радиус кривизны таких поворотов не превышает половины длины тела насекомого. При этом путь поворота на 90° всегда значительно меньше длины тела насекомого.

2. Крутые повороты. Радиус кривизны таких поворотов составляет от половины до длины тела насекомого. Путь, пройденный насекомым при таких поворотах на 90° составляет 1—2 длины тела насекомого.

3. Плавные повороты. Радиус кривизны всегда превышает длину тела; путь поворота в 2—3 раза больше длины тела.

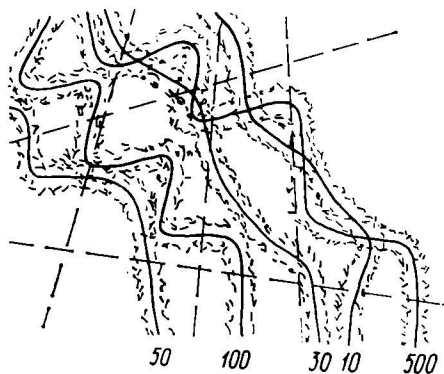


Рис. 3. Следовые дорожки и траектории поворотов медоносных пчел при интенсивности освещения в 10, 30, 50, 100 и 500 лк; пунктирные линии — направления распространения света.

4. Неполные повороты.
5. Отказы от поворота.

Серия опытов А. При нормальных условиях освещенности (интенсивность освещения обоих источников света составляла 500 лк) пчелы и мухи-пчеловидки выполняли преимущественно крутые

и очень крутые повороты (рис. 3). Уменьшение интенсивности освещения до 100—50 лк не оказывало существенного влияния на крутизну поворотов. Распределения крутизны поворотов для интенсивностей освещения в 100 и 50 лк не отличается от контрольного ($\chi^2=1,8$, $P_0<0,1\%$). При дальнейшем понижении интенсивности освещения до 30 и 10 лк увеличивалось количество плавных и неполных поворотов, а также и отказов от поворота. Распределения крутизны поворотов для интенсивностей освещения в 30 и 10 лк уже существенно отличаются от контрольного ($\chi^2=9,1$, $P_0>5\%$, $\chi^2=9,7$, $P_0>5\%$). Интересно отметить, что даже у одной и той же особи можно наблюдать повороты различной крутизны при понижении интенсивности освещения до 30 и 10 лк. Однако даже при таких низких интенсивностях освещения доля крутых и очень крутых поворотов оставалась достаточно велика.

Результаты этой серии опытов позволили выбрать оптимальную интенсивность освещения для проведения последующих опытов. Раскачка насекомых в плоскости рыскания во время пешего передвижения составляет 10—15°, а в некоторых случаях и более, в результате чего в сериях опытов Б и В практически невозможно добиться полного гашения яркости источников света при взаимно перпендикулярном положении Е-векторов поляризационных фильтров насекомого и осветителей. Поэтому в последующих сериях опытов интенсивность освещения была выбрана близкой к пороговому значению в 50 лк, чтобы при повороте насекомого, а следовательно, и Е-вектора поляризационного фильтра его на 90° относительно Е-вектора поляризационного фильтра осветителя L_2 в серии опытов Б интенсивность освещения осветителя L_2 падала ниже порогового уровня.

Серия опытов Б. В этой основной серии опытов при повороте на 90° к осветителю L_2 интенсивность его освещения падала по синусоидальному закону до уровня ниже порогового и насекомое поворачивало от света к темноте. В этом случае увеличивалось количество плавных и особенно количество неполных поворотов и отказов от поворота. Распределения крутизны поворотов уже существенно отличались от контрольного ($\chi^2=9,7$, $P_0>5\%$). Однако процент крутых и очень крутых поворотов даже при таких условиях опытов оставался достаточно велик (рис. 4, Б).

Серия опытов В. При повороте насекомых от осветителя L_1 к осветителю L_2 и обратно от L_2 к L_1 ориентация Е-векторов поляризационных фильтров осветителей устанавливалась такой, чтобы насекомые поворачивали из темноты к посветлению. При таких условиях опытов распределение крутизны поворотов не отличалось от контрольного и насекомые выполняли преимущественно крутые и очень крутые повороты ($\chi^2=2,3$, $P=0,1\%$) (рис. 4, В).

Серия опытов Г. При интенсивности освещения в 500 лк вращение Е-векторов поляризационных фильтров осветителей L_1 и L_2 (Поляризационный фильтр снимали с насекомого) не влияло на крутизну

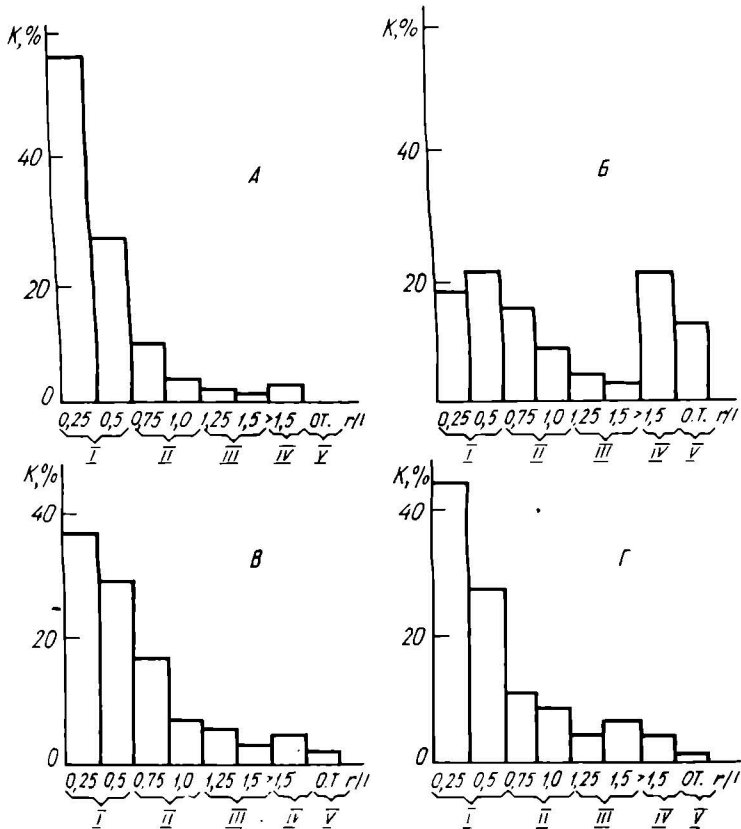


Рис. 4. Гистограммы распределений крутизны поворотов (r/l) в сериях опытов А, Б, В, Г (I — очень крутые повороты, II — крутые повороты, III — плавные повороты, IV — неполные повороты, V — отказы от поворотов).

поворотов и насекомые выполняли преимущественно крутые и очень крутые повороты ($\chi^2=1,7$, $P_0=0,1\%$) (рис. 4, Г).

Обсуждение. Медоносные пчелы и мухи-пчеловидки, поворачивая к источникам света, в зависимости от их положения в поле зрения и интенсивности освещения выполняют повороты различной крутизны. Ранее, подробно исследуя кинематику фототропических поворотов, мы установили, что пчелы в зависимости от заданного угла выполняют повороты различной крутизны и при этом применяют различные приемы поворота (Zolotov a. o., 1975). Плавные повороты выполняются за счет незначительных изменений амплитуды движений и направлений тяги ног с внутренней и наружной сторон поворота. При этом путь поворота на 1 рад в 2—3 раза превышает длину тела насекомого. Очевидно, что движение насекомого при таких поворотах постоянно контролируется зрительной отрицательной обратной связью и управление поворотом осуществляется по замкнутой системе. Результатом управления фототропическими поворотами зрительной обратной связью являются неполные повороты. Такие повороты можно рассматривать как очень плавные повороты с постепенным подходом к окончательному курсу. Ранее у мух-пчеловидок, мы также наблюдали аналогичную динамику поворотов (Францевич, Золотов, 1973).

Неполным поворотам можно дать и более глубокое объяснение, особенно для неполных поворотов, которые мы часто наблюдали в опытах серии Б. С одной стороны, можно предположить, что насекомые, совершая неполные повороты, стремятся стать в положение с оптимальной

интенсивностью освещения. В пользу этого говорит тот факт, что мы в своих электрофизиологических опытах в брюшной цепочке насекомых регистрировали нейроны, максимально чувствительные к определенной интенсивности освещения. Такие же нейроны описаны и для протоцеребрума медоносной пчелы (Erber, Menzel, 1977). С другой стороны, неполные повороты можно рассматривать как результат взаимодействия нейронов, имеющих различные пространственные и динамические характеристики. Однако этот вопрос требует специальных исследований, выходящих за рамки данной статьи. Но несомненно, что неполные повороты — это результат управления движением насекомых зрительной отрицательной обратной связью.

Крутые и очень крутые повороты выполняются уже с отключением из шагового ритма одной или нескольких ног с внутренней стороны поворота, а в некоторых случаях и задней ноги с внешней стороны. Очень крутые повороты могут выполняться за счет изменения в противоположном направлении тяги («заднего хода») ног с внутренней стороны поворота. Путь поворота на 1 рад составляет 1—2 длины тела при крутых поворотах, а при очень крутых поворотах — меньше длины тела насекомого. Очевидно, при таких быстрых поворотах положение насекомого не может постоянно контролироваться зрительной отрицательной обратной связью. Насекомое до начала поворота определяет необходимый угол и поворачивает с применением того или иного приема поворота независимо уже от положения источника света и управление поворотом осуществляется по разомкнутой системе.

Наши наблюдения показывают, что фототропические повороты выполняются, в основном, по разомкнутой системе без зрительной обратной связи. Об этом свидетельствует большой процент крутых и очень крутых поворотов во всех сериях опытов. Эти повороты выполняются независимо как от положения источника света, так и от его интенсивности освещения. Управление фототропическим поворотом зрительной отрицательной обратной связью осуществляется очень редко. Такой способ управления наиболее часто применяется при поворотах на небольшие углы до 90° и только при низких значениях интенсивности освещения, не превышающих 100 лк.

Можно предположить, что в реакциях фототропизма управляющие моторные команды могут быть переданы одним нейроном, который при низких интенсивностях освещения постоянно контролирует движение насекомого, передавая команды, незначительно меняющие амплитуду движений и направления тяги ног. Управление движением насекомого в таких условиях осуществляется по замкнутой системе. При достижении определенного уровня интенсивности освещения моторные команды, вырабатываемые этим нейроном, уже не зависят от интенсивности освещения. Они запускают определенный прием поворота и управление поворотом осуществляется по разомкнутой системе. В пользу этого говорит тот факт, что более эффективные приемы поворота накладываются на менее эффективные приемы. Однако техника плавных и очень крутых поворотов настолько различны, что кажется маловероятным, чтобы данные моторные команды могут быть переданы одним нейроном, различающим одновременно и положение источника света и его интенсивность освещения. Более того, крутые и очень крутые повороты мы часто наблюдали и при низких значениях интенсивности освещения, как в опытах серии А, так и в опытах серии Б. Поэтому более очевидным кажется, что в реакциях фототропизма моторные команды поворота могут быть переданы несколькими нейронами, обладающими различной светочувствительностью. Нейроны с высокой светочувствительностью эффективно управляют поворотом при низких интенсивностях освещения, постоянно контролируя положение насекомого незначительным изменением амплитуды движений и направлений тяги ног и включаются в замкнутую систему управления.

Нейроны с низкой светочувствительностью обладают высоким яркостным порогом, при достижении которого они запускают тот или иной прием поворота и, следовательно, включаются в разомкнутую систему контроля.

На основании проведенных исследований можно заключить, что фототропические повороты осуществляются преимущественно по разомкнутой системе управления и не зависят от интенсивности освещения в широких диапазонах от 100 лк и более. Только при низких интенсивностях освещения (ниже 100 лк) фототропические повороты зависят от интенсивности освещения и осуществляются по замкнутой системе управления, при которой движение насекомого постоянно контролируется зрительной отрицательной обратной связью.

Можно предположить, что в реакциях фототропизма управление движением насекомых осуществляется набором нейронов, имеющих различные пространственные характеристики и обладающих различной светочувствительностью.

- Францевич Л. И., Золотов В. В. Динамика поворота к источнику света у мухи-пчеловидки // Журн. общ. биологии.— 1973.— 34, № 5.— С. 654—660.
- Францевич Л. И., Золотов В. В. Влияние интенсивности освещения на поворот к источнику света у мухи-пчеловидки *Eg. tenebrae* // Журн. эволюц. биохимии и физиологии.— 1974.— 10, № 5.— С. 529—531.
- Erber J., Menzel R. Visual interneurons in the median protocerebrum of the bee // J. Comp. Physiol.— 1977.— A121, N 1.— P. 65—77.
- Land M. F. Orientation of jumping spiders in the absence of visual feedback // J. Exp. Biol.— 1971.— 54, N 1.— P. 177—198.
- Mittelstaedt H. Control systems of orientation in insects // Ann. Rev. Entomol.— 1962.— 7.— P. 177—198.
- Yagi A. Phototropism of *Dixippus morosus* // J. Gen. Physiol.— 1927.— 11, N 3.— P. 297—303.
- Zolotov V. V., Frantsevich L. I., Falk E.-M. Kinematik der phototaktischen Drehung bei der Honigbiene *Apis mellifera* L. // J. Comp. Physiol.— 97, N 4.— P. 339—353.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР (Киев)

Получено 19.03.87

УДК 595.796(477)

А. Г. Радченко

ОСОБЕННОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ КОРМОВОГО УЧАСТКА У *TARINOMA KINBURNI* (HYMENOPTERA, FORMICIDAE)

Исследования проводились в июле — августе 1984 г. в песчаной степи Черноморского биосферного заповедника (Херсонская обл.), где тапинома является одним из наиболее массовых представителей мирмекофауны. Опыты проводились на 4 семьях, методика описана в каждом конкретном случае.

Гнезда *T. kinburni* Kawaja и Jew имеют очень сложное строение (Радченко, 1985). Охраняемой территории в нормальных условиях нет, и кормовые участки различных семей могут частично перекрываться. Однако в случае обнаружения обильного источника пищи вблизи него возникает охраняемая зона, и муравьи из других гнезд изгоняются.

При поиске добычи активные фуражиры обследуют территорию и в случае нахождения источника пищи возвращаются с ней в гнездо, оставляя пахучий след на субстрате. При встрече с особями из своего гнезда разведчик обменивается с ними ударами антенн. В результате рабочие возбуждаются, начинают искать оставленный след, ощупывая почву