

Г. А. Мазохин-Поршняков

АСТРОНОМИЧЕСКАЯ ОРИЕНТАЦИЯ ЧЛЕНИСТОНОГИХ

[G. A. MAZOKHIN-PORSHNJAKOV. ASTRONOMICAL ORIENTATION OF ARTHROPODA]

Введение. Арена жизни всех животных ограничена, по понятным причинам, определенным участком пространства. Уже сам по себе этот факт предполагает способность подвижных существ ориентироваться, т. е. двигаться не хаотично, вслепую, а придерживаться какого-то направления.

Зрительная ориентация в своей простейшей форме состоит в сохранении постоянного угла по отношению к некоторому ориентиру, что дает возможность животному удерживать первоначальный путь, не уклоняясь в сторону. Ориентиром может служить какой-либо предмет или источник света, например лампа (в эксперименте), а в природе — солнце или, как недавно выяснено, поляризованный свет неба. В двух последних случаях приходится говорить об астрономической ориентации, исходную форму которой легко наблюдать на личинках пилильщиков или гусеницах бабочек. Так, личинка пилильщика *Neodiprion* ползет прямолинейно, когда над ней неподвижно держат пленочный поляроид, но при вращении поляроида она поворачивается в ту же сторону (Wellington и др., 1951). Постоянство направления колебаний плоско поляризованного света позволяет личинке в отсутствие других ориентиров удерживать свой путь по прямой линии.

Более сложные задачи стоят перед теми животными, которые вынуждены в силу своего образа жизни совершать относительно далекие путешествия, всякий раз возвращаясь назад, например в гнездо. Так, пчелы собирают нектар и пыльцу в радиусе до 5 км от улья, весь день летая туда и обратно. За сотни метров от гнезда уходят муравьи.

Как же они находят путь, когда нет удобных наземных ориентиров? По солнцу? Но оно не стоит на одном и том же месте. Чтoб постоянно пользоваться солнцем как компасом, необходимо учитывать его суточное движение (вращение Земли), т. е. иметь часы. Кроме того, нужно помнить азимуты своего пути, иначе не попадешь в нужную точку и не вернешься назад.

Чем же располагают животные, в частности членистоногие? В последние годы усилиями нескольких ученых, прежде всего К. Фриша и его учеников, было доказано, что насекомые и другие членистоногие имеют «часы» и могут использовать небесный компас — солнце, а ракообразные — и луну. Более того, они могут определять положение солнца по направлению плоскости поляризации света безоблачного участка неба, а пчелы способны узнавать местонахождение солнца на небосводе даже в пасмурную погоду, когда человек не видит солнечного диска. Членистоногие обладают памятью и могут «в уме» делать поправки к азимуту по отношению к солнцу, компенсирующие вращение Земли вокруг оси,

и рассчитывать собственный путь назад. Это штурманское искусство членистоногих по своей сложности нисколько не уступает «навигационным расчетам» перелетных птиц, когда они ориентируются по солнцу (Kramer, 1953) или по звездам ночью (Sauer, 1957).

«Часы» пчел и других членистоногих. В отношении пчел и прежде было известно, что их можно приучить летать к кормушке в определенное время (Belting, 1929). Такой опыт удавался даже тогда, когда улей и кормушка находились в закрытом помещении непрерывно день и ночь, освещенном искусственным светом. Посещение пчелами кормушек в заданное время в том и другом варианте опыта, казалось бы, говорит о том, что они имеют собственные «часы». Но, может быть, пчелы способны

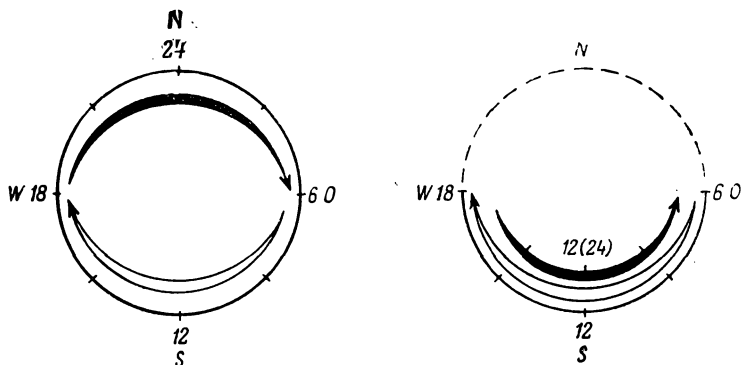


Схема «часов» пчел (слева) и пауко- и ракообразных, синхронизированных с движением солнца. Схема дана для периодов равноденствия, когда солнце восходит в 6 часов и заходит в 18 часов (по местному солнечному времени). Светлой стрелкой указано направление движения «стрелки часов» животного днем, черной стрелкой — то же ночью.

даже в изолированном от дневного света помещении узнавать время по солнцу, пользуясь каким-то чувством, неизвестным человеку?

Чтоб решить этот вопрос, К. Фриш и его ученик М. Реннер (Renner, 1955, 1957) провели в 1955 г. следующий опыт. В Париже, в изолированной камере с искусственным освещением пчел приучили прилетать за пищей в определенные часы. Затем пчел перевезли на самолете в Нью-Йорк и поместили в аналогичную изолированную камеру. На следующий день пчелы собрались у кормушки в те же часы по п а р и ж с к о м у времени, а не по местному нью-йоркскому времени (пятью часами позднее), когда солнце стояло на той же высоте, что и в Париже день назад. Следовательно, пчелы узнают время действительно по внутренним «часам», а не по солнцу.

Ход пчелиных «часов» можно замедлить или ускорить, но совсем остановить их, вероятно, нельзя. Так, после пребывания в холодильнике при температуре ниже нуля, пчелы опаздывают к кормушке. Если же пчел содержать некоторое время при необычайно высокой температуре, то они раньше появляются у кормушки. Между тем «часы» идут достаточно стабильно в том широком диапазоне температур, при которых протекает нормальная жизнь обладателей их. При многосуточном содержании пчел в темноте или неизменных условиях освещения «часы» не останавливаются. Они продолжают идти и у наркотизированных насекомых. Как увидим в дальнейшем, «часы» членистоногих в естественных условиях синхронизированы с движением солнца, т. е. они поставлены по местному солнечному времени. Но, помещая животное в условия искусственного (сдвинутого по фазе) ритма чередования дня и ночи, внутренние «часы»

его можно синхронизовать с другим ритмом движения солнца. При этом было обнаружено несколько вариантов «часов» у животных.

«Часы» пчел наиболее совершенны. Они идут непрерывно, управляясь эндогенно — внутренним физиологическим ритмом, причем «стрелка» их совершает в сутки полный оборот (см. рисунок). Чтоб с помощью таких «часов» пользоваться солнцем, как компасом, «часы» должны быть однажды поставлены по местному солнечному времени. Тогда «стрелка» «часов», если расположить ось ее перпендикулярно плоскости солнечной орбиты, всегда (в любой час на протяжении всего года) будет указывать направление на солнце.

«Часы» второго типа, которые известны у ракообразных, пауков и некоторых насекомых, управляются не только внутренним физиологическим ритмом, но и экзогенно — внешним ритмом смены дня и ночи. «Стрелка» этих «часов» колеблется, как маятник, но имеет также 24-часовой период: днем направление движения ее совпадает с направлением движения солнца, а ночью «стрелка» движется вспять. Такие «часы» заведены, по-видимому, раз и навсегда. Они безостановочно идут и в темноте, и при непрерывном многочасовом освещении, но амплитуда колебания «стрелки» зависит от продолжительности дня, т. е. меняется по сезонам. При этом скорость движения «стрелки» ночью, очевидно, во столько раз больше скорости движения ее днем, во сколько раз день продолжительнее ночи. Такие «часы» должны быть синхронизованы как с суточным, так и сезонным движением солнца, что одновременно достигается воздействием продолжительности дня.

«Часами» третьего типа, известными пока только у водомерок, управляет всецело экзогенный ритм, поэтому в темноте или при константном освещении они быстро останавливаются. Они устроены по типу маятниковых «часов» ракообразных и пауков, но движение, период и амплитуда колебания «стрелки-маятника» зависят исключительно от внешней ритмики смены света и темноты. В естественных условиях период колебания равен 24 часам, но его можно перевести на иную продолжительность суток, например на 16- или 10-часовые сутки с равными по продолжительности днем и ночью. Следовательно, завод «часов» и синхронизация их с движением солнца осуществляются всецело продолжительностью дня, хотя остановившиеся «часы» начинают идти всегда в одну и ту же сторону — против вращения Земли. Направление хода «часов» связано с каким-то внутренним механизмом. Какие факты доказывают существование того или иного типа «часов», увидим из дальнейшего изложения.

Ориентация пчел при ясном и облачном небе и их штурманская служба. О том, что насекомые пользуются солнцем как небесным ориентиром, известно со времени опытов Санчи (Santschi, 1911) с муравьями. Когда муравей отправляется на поиски пищи, то во время движения по знакомой однородной местности он сохраняет постоянный угол к солнцу. Если солнце заслонить, но показать его ползущему муравью в зеркале с противоположной стороны, то муравей поворачивается и начинает двигаться в обратном направлении. Позднее Вольф (Wolf, 1927) обнаружил, что при отсутствии наземных ориентиров, например на обширном ровном лугу, и пчелы находят путь к месту взятка по солнцу. Но только совсем недавно К. Фриш и его ученики доказали, что пчелы непрерывно учитывают перемещение солнца по орбите. Им удалось вскрыть поразительное совершенство, с которым пчелы пользуются небесным компасом.

В 1949 г. был поставлен такой опыт. Наблюдательный улей сначала стоял в прибрежной полосе у горного озера, отделенный от зеркала воды небольшим поселком. Группа меченых пчел несколько дней подряд кор-

милась в 200 м на запад от улья на другом берегу озера. Однажды у тр о м улей перевозили за много километров в другое, неизвестное пчелам место. По четырем сторонам горизонта на расстоянии 200 м от улья там были расставлены столики с приманкой, возле которых находились наблюдатели. Результат: только у западного столика заметили меченых пчел. Пчелы полетели за пищей в западном направлении, невзирая на то, что в данный момент было у тр о и солнце стояло на юго-востоке, а не на западе, как во время последней кормежки на берегу озера. Не смутил пчел и неизвестный ландшафт (Frisch, 1950).

Линдауэр (Lindauer, 1957) провел еще более эффективный опыт. Находясь в тропической зоне, в Перадении (Цейлон), он приучил пчел находить пищу в полуденное время к северу от улья. В ночь с 23 на 24 апреля он вместе с ульем перелетел на самолете севернее, в Пуну (Индия). В этот день, 24 апреля, в полдень солнце проходит через зенит на широте как раз между обоими названными пунктами. Но в Перадении в 12 часов этого дня солнце стоит под углом $5^{\circ}35'$ на севере, а в Пуне — под тем же углом на юге. Как же это отразилось на ориентации пчел, привыкших на Цейлоне в полдень лететь за пищей на север, т. е. в направлении прямо на солнце? Оказавшись в Индии, они полетели на юг. Именно, в Пуне они устремились за пищей тоже в направлении прямо к солнцу, хотя солнце фактически находилось там в полдень не на севере, как на Цейлоне, а на юге. Результаты этих опытов окончательно подтвердили, что пчелы действительно ориентируются по солнцу, несмотря на его движение по небосводу.

Возвращаясь с Цейлона на родину, Линдауэр захватил с собой и пчел. Тем самым они оказались неожиданно переброшенными по долготе на 69° западнее, и внутренние «часы» пчел должны были показывать на $4\frac{1}{2}$ часа больше местного мюнхенского времени. Это означало, что «часы» пчел рассогласованы с положением солнца на небосводе для долготы Мюнхена. И действительно, соответствующие опыты показали, что первое время пчелы ориентировались только по наземным ориентирам, а не по солнцу. Конечно, не исключено, что в действительности это были молодые пчелы, появившиеся на свет уже после возвращения с Цейлона. Вместе с тем, другие опыты показали, что если молодые пчелы вылупляются в изолированном помещении с искусственным освещением, то в естественной обстановке они сразу же не могут пользоваться солнцем, как компасом. Для этого они должны в течение ряда дней наблюдать суточный ход светила. Иначе говоря, требуется некоторое время для синхронизации хода «часов» с положением солнца на небосводе (Lindauer, 1957).

Не удивительно, что пчелы северного полушария, перевезенные в Бразилию более 425 лет тому назад, дали начало местным расам, которые привыкли компенсировать движение солнца против часовой стрелки (Kalmus, 1956). Следовательно, пчелы смогли приспособиться к тому, что в южном полушарии солнце движется справа налево и днем стоит на севере. Более того, те семьи пчел, которые обитают в любом пункте тропического пояса земли (между тропиками Рака и Козерога), должны 2 раза в год перестраиваться в этом отношении, так как в течение года солнце дважды пересекает экватор (небесный).

Каждая пчела в отдельности прибегает к небесному компасу не только ради собственной ориентации, как поступают другие насекомые. Пользуясь им, она может определить координаты места взятка и передать их остальным членам общины. Такую настоящую штурманскую службу пчел можно проследить в улье, наблюдая за их поведением.

Фриш (Frisch, 1946) показал, что пчела-разведчица оповещает обитателей улья об обнаруженном ею месте взятка с помощью так называемых «танцев». Если место взятка находится не далее 50—100 м от улья, то

пчела-разведчица исполняет «круговой танец». Для указания более отдаленного места взятка и расстояния до него пчела прибегает к «виляющему танцу». Когда «виляющий танец» происходит на горизонтальной поверхности, откуда солнце непосредственно видно, например на площадке перед летком улья, то направление прямолинейного пробега танцующей пчелы совпадает с направлением к месту взятка. Присутствующие при этом другие пчелы, повторив за разведчицей «виляющий танец» и запомнив угол между направлением на солнце и направлением прямолинейного пробега «танца», под этим же углом к солнцу улетают на фуражировку. Темп, в котором пчела-разведчица исполняет «виляющий танец», сигнализирует о расстоянии до источника пищи.

Сложнее обстоит дело, когда «виляющий танец» исполняется на вертикально висящих сотах внутри улья, куда не проникают прямые лучи солнца. В этом случае пчелы транспонируют (переносят) угол по отношению к солнцу к углу по отношению к направлению силы тяжести: направление, противоположное силе тяжести, пчела приравнивает направлению на солнце. Так, прямолинейный пробег «виляющего танца» прямо вверх означает, что лететь надо в направлении солнца. Аналогичный пробег под углом 30° налево от направления силы тяжести означает, что место взятка находится под углом 30° налево от направления на солнце, и т. д. (Frisch, 1956/57).¹

«Танец» на горизонтальной поверхности под открытым небом является более простым и исходным способом указания направления. Так, обитающие в Индии карликовые пчелы (*Apis florea*) «танцуют» только на горизонтальной поверхности, которой им служит уплощенная крыша своего единственного сота, подвешенного к ветви дерева. Штурманское искусство карликовой пчелы менее совершенно: она не умеет переносить угол в отношении к солнцу к углу относительно направления силы тяжести (Lindauer, 1956).

В умеренных широтах солнце никогда не бывает в зените, поэтому в любое время дня оно может служить ориентиром для пчел. Иначе обстоит дело в тропическом поясе, где солнце в дневные часы стоит очень высоко над горизонтом, а в некоторые дни в полдень вообще находится в зените. Линдауэр (Lindauer, 1957) проделал в тропической зоне такой опыт. В тот день, когда солнце должно было проходить через зенит, ему удалось так поставить эксперимент, что пчела-разведчица нашла подкормку как раз в полдень. Вернувшись в улей, пчела стала «танцевать», но «танец» ее был беспорядочным, т. е. в полдень, когда солнце стоит прямо над головой, пчела оказалась дезориентированной. Но достаточно было переместиться солнцу на $2-3^\circ$ от зенита, как пчела уже смогла указать правильное направление. Значит «виляющий танец» пчел действительно ориентирован по отношению к солнцу.

Насколько полно синхронизированы «часы» пчел с движением солнца видно из следующих опытов (Lindauer, 1957). Вылупившимся в изолированном от естественного света помещении молодым пчелам в течение 35 дней предоставлялась возможность выхода на свободу только по полудню. С 12 ч. 30 м. и до вечера они вылетали наружу, а ночь и утро проводили в затемненной камере. Затем, в другой местности, но опять в послеполуденное время, этих же пчел приучили находить пищу в определенном направлении от улья, а утром следующего дня улей вновь перевезли в незнакомую пчелам местность и открыли леток. Выле-

¹ Особый взгляд на достижения К. Фриша и его учеников в расшифровке «языка» и вообще на астрономическую ориентацию пчел высказали Мельниченко и Селезнева (1959). Проделав с пчелами некоторые опыты, они нацело отрицают сигнальное (ориентирующее) значение «виляющего танца» и ориентацию пчел по небесному компасу.

тевшие у т р о м пчелы искали приманку в т о м ж е направлении, в котором она находилась в предыдущий день. Значит, пчелы, из опыта знакомые только с нисходящей частью солнечной орбиты, смогли правильно ориентироваться по солнцу утром. Знакомство с четвертью пути солнца оказалось для них достаточным, чтоб составить представление обо в с е м его дневном пути.

Движение солнца и даже его ночной путь пчелы учитывают во время «танцев» в улье. Так, в период роевания на обязанности пчел-квартирмейстеров лежит поиск подходящего места для поселения отделившейся семьи с новой маткой. Направление, в котором находится обнаруженное пригодное для гнезда место, пчела-квартирмейстер указывает тоже «вильющим танцем». Не вылетая из улья, она «танцует» много часов подряд, непрерывно и з м е н я я направление прямолинейного пробега. Это означает, что пчела непрерывно, соответственно движению солнца, делает п о п р а в к у к углу между направлениями на светило и место будущего гнезда. То же самое происходит и в полностью изолированном от естественного света помещении. Чтoб указать нужное направление, пчеле достаточно собственных «часов» и предыдущего знакомства с суточным ходом солнца (Lindauer, 1954).

Ночью пчелы не вылетают из улья. Но иногда удается, осветив улей, побудить пчелу-квартирмейстера «танцевать» и н о ч ь ю. И она п р а в и л ь н о указывает направление к обнаруженному ею днем месту для гнезда. Следовательно, пчела и ночью «представляет себе» путь солнца, находящегося п о д горизонтом (Lindauer, 1957). «Часы» ее идут круглосуточно, причем «стрелка» постоянно движется по ходу солнца.

До сих пор подразумевалось, что пчелы в любое время дня могут видеть солнце. Но ведь они не прекращают летать, когда на солнце набегают облака и даже в совсем пасмурную погоду. Как же они ориентируются, когда солнце непосредственно не видно? Фриш (Frisch, 1949) и его ученики установили, что и в подобных случаях пчелы ориентируются все же по солнцу, визуальнo определяя его положение на небосводе.¹ Оказалось, что фасеточные глаза пчел, как и других членистоногих, реагируют на характер поляризации света. Свет голубого неба более или менее поляризован, причем плоскость и интенсивность поляризации его в разных частях неба определенным образом связаны с положением солнца на небосводе. По мере движения солнца изменяется и картина поляризации. Следовательно, имеется принципиальная возможность определить положение солнца по тому или иному участку голубого неба в любое время дня. Как раз ею пользуются пчелы, для которых достаточно увидеть разрыв в облаках, чтоб определить положение солнца. Поэтому к о м п а с о м для пчел может служить не только само солнце, но и порожденная им картина п о л я р и з а ц и и голубого неба (Мазохин-Поршняков, 1959). В конце статьи мы коснемся механизмов, лежащих в основе этого.

Фриш (Frisch, 1948) заметил, что пчелы «танцуют» и правильно указывают направление к взятку и в совершенно п а с м у р н у ю погоду, когда человек вовсе не видит солнечного диска. Если для «танцующей» пчелы заслонять небо различными светофильтрами, то она продолжает правильно указывать направление лишь тогда, когда фильтр прозрачен для у л ь т р а ф и о л е т о в ы х л у ч е й. Ее «танец» не дезориентируется черным для человека стеклом, которое пропускает только одни ультрафиолетовые лучи (λ 300—400 мкм). Если же, заранее зная положе-

¹ Не следует забывать, конечно, что пчелы широко и даже в первую очередь пользуются наземными ориентирами (Frisch и Lindauer, 1954). Покидая улей впервые или после перемещения его в другое место, пчелы хорошо осматриваются вокруг, и в памяти пчел улей всегда замечается ориентированным по отношению к окружающим, легко заметным предметам (строения, деревья или полосы насаждений, дороги и т. п.).

ние солнца на небе, поместить на пути между ним и головой пчелы абсолютно непрозрачную ширму, то «танец» пчелы становится хаотичным. Факт налицо: пчелы, глаза которых весьма чувствительны к ультрафиолетовым лучам, видят солнце сквозь пелену облаков, по-видимому, воспринимая его прямое ультрафиолетовое излучение.

В дальнейшем, К. Фриш, вместе с профессором астрономии Ф. Шмейдлером (Frisch, Lindauer u. Schmeidler, 1960) проделали следующий опыт. В пасмурные дни, параллельно с регистрацией направления «виляющего танца» пчел при различной плотности облаков, они фотографировали небо на контрастные пластинки через светофильтр UG-2.¹ Оказалось, что «танцы» пчел дезориентировались только в те периоды, когда, судя по плотности негативного изображения солнечного диска и фона (облаков), яркость участка неба прямо перед солнцем превышала яркость облаков менее чем на 5%. Иными словами, пчелы могут видеть солнце при такой плотности облаков, когда место его выделяется на фоне неба по интенсивности ультрафиолетового излучения хотя бы на 5%. Полностью исчезает для них светило только в очень хмурые дни.

Чтобы сказанное не казалось столь удивительным, сошлемся на результаты наших, еще не опубликованных опытов. Некоторые препараты глаза шмелей, ближайших родственников пчел, в условиях электрофизиологического эксперимента обладали контрастной чувствительностью, равной 1—2%. Еще выше, менее 0.5%, контрастная чувствительность глаза оленьего овода (*Oedemagena tarandi* L.). Насекомые действительно могут зрительно замечать разницу в освещении в несколько процентов.

Фриш, Линдауэр и Шмейдлер (1960) заканчивают свою работу о механизме ориентации пчел в пасмурную погоду ссылкой на затруднительность физической трактовки фактов, полученных в эксперименте. Действительно ли ультрафиолетовые лучи проникают сквозь облака лучше, чем более длинноволновые вплоть до λ 650 мкм — границы спектра, видимого пчелой? Пары воды, как известно, в первую очередь задерживают (рассеивают) ультрафиолет.

Астрономическая ориентация других насекомых. Наблюдая за поведением клопов-водомерок (*Velia currens*) одного из водоемов Германии, Бирюков (Birukow, 1956) заметил, что на берегу (и вообще на суше) потревоженные насекомые убегают всегда на юг. Точно к югу убегают водомерки в любое время дня, ориентируясь, как оказалось, по солнцу или картине поляризации света голубого неба и учитывая при этом суточное перемещение солнца по орбите. В искусственной обстановке, в комнате, клопы устремляются тоже в определенном направлении по отношению к лампе, которую они, очевидно, принимают за солнце. Аналогично ведут себя они и ночью, когда в комнате зажигают свет. Но значение углов ориентации водомерок по отношению к солнцу (или лампе) изменяется на протяжении суток не так, как у пчел, а по синусоидальной кривой. Именно: в полдень и в полночь этот угол равен 0° (насекомое бежит в направлении к солнцу или лампе); от полудня до заката он увеличивается с правой стороны насекомого, а после заката и до полуночи уменьшается (с той же стороны насекомого); наконец, от полуночи до восхода угол ориентации увеличивается с левой стороны насекомого, а затем вплоть до полудня уменьшается. Изменением углов ориентации управляют «часы» водомерки, которые ночью идут в направлении, обратном дневному. Н о ч ь ю по этим «часам» солнце как бы повторяет свой дневной путь в о б р а т н о м порядке: с запада через юг на восток.

В дальнейшем Бирюков и Буш (Birukow u. Busch, 1957), используя врожденную особенность водомерок двигаться прямо к югу, заметили,

¹ Комбинация шоттговского светофильтра UG-2 с использованным сортом пластинок позволяла фотографировать только в ультрафиолетовых лучах.

что амплитуда изменения угла движения их по отношению к солнцу зависит только от продолжительности светлого периода суток, а потому она постепенно изменяется от сезона к сезону. Так, если содержать водомерок зимой в условиях короткого (естественного) дня, а затем искусственно увеличить продолжительность светлого периода до продолжительности летнего дня, то в эти часы дополнительного освещения насекомые так изменяют свой курс (по отношению к лампе) на «юг», что он соответствует направлению на «юг» в летние дни.

При непрерывном освещении или в темноте довольно быстро угасают ритмические изменения курса водомерок, которого они до того придерживались в различные часы дня и ночи. Амплитуда изменения угла постепенно уменьшается, и со временем водомерки начинают сохранять постоянный курс, равный нолю (т. е. прямо на свет), что, вероятно, соответствует стационарному состоянию механизма «часов», который останавливается при неизменных условиях освещения. Можно показать, что «часы» останавливаются всегда на 12 часов дня. Так, при изменении условий освещения (переход от темноты к свету или наоборот) «часы» вновь начинают идти, но всегда в одном и том же направлении. Это видно из того, что угол ориентации насекомого начинает увеличиваться всегда с правой стороны насекомого (против движения солнца).

Итак, ритмика ориентации водомерок (ход «часов») поддерживается экзогенно — постоянным чередованием дня и ночи, причем периоды темноты вызывают в центральной нервной системе насекомого противоположный процесс. «Часы» пускает в ход только смена условий освещения, независимо от истинного времени. Поэтому естественную ритмику ориентации водомерки, предварительно остановив ее «часы», сравнительно легко перевести на другие ритмы. Например, водомерки в течение нескольких недель могут приспособиться даже к 10-часовым суткам, когда день и ночь длятся по 5 часов.

Следующий остроумный опыт Бирюкова и Буш (Birukow и Busch, 1957) дополнительно подтверждает, что 1) «часы» водомерок можно остановить и вновь запустить, но 2) нельзя изменить направление их хода — «часы» начинают идти всегда в направлении вращения земли. Весной водомерки довольно быстро приспосабливаются к прямо противоположному ритму чередования одинаковых по длительности дня и ночи, когда в темной камере, где живут эти насекомые, вечером зажигают свет, а с наступлением утра гасят. Если же таких подопытных водомерок вынести днем (т. е. в период их субъективной ночи) на открытое место, освещенное солнцем или только поляризованным светом неба, то они бегут к северу, а не к югу. Расхождение на 180° субъективного пути насекомого к югу с истинным направлением на юг вполне понятно. Углы ориентации подопытных водомерок в течение их субъективного дня оказались согласованными с истинным ночным направлением движения солнца с запада на восток через север. А это означает, что все изменения курса водомерок в течение астрономического дня оказались сдвинутыми на 180° по отношению к фактическому положению солнца. Поэтому субъективной ночью, когда был поставлен опыт под открытым небом, по «часам» водомерок солнце двигалось с востока на запад через север.

Из этого же опыта следует, что и в течение субъективной ночи водомерки способны определить положение солнца по характеру поляризации света голубого неба.

Способы ориентации муравьев рода *Formica*, судя по исследованиям Яндера (Jander, 1957), по-видимому, сходны с описанными выше у пчел, хотя устройство «муравьиных часов» еще не раскрыто. В пути они руководствуются как наземными, так и небесными ориентирами. Оба небесных

ориентира (солнце и картина поляризации неба) для них тоже связаны между собой, причем они способны учитывать движение солнца по небосводу. Муравьи способны удерживать в памяти направление движения по отношению к источнику света не менее 5 дней. Руководствуясь наземными ориентирами, они могут одновременно помнить путь к нескольким местам, куда приучили их ползать за пищей. Кроме того, направление движения по отношению к небесным и наземным ориентирам муравьи способны удерживать в памяти независимо друг от друга.

В связи с ориентацией насекомых нельзя не упомянуть любопытное наблюдение Гусева (1956) над ручейниками Байкала, оставшееся необъясненным его автором. В конце мая, к полудню, когда пригреет солнце, на поверхности прибрежного льда Байкала появляется множество куколок ручейников *Baicalinini*. С удивительной точностью, как по компасу, они стремятся к берегу, поднимаясь по отвесным стенам трещин или переплывая разрывы среди льдин. Направляется точно к берегу и одиночная куколка, изолированная от своих собратьев. Сбить куколку с пути, поворачивая ее в различные направления, невозможно. Она находит правильный путь и в таких условиях, откуда не видна линия берегов даже для человека.

Безусловно, что поднывавшие из воды куколки ручейников ориентируются в пути на берег по небесному компасу и имеют какие-то «часы», синхронизированные с движением солнца.

Менее сложные формы астрономической ориентации насекомых (на основе мено- и тропотаксиса) рассмотрены нами раньше (Мазохин-Поршняков, 1959).¹

Ориентация паукообразных и ракообразных по солнцу, поляризации неба и по луне. Изученные виды паукообразных и ракообразных имеют механизм астрономической ориентации, похожий на пчелиный, но внутренние «часы» их отличаются. Они маятникового типа, но, по-видимому, с постоянным (эндогенным) «заходом».

Тонджорджи (Tongiorgi, 1959) экспериментировал с пауками рода *Arctosa* с отмели близ Пизы, на юг от которой находится водная поверхность. Возвращаясь с поверхности воды, пауки бегут прямо на север, что соответствует направлению на берег. При этом они ориентируются по солнцу или плоскости поляризации участка голубого неба, выбирая по отношению к ним некоторый угол, меняющийся в течение дня. Помещая пауков на трое суток в условия ритма освещения, опережающего (или запаздывающего) на 6 часов естественный ритм, Папи (Papi и др., 1955, 1957) показал, что эти пауки ориентируются на солнечном свету не так, как контрольные: подопытные пауки выбирали такой угол ориентации по отношению к солнцу, который был бы правилен на 6 часов раньше (или, соответственно, на столько же позже).

Существование такой простой причины сдвига фаз ритма, который управляет изменением угла, позволяет испытать ориентацию паука по солнцу в течение его субъективной ночи. В соответствующих опытах Тонджорджи (1959) оказалось, что «часы» паука функционируют и в ночное время, хотя идут в обратном направлении. Если пауков поместить на трое суток в условия с прямо противоположным ритмом (против естественного) чередования света и темноты, а затем экспериментировать с ними днем (для пауков — субъективной ночью), то угол их ориентации проходит в обратном порядке те значения, которые проходит угол ориентации контрольной партии пауков. Именно субъективным вечером (в действительности утром) пауки выбирают тот же азимут, что и контрольные выбирают вечером; при полуденном солнце те и дру-

¹ См. также исследование Jacobs-Jessen (1959).

гие выбирают одинаковый азимут, а субъективным утром подопытные пауки выбирают такой же азимут, как и контрольные экземпляры вечером. Значит, подопытные пауки ориентируются в течение своей с у б ъ е к т и в н о й н о ч и так, как если бы солнце двигалось в это время с запада на восток через юг.

Повторные опыты в течение одной субъективной ночи глубоко нарушают механизм ориентации пауков. Чтобы полностью синхронизировать внутренние «часы» паука с противоположным ритмом освещения, он должен находиться в условиях нового ритма не менее 36 часов.

Любопытно, что пауки *Arctosa variana* C. L. Koch и *A. cinerea*, обитающие в непосредственной близости от воды, ориентируются при выборе направления на берег значительно точнее, чем *A. pirita* Latr., который связан с дюнами и живет в удаленной от воды части берега. Более точная ориентация первых двух видов явно связана с особенностями их образа жизни (Pardi, 1959).

Из ракообразных астрономическая ориентация подробнее исследована у *Talitrus saltator* Mont. (Pardi и Pardi, 1952). Этот рачок живет на влажном песке у края воды. Если перенести его дальше от берега на сухой песок, то он направляется всегда в с т о р о н у м о р я. Однажды рачков з а п а д н о г о побережья Италии перевезли на восточное. Когда рачков положили там на сухой песок у берега, то они двинулись в сторону суши, н а з а п а д, т. е. в том направлении, в котором находилось море на их родине. Ориентиром для этих рачков является солнце или поляризация голубого неба.

У *T. saltator* с искусственно сдвинутым на 12 часов ритмом чередования дня и ночи (опыты Pardi, 1954, 1958a) угол ориентации в течение субъективной ночи изменяется так, что он проходит в обратном порядке те значения, которые проходит угол ориентации днем у контрольных животных. «Часы» рачка ночью идут так, как и у пауков рода *Arctosa*. По этим «часам» солнце движется ночью вспять: с запада на восток через юг.¹

T. saltator не теряет способности ориентироваться по солнцу и после многосуточного пребывания в полной темноте. Из этого следует, что маятниковые «часы» рачка имеют посуточный завод и продолжительность дня только синхронизирует его «часы» с движением солнца (суточным и сезонным), но не заводит их, как это имеет место у водомерок.

Удивительная способность членистоногих использовать небесные ориентиры не ограничивается только солнцем или поляризацией рассеянного света неба. Папи и Парди (Pardi и Pardi, 1959) установили, что *T. saltator* может ориентироваться в сторону моря даже ночью — по луне. Рачки с противоположных побережий Апеннин правильно (но каждый по-разному, соответственно топографии своего побережья) двигаются в сторону моря при разных фазах луны и при различном положении ее на небосводе. Рачки по большей части правильно ориентировались по луне и тогда, когда они были собраны вечером за сутки до опыта или в новолуние и затем непрерывно содержались в темноте. Папи и Парди (1959) предполагают, что *T. saltator* обладает двумя физиологическими ритмами («часами»), позволяющими ориентироваться по солнцу и луне. Однако можно ориентироваться по луне, имея только солнечные «часы», но для этого надо заранее знать ритм восхождения и заката луны и каждую ночь делать соответствующую поправку к солнечным «часам».

¹ Среди насекомых, жук *Phaleria provincialis* Fauv., если перенести его в ночное время на искусственный свет, ориентируется по тем же «часам», что и *Arctosa* или *Talitrus* (Pardi, 1958b).

Механизмы анализа поляризации света. Ориентация в поляризованном свете в настоящее время обнаружена у нескольких десятков представителей наземных и водных ракообразных, паукообразных и насекомых.¹ Но из этого еще не следует, что каждое животное зрительно воспринимает поляризацию всегда как таковую. Можно отличать поляризованный свет от неполяризованного, не обладая внутриглазным (интраокулярным) механизмом анализа поляризации. Животные могут зрительно ориентироваться в природе или эксперименте в условиях освещения поляризованным светом на основе трех типов оптических механизмов: экстраокулярного и двух вариантов интраокулярного.

И тип — экстраокулярный механизм, когда животное зрительно учитывает окружающие его яркостные узоры, которые возникают вследствие особенностей преломления, отражения или рассеивания поляризованного света окружающей средой (яркостные узоры изменяются в зависимости от плоскости поляризации света). Этот механизм не имеет никакого отношения к анализу глазом собственно поляризации, но позволяет животному реагировать на поляризованный свет. Так, у двукрылых, муравьев, бабочек, освещенных поляризованным светом, оптомоторная реакция на вращение плоскости поляризации возникает только тогда, когда насекомые находятся на черной блестящей поверхности (Kalmus, 1958). Блестящая поверхность отражает поляризованный свет (блестит) только на определенных участках. При вращении плоскости поляризации блики соответственно перемещаются, что и вызывает у насекомого оптомоторную реакцию. Следовательно, в данных опытах глаз насекомых реагировал не на поляризацию *per se*, а на неравномерность освещения, связанную с особенностями отражения поляризованного света не матовой (блестящей) поверхностью.

Кальмус (1958) в выводах из этих опытов пошел дальше, вызвав прекратившийся и по настоящее время спор. Вместе с Байлором и Смитом (Baylor a. Smith, 1958) он высказал предположение, что в классических опытах К. Фриша и его последователей пчелы реагировали во время «танцев» не на поляризацию *per se*, а тоже на связанные с ней яркостные узоры (на сотах и т. п.). Действительно, в специальных условиях лабораторного эксперимента Байлора и Смита (1958) и Смита и Байлора (Smith a. Baylor, 1960) пчелы реагировали на поляризацию света исключительно на основе экстраокулярного механизма.

Однако только экстраокулярным механизмом анализа поляризации невозможно объяснить все формы ориентации членистоногих по свету голубого неба. К. Фриш (Frisch, Lindauer u. Daumer, 1960) с достойной настоящего ученого педантичностью экспериментально опроверг заведомо несостоятельное предположение Кальмуса (1958). Наблюдая за «танцами» пчел с частично (сверху или снизу) ослепленными глазами в окружении как матовых, так и блестящих поверхностей, он показал, что «танец» пчелы ориентирован непосредственно по плоскости поляризации неба, а не по тем или иным яркостным узорам.

То обстоятельство, что глаз членистоногих замечает на окружающих предметах яркостные узоры, зависящие от характера поляризации света, не мешает ему реагировать и на собственно поляризацию. Другой пример тому — опыты Байнбриджа и Вотермана (Bainbridge a. Waterman, 1958) и Вотермана (Waterman, 1960) с *Daphnia* и *Mysidium*. Эти ракообразные ориентируются по плоскости поляризации света в совершенно прозрачной, многократно отфильтрованной воде, в которой свет практи-

¹ Перечень этих видов см. у Мазохина-Поршнякова (1959) и Фриша, Линдауэра и Даумера (Frisch, Lindauer u. Daumer, 1960).

чески совсем не рассеивается. Но замутнение воды суспензией дрожжей или SiO_2 значительно улучшает ориентацию рачков, особенно *Mysidium*, в тех же условиях освещения поляризованным светом. Названные рачки в последнем случае улавливают, наряду с направлением колебаний света, яркостные узоры, возникающие в мутной среде из-за различного горизонтального рассеивания вертикального пучка поляризованного света.

В естественных условиях, в море одновременно с яркостными узорами существуют и поляризационные узоры, связанные с освещением поверхности воды светом неба (Waterman, 1954). Поэтому для морских животных также есть реальная основа для ориентации по плоскости поляризации света, чем они и пользуются в действительности (Carthy, 1957; Waterman, 1959).

Итак, беспозвоночные действительно обладают одним из двух интраокулярных механизмов анализа поляризации, хотя могут ориентироваться в поляризованном свете и экстраокулярно.

II тип — интраокулярный механизм на основе поляризационных свойств самих рабдомеров зрительных клеток, розетка которых может быть уподоблена радиальному или концентрическому поляриду. Эта гипотеза была высказана Фришем (Frisch, 1950) и Аутрумом (Autrum u. Stumpf, 1950) (см. Мазохин-Поршняков, 1959) раньше других, и она имеет под собой определенную основу в свете последующих микроскопических исследований структуры и оптических свойств зрительных клеток (Stockhammer, 1959).

III тип — интраокулярный механизм, связанный с особенностями отражения и преломления диоптрическим аппаратом лучей поляризованного света, когда они падают под некоторым углом к оптической оси глаза (Stephens, Fingerman a. Brown, 1953; Baylor a. Smith, 1953). Согласно этой гипотезе, на ретине глаза, освещенного поляризованным светом, должен возникать некий яркостный узор, форма которого зависит от направления колебаний света. Породить его могут: во-первых — анизотропность роговицы (Stockhammer, 1956), во-вторых — неодинаковая прозрачность роговицы для по-разному поляризованных лучей вследствие ее блестящей выпуклой поверхности, в-третьих — отражение света пигментными клетками. Однако нет уверенности в том, что интенсивность этого узора достаточна, чтобы его уловили зрительные клетки.

Решающих фактов в пользу II или III типов интраокулярного механизма, по-видимому, пока нет. В этом мы согласны с Кальмусом (Kalmus, 1959), но расходимся с чрезмерно категорическим взглядом Штокхаммер (1959) и Фриша (Frisch, Lindauer u. Daumer, 1960), которые, ссылаясь на изотропность кристаллического конуса омматидия, не принимают в расчет оптических явлений в роговице и на ее поверхности. Но все же гипотеза Фриша (1950) и Аутрума (Autrum u. Stumpf, 1950) более обоснована, и она проще объясняет механизм ориентации животных по солнцу, когда они видят отдельный участок голубого неба. Это значительно труднее сделать с позиции интраокулярного анализа поляризации по третьему типу.

Данные электрофизиологических опытов с внутриклеточной регистрацией потенциала зрительной клетки мух *Lucilia* (Kuwabara a. Naka, 1959) и *Calliphora* (Burkhardt u. Wendler, 1960) в ответ на вращение плоскости поляризации света являются наиболее веским доводом в пользу того, что анализатор поляризации находится в самих зрительных клетках. Упомянутые авторы показали, что величина потенциала действия отдельной зрительной клетки зависит от интенсивности света и положе-

ния плоскости поляризации. Поворот плоскости поляризации на 90° вызывает изменение амплитуды потенциала на 20%. На столько же процентов изменяется амплитуда, если изменить интенсивность раздражающего света вдвое.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Разнообразные эксперименты К. Фриша и его учеников исключают всякие сомнения в реальности ориентации пчел по солнцу. Она возможна благодаря существованию у пчел памяти и внутренних «часов», синхронизированных с движением солнца. По этим «часам» они постоянно делают поправку к углу между направлениями к цели (место взятка, новое гнездо) и на солнце, компенсирующую вращение Земли. В облачные дни пчелы определяют местоположение солнца на небосводе либо по характеру поляризации участков голубого неба, либо (при сплошной облачности) улавливая его прямое ультрафиолетовое излучение. Пчела ориентируется по солнцу не только индивидуально, но и может сообщить (с помощью «танца») азимут пути по отношению к нему другим особям.

По солнцу и поляризации света неба ориентируются и другие насекомые (*Velia*, *Formica*, ручейники), а также пауки (*Arctosa*) и ракообразные (*Talitrus*), но внутренние «часы» у этих животных, может быть кроме муравьев, иные: «стрелка» их «часов» колеблется, как маятник, вперед и назад с периодом в 24 часа. «Стрелка» «часов» пчел совершает за то же время полный оборот.

Членистоногие могут ориентироваться при освещении поляризованным светом двояко: по специфическим яркостным узорам на окружающих предметах (экстраокулярный анализ поляризации) или непосредственно по плоскости поляризации (интраокулярный анализ). Сложные формы ориентации (пчел, пауков) по свету голубого неба можно объяснить, по-видимому, только интраокулярным анализом на основе поляризационных свойств зрительных клеток.

ЛИТЕРАТУРА

- Гусев О. К. 1956. Ручейники северо-восточного Байкала. Природа, 45 : 105—106.
- Мазохин-Поршняков Г. А. 1959. Зрение членистоногих и поляризованный свет. Зоол. журн., 38 : 1032—1041.
- Мельниченко А. Н. и О. Н. Селезнева. 1959. Сигнальные движения пчел в улье во время медосбора, их природа и значение. Уч. зап. Горьковск. ун-в., 1 : 228—246.
- Autrum H. und H. Stumpf. 1950. Das Bienenauge als Analysator für polarisiertes Licht. Zeitschr. f. Naturforsch., 5 : 116—122.
- Bainbridge R. and T. H. Waterman. 1958. Turbidity and the polarized light orientation of the crustacean Mysidium. Journ. Exper. Biol., 35 : 487—493.
- Baylor E. R. and F. E. Smith. 1953. The orientation of Cladocera to polarized light. Amer. Naturalist, 87 : 97—101.
- Baylor E. R. and F. E. Smith. 1958. Extra-ocular polarization analysis in the honey-bee. Anat. Rec., 132 : 411—412.
- Beling I. 1929. Über das Zeitgedächtnis der Bienen. Zeitschr. vergl. Physiol., 9 : 259—338.
- Birukow G. 1956. Lichtkompassorientierung beim Wasserläufer *Velia currens* F. am Tage und zur Nachtzeit. I. Herbst- und Winterversuche. Zeitschr. Tierpsychol., 13 : 463—492.
- Birukow G. und E. Busch. 1957. Lichtkompassorientierung beim Wasserläufer *Velia currens* F. am Tage und zur Nachtzeit. II. Orientierungsrhythmik in verschiedenen Lichtbedingungen. Ibid., 14 : 184—203.
- Burkhardt D. and L. Wendler. 1960. Ein direkter Beweis für die Fähigkeit einzelner Sehzellen des Insektenauges, die Schwingungsrichtung polarisierten Lichtes zu analysieren. Zeitschr. vergl. Physiol., 43 : 687—692.
- Carthy J. D. 1957. Polarized light and animals. Discovery, 18 : 105—109.

- Frisch K. von. 1946. Die Tänze der Bienen. Österr. Zool. Zeitschr., 1 : 1—48.
- Frisch K. von. 1948. Gelöste und ungelöste Rätsel der Bienensprache. Naturwiss., 35 : 12—23, 38—43.
- Frisch K. von. 1949. Die Polarisation des Himmelslichtes als orientierender Faktor bei den Tänzen der Bienen. Experientia, 5 : 142—148.
- Frisch K. von. 1950. Die Sonne als Kompass im Leben der Bienen. Ibid., 6 : 210—221.
- Frisch K. von. 1956/57. Die Bienen und ihr Himmelskompass. Orden Pour le mérite f. Wissensch. u. Künste, 2 : 135—161.
- Frisch K. von und M. Lindauer. 1954. Himmel und Erde in Konkurrenz bei der Orientierung der Bienen. Naturwiss., 41 : 245—253.
- Frisch K. von, M. Lindauer und K. Daumer. 1960. Über die Wahrnehmung polarisierten Lichtes durch das Bienenauge. Experientia, 16 : 289—301.
- Frisch K. von, M. Lindauer und F. Smeidler. 1960. Wie erkennt die Biene den Sonnenstand bei geschlossener Wolkendecke? Naturwiss. Rundschau, 5 : 169—172.
- Jacob-Jassen U. F. 1959. Zur Orientierung der Hummeln und einiger anderer Hymenopteren. Zeitschr. vergl. Physiol., 41 : 597—641.
- Jander R. 1957. Die optische Richtungsorientierung der roten Waldameise (*Formica rufa* L.). Ibid., 40 : 162—238.
- Kalmus H. 1956. Sun navigation of *Apis mellifica* L. in the Southern hemisphere. Journ. Exper. Biol., 33 : 554—565.
- Kalmus H. 1958. Responses of insects to polarized light in the presence of dark reflecting surfaces. Nature, 182 : 1526—1527.
- Kalmus H. 1959. Orientation of animals to polarized light. Nature, 184 : 228—230.
- Kramer G. 1953. Die Sonnenorientierung der Vögel. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges. in Freiburg, 1952, Leipzig.
- Kuwabara M. and K. Nakai. 1959. Response of a single retinula cell to polarized light. Nature, 184 : 455—456.
- Lindauer M. 1954. Dauertänze im Bienenstock und ihre Beziehung zur Sonnenbahn. Naturwiss., 41 : 506—507.
- Lindauer M. 1956. Über die Verständigung bei indischen Bienen. Zeitschr. vergl. Physiol., 38 : 521—557.
- Lindauer M. 1957. Sonnenorientierung der Bienen unter der Äquatorsonne und zur Nachtzeit. Naturwiss., 44 : 1—6.
- Papi F. 1959. Sull' orientamento astronomico in specie del gen. *Arctosa* (Araneae — Lycosidae). Zeitschr. vergl. Physiol., 41 : 481—489.
- Papi F. e L. Pardi. 1959. Nuovi reperti sull' orientamento lunare di *Talitrus saltator* Montagu (Crustacea — Amphipoda). Ibid., 41 : 583—596.
- Papi F. e L. Serretti. 1955. Sull' esistenza di un senso del tempo in *Arctosa perita* Latr. (Araneae—Lycosidae). Atti Soc. tosc. Sci. nat., Mem. (B), 62 : 98—104.
- Pardi L. 1954. Esperienze sull' orientamento di *Talitrus saltator* Mont. : l' orientamento al sole degli individui a ritmo nicti-emerale invertito, durante la «lore notte». Bull. Ist. Mus. Zool. Univ. Torino, 5 : 1—39.
- Pardi L. 1958a. Modificazione sperimentale della direzione di fuga negli anfipodi ad orientamento solare. Zeitschr. Tierpsychol., 15 : 261—275.
- Pardi L. 1958b. L' orientamento a luce artificiale di *Phaleria provincialis* Fauv. (Coleoptera—Tenebrionidae) nel corso dell' intero ciclo delle 24 ore. Atti Acc. Sc. Torino, Cl. Sc. Fis. Mat. Nat., 92 : 8.
- Pardi L. and F. Papi. 1952. Die Sonne als Kompass bei *Talitrus saltator* Mont. Naturwiss., 39 : 262—263.
- Papi F., L. Serretti e S. Parrini. 1957. Nuove ricerche sull' orientamento e il senso del tempo di *Arctosa perita* Latr. Zeitschr. vergl. Physiol., 39 : 531—561.
- Renner M. 1955. Ein Transozeanversuch zum Zeitsinn der Honigbiene. Naturwiss., 42 : 540—541.
- Renner M. 1957. Neue Versuche über den Zeitsinn der Honigbiene. Zeitschr. vergl. Physiol., 40 : 85—118.
- Santschi F. 1911. Observations et remarques critiques sur la mécanique de l' orientation chez les fourmis. Revue Suisse de Zool., 19 : 303—338.
- Sauer F. 1957. Astronavigatorische Orientierung einer unter künstlichen Sternhimmel verfrachteten Klappergrasmücke (*Sylvia c. curruca*). Naturwiss., 44 : 71.
- Smith F. and E. Baylor. 1960. Bees, daphnia and polarized light. Ecology, 41 : 360—363.
- Stephens G. C., M. Fingerman and F. A. Brown. 1953. The orientation of *Drosophila* to plane polarized light. Ann. Entom. Soc. Amer., 47 : 75—83.
- Stockhammer K. 1956. Zur Wahrnehmung der Schwingungsrichtung linear polarisierten Lichtes bei Insekten. Zeitschr. vergl. Physiol., 38 : 30—82.
- Stockhammer K. 1959. Die Orientierung nach der Schwingungsrichtung linear polarisierten Lichtes und ihre sinnesphysiologischen Grundlagen. Ergebn. der Biol., 21 : 23—56.

- Tong i o r g i P. 1959. Effects of the reversal of the rhythm of nycthemeral illumination on astronomical orientation and diurnal activity in *Arctosa variana* C. L. Koch (Araneae—Lycosidae). Arch. ital. biol., 97 : 251—265.
- W a t e r m a n T. H. 1954. Polarisation patterns in submarine illumination. Science, 120 : 927—932.
- W a t e r m a n T. H. 1959. Animal navigation in the sea. Gunma. Journ. Med. Sci., 8 : 243—262.
- W a t e r m a n T. H. 1960. Interaction of polarized light and turbidity in the orientation of *Daphnia* and *Mysidium*. Zeitschr. vergl. Physiol., 43 : 149—172.
- W e l l i n g t o n W. G., C. R. S u l l i v a n and G. W. G r e e n. 1951. Polarized light and body temperature level as orientation factors in the light reactions of some hymenopterous and lepidopterous larvae. Cand. Journ. Zool., 29 : 339—351.
- W o l f E. 1927. Über das Heimkehrvermögen der Bienen. II. Zeitschr. vergl. Physiol., 6 : 221—254.

Институт биологической физики
Академии наук СССР,
Москва.

SUMMARY

Various experiments made by Frisch and his pupils exclude all the doubts on the reality of bees orientation to the sun. It becomes possible owing to the existence in bees of memory and of internal «watch» synchronized with the sun movement. By this «watch» they constantly make a correction to the angle between the direction to a goal (honey flow place, a new nesting site) and to the sun thus compensating the movement of the earth. On clouded days bees indicate the position of the sun either by the character of polarization of parts of the blue sky, or (the entirely covered sky) by the perception of its direct ultra-violet irradiation. A bee orientates herself to the sun not only individually but informs her hive companions (by means of a «dance») of the azimuth of the way in relation to the position of the sun.

Many other insects orientate themselves to the sun and polarization of the light (*Velia*, *Formica*, caddis flies), wolf spiders (*Arctosa*) and crustaceans (*Talitrus*) but internal «watch» in these animals but ants might be quite different: a «hand» of their «watch» swings like a pendulum to and for with a period of 24 hours. The «hand» of bees' «watch» makes a complete revolution during the same time.

Many *Arthropoda* can orientate themselves at the illumination by polarized light by two ways: to specific bright patterns on surrounding subjects (extraocular analysis of polarization) or directly to the plane of polarization (intraocular analysis). The complex forms of orientation (bees, spiders) to the light of the blue sky can apparently be explained by the intraocular analysis on the base of polarizable characters of visual cells.