ЭНТОМОЛОГИЧЕСКОЕ ОБОЗРЕНИЕ, XLII, 3, 1963

REVUE d' ENTOMOLOGIE de l'URSS

УДК 591. 104 : 595.70

Г. А. Мазохин-Поршняков

ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ДАННЫЕ О СПЕКТРАЛЬНОЙ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ ГЛАЗА НОЧНЫХ НАСЕКОМЫХ

[G. A. MAZOCHIN-PORSHNJAKOV. SOME PRELIMINARY DATA ON THE SPECTRAL SENSITIVENESS OF EYES IN NOCTURNAL INSECTS]

Цветовое зрение обнаружено у насекомых давно, около 50 лет тому назад. Но есть ли цветнослепые виды среди тех, кто наделен вполне развитыми фасеточными глазами, этого пока еще нельзя сказать ни об одном из исследованных насекомых. Это показалось бы странным, если бы мы не знали, что открыть какой-либо факт значительно легче, чем твердо доказать отсутствие предполагаемого явления.

В данном случае обнаружить у животного цветовое зрение легче, чем строго доказать отсутствие этого свойства.

Цветнослепые формы естественнее всего встретить среди ночных видов. Низкие ночные освещенности ставят аппарат цветового зрения в более трудные условия. Чтоб успешно функционировать, он должен обладать повышенной абсолютной и контрастной чувствительностью к свету. Но с точки зрения физики трудно совместить высокую чувствительность к свету с различением цветов. Пошла ли природа по пути приспособления аппарата цветового зрения к работе ночью или она совсем лишила его насекомых, активных в темные часы суток?

В отношении бражника *Celerio livornica* Esp. после великолепных опытов Кнолля (Knoll, 1925) достоверно известно, что эта бабочка имеет цветовое зрение и способна различать цвета даже при таких низких освещенностях, при которых человек становится цветнослепым. Но бражника *C. livornica* нельзя считать настоящим ночным видом. Он активен с раннего вечера и, по-видимому, до рассвета, но летает около цветущих растений только в сумерках. Кнолль (Knoll, 1925) доказал также, что этот бражник разыскивает цветки растений, руководствуясь исключительно зрением. Поэтому уход *C. livornica* с цветков поздним вечером можно объяснить тем, что при ночных освещенностях бабочка уже не способна отличать цветки по окраске от их естественного фона.

Впоследствии Шлегтендаль (Schlegtendal, 1934) сочла цветнозрячими ночных совок и пядениц. Способность различать цвета она оценивала по оптомоторной реакции насекомого во вращающемся барабане, когда на его внутреннюю поверхность нанесены чередующиеся разноцветные полоски бумаги. Однако результаты подобных опытов, в силу внутренней противоречивости оптомоторного метода (Шовен, 1953; Мазохин-Поршняков, 1956), не поддаются истолкованию, и в настоящее время из них нельзя делать какие-либо выводы. Поэтому утверждение Шлегтендаль (Schlegtendal, 1934), что ночные совки и пяденицы (*Amphipyra*, *Orthosia*, *Cidaria* и др.) имеют цветовое зрение, остается бездоказательным.

По той же причине нельзя считать цветнослепыми клопа *Troilus* и палочника *Dixippus* (Schlegtendal, 1934), а также бронзовку *Cetonia aurata* L., листоеда *Melasoma populi* L. и еще 6 других видов, свойства зрения которых изучала Моллер-Раке (Moller-Racke, 1952) тоже оптомоторным методом. Например, в отношении бронзовки *C. aurata* этот вывод Моллер-Раке (Moller-Racke, 1952) заведомо неверен. Согласно ре-

зультатам наших колориметрических измерений, бронзовка способна различать цвета.

Свойства зрения ночных насекомых интересно знать и для выяснения причин ночного лёта на свет и особенно зависимости этой реакции от спектрального состава источника света. Совокупность многочисленных данных по лову насекомых на свет говорит за то, что характер реакции на свет у многих видов зависит не столько от интенсивности, сколько от спектрального состава освещения. Например, в ряде случаев присутствие УФ-лучей в спектре излучения резко повышает его привлекательность. Отсюда избирательность реакции ночных насекомых на спектральный состав освещения — прямое указание на участие в возникновении такой реакции аппарата цветового зрения.

Метод. Для экспериментального решения поставленных вопросов был избран колориметрический метод определения спектральной чувствительности глаза в сочетании с электрофизиологической регистрацией реакции его на свет. Сущность метода, а также оптическая и радиоусилительная аппаратура уже описаны (Мазохин-Поршняков, 1959, 1960а). В качестве электрофизиологического препарата обычно служила отчлененная голова насекомого, которую помещали затылочным отверстием на фитилек из ваты (индифферентный электрод), пропитанный раствором Рингера. Второй электрод — стальную (для жука) или платиновую (для бабочки) иглу с кончиком около 15 мк — вводили через роговицу в мягкие ткани глаза на глубину 0.1—0.5 мм (у разных видов по-разному). Электрическая активность отчлененной головы сохранялась обычно в течение многих часов, поэтому эксперимент на одном и том же насекомом продолжался 3—5 часов и дольше. Опыты проведены в июле — августе на Агробиологической станции Московского университета в Чашниково. Для них были использованы массовые ночные виды: бабочки *Cosmotriche potatoria* L., *Parastichtis lateritia* Hufn., *Hepialus sylvinus* L. и жук *Prionus coriarius* L.

Результаты опытов и обсуждение их. Попытка вести опыты на этих насекомых днем не увенчалась успехом. У всех видов, кроме жука *Prionus*, электроретинограмма (ЭРГ) на относительно сильный свет (десятки люксов) была настолько малой и соответственно контрастная чувствительность глаза столь низкой (ниже 20—50%), что не было смысла искать на нашем несветосильном приборе цветовые равенства. Темновая адаптация практически не меняла положения. ЭРГ жука в дневное время, который, кстати говоря, активен и в сумерках, хотя и значительно больше, чем у бабочек, но при этом препарат глаза обнаруживал неестественно малую контрастную чувствительность.

Иначе обстояло дело вечером и ночью. По мере наступления темноты ЭРГ препарата глаза бабочек (в большинстве случаев отчлененной головы), приготовленного еще засветло, постепенно увеличивалась, достигая предела спустя 1.5—2 часа после заката. Теперь для возникновения ЭРГ около 250 мкв достаточно было очень слабого света: света северной части полуночного неба в 4 м от рамы, когда глаз находился в темной комнате и был обращен к окну. Если на пути света к глазу помещали комбинацию светофильтров Шотта BG=12+GG=3, пропускающую узкий фиолетово-синий участок спектра (в максимуме не более 25%), то и в этом случае препарат реагировал на движение руки в поле зрения глаза ЭРГ, равной 25 мкв. При освещенностях же порядка 15 лк (от электролампы) ЭРГ на включение света достигала 10—15 мв. Нарастание чувствительности глаза жука шло быстрее, чем у бабочек, и уже спустя 40—60 мин. после заката она, вероятно, достигала своего максимального значения. В это время темноадаптированный глаз реагировал электроответом на такое слабое освещение, которое может быть в природе только глубокой ночью. ЭРГ на вспышку света в несколько десятков люкс достигала 15 мв. Контрастная чувствительность препаратов глаза жука и бабочек в вечернее и ночное время равнялась 2—5%.

Увеличение ЭРГ, а следовательно, и повышение чувствительности глаза с наступлением вечера естественно объяснить перемещением защитных глазных пигментов из дневного положения в ночное, при котором от-

крывается более широкий доступ света к зрительным клеткам. Именно так поступили Джон и Кресцителли (John and Crescitelli, 1940), впервые заметившие (у жужелиц) автономный суточный ритм колебания величины (и формы) ЭРГ суперпозиционного глаза. Что же касается существования суточного ритма перемещения пигмента, то он был уже давно описан у бабочек и других насекомых.

В дальнейшем Бернхард и Оттосон (Bernhard and Ottoson, 1960, 1961) изучили на примере ночных бабочек зависимость между положением ирисового (защитного) пигмента и чувствительностью глаза к свету (по высоте ЭРГ) в ходе темновой адаптации.[1] Свои опыты они проводили днем. Оказалось, что темновая адаптация суперпозиционного глаза ночных видов идет в две фазы, из которых вторая — от перегиба адаптационной кривой — начинается как раз с того момента, когда ирисовый пигмент начинает перемещаться из дневного положения в ночное. Вторая фаза наступает не ранее чем на 4—5-ю мин. (обычно даже позднее) пребывания глаза в темноте и продолжается более 20 мин. В течение этого времени чувствительность возрастает на 2—3 порядка против примерно 10-кратного увеличения ее (по мнению авторов, за счет биохимических изменений зрительного вещества) за первую фазу. В тех редких случаях, когда вторая фаза адаптации не наступала, гистологическое исследование препарата подтверждало, что пигмент по каким-то причинам не передвигался.

К сожалению, в наших опытах отсутствовал гистологический контроль положения пигментов глаза днем и вечером. Все же, исходя из данных Бернхарда и Оттосона (Bernhard and Ottoson, 1960), нужно ожидать, что и в наших опытах днем у насекомых после темновой адаптации ирисовый пигмент находился в ночном положении. Однако днем ЭРГ этих темноадаптированных насекомых была значительно меньше, чем в ночное время. О том же писали Джон и Кресцителли (John and Crescitelli, 1940) применительно к жукам. Значит, низкая чувствительность глаза ночных насекомых днем связана, по-видимому, не только с дневным положением ирисового пигмента. Она может быть следствием либо других фотомеханических явлений в глазе (перемещения в дневное положение ядер зрительных клеток, защитного пигмента в базальных, ретинальных и зрительных клетках), либо совсем иных процессов, управляемых, как и в первом случае, очевидно, только внутренним ритмом.

То, что механизм глубокой адаптации не исчерпывается перемещением защитных пигментов и вообще медленными фотомеханическими процессами в глазе, неизбежно вытекает и из таких наблюдений. Глаза *Cosmotriche* и *Prionus* обладают способностью в ночных опытах чрезвычайно быстро и сильно изменять чувствительность к свету. Судя по скорости роста ЭРГ на один и тот же стимул, чувствительность глаза после сильного и продолжительного засвета достигала предшествовавшего ему исходного уровня за каких-нибудь 2—3 мин. За это время она успевала возрасти в сотни раз. Причину такого быстрого и глубокого изменения чувствительности ночью никак нельзя объяснить фотомеханическими процессами, которые обладают значительной инерционностью и совершаются относительно медленно. Возможно, в основе механизма адаптации лежат какие-то свойства клеток сетчатки, которые выражаются в «следовом потенциале», зависящем от предшествовавшего состояния возбуждения глаза и определяющем величину ЭРГ (Бызов, Орлов и Утина, 1962).

Спектральные свойства глаза исследованных ночных насекомых оказались неожиданными. При освещенностях более 2 лк глаза всех этих видов могли различать одно от другого достаточно далекие спектральные

[1] Положение других защитных пигментов (зрительных, ретинальных и базальных клеток), а также ядер зрительных клеток Бернхард и Оттосон (Bernhard and Ottoson, 1960, 1961) не учитывали.

излучения, как бы ни варьировали их интенсивности, т. е. насекомые обладали цветовым зрением. Но, начиная с некоторого более низкого уровня освещенности, вероятно неодинакового для разных видов, глаз теряет эту способность. Для *Cosmotriche* этот пороговый уровень лежал в пределах 5.0—0.5 лк (зеленого λ ~520 ммк), для *Parastichtis* — 0.5—0.05 лк, для *Hepialus* и *Prionus* — 0.05—0.005 лк. Надо думать, что в действительности, учитывая неизбежную грубость наших измерений, пороговые уровни освещенности для работы аппарата цветового зрения, вероятно, на порядок ниже. Освещенность в естественных условиях в ночное время не бывает выше 0.2 лк — освещенности при полной луне. В ясную безлунную ночь освещенность составляет около 0.0003 лк. Поэтому, принимая во внимание освещенности в природе, переход от цветового (полихроматического) зрения к монохроматическому в ясную безлунную ночь происходит у насекомых, подобных совке или тонкопряду, только тогда, когда полностью исчезают отблески заката. В пасмурную погоду ночные насекомые могут стать фактически цветнослепыми по времени значительно раньше — поздним вечером.

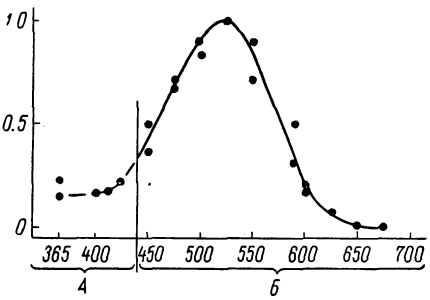

Рис. 1. Кривая спектральной чувствительности глаза жука *Prionus* при ночных освещенностях (кривая ночного зрения).

По ординате — относительная чувствительность для равноэнергетического спектра в процентах от максимума у λ 525 ммк; *по абсциссе*—длина волны в ммк. *А* — область совместной работы 2 приемников. Измерения чувствительности глаза в пределах этой дихроматической области менее точны, так как проведены на препаратах с низкой контрастной чувствительностью; *Б* — монохроматическая область. В ней работает только один более длинноволновый приемник, спектральную чувствительность которого воспроизводит данная кривая. *Черные кружки* — разброс, с которым измерена чувствительность у 7 экземпляров жуков.

Спектральную характеристику глаза *Prionus* удалось исследовать более подробно, чем у бабочек (рис. 1). При больших и малых освещенностях любые спектральные лучи, длина волны которых не короче 450 ммк, жук не различает между собой при некотором соотношении их интенсивности. Найти же колориметрические равенства для λ <450 ммк относительно одного из базисных излучений колориметра (желтого или синего) удавалось только при таких низких интенсивностях, которые уже нельзя было отсчитывать с помощью нашего светоизмерительного прибора (менее 0.05 лк зеленого). Но на препаратах глаза с низкой контрастной чувствительностью (ниже 5—8%) эти равенства были возможны и при существенно бо́льших яркостях. Очевидно, жук обладает двумя разными приемниками, один из которых имеет максимум чувствительности около 525 ммк и работает в пределах всего видимого жуком спектра (от УФ-лучей до красных λ 675 ммк), а второй реагирует только на УФ- и фиолетовые лучи. Приемник с $\lambda_{макс.}$ 525 ммк, вероятно, более чувствителен к свету, и поэтому он осуществляет монохроматическое ночное зрение жука.

Спектральная чувствительность глаза *Cosmotriche* для тех низких уровней освещенности, при которых удается подобрать одномерные цветовые равенства, характеризует кривая на рис. 2. Она очень похожа на кривую спектральной чувствительности приемника жука, но сдвинута на 25 ммк в сторону длинных волн. Максимум ее приходится на λ~ 550 ммк. Аналогичная кривая получается и для препаратов глаза с низкой контрастной чувствительностью, ведущих себя цветнослепыми даже при дневных яркостях тестового излучения. Она, по-видимому, совпадает с кривой спектральной чувствительности одного из приемников глаза бабочки.

который осуществляет ее ночное зрение. Сколько приемников образуют систему цветового зрения *Cosmotriche* и других бабочек — пока еще не выяснено.

Кривая ночного зрения совки *Parastichtis*, вероятно, незначительно отличается от аналогичной кривой *Cosmotriche* (рис. 2). Что касается тонкопряда *Hepialus*, то у препаратов глаза этой бабочки порог работы цветоразличительного механизма лежал при таких малых освещенностях, что не было возможности измерить кривую ее монохроматического зрения.

Судя по результатам описанных опытов, ни один вид не обладает чувствительностью к УФ-лучам более высокой, чем к лучам средней части спектра. В условиях монохроматического зрения она составляет всего 12—15% от максимальной (для зеленых лучей) и, конечно, не может оказаться более высокой при вечерних освещенностях, когда в работу включаются другие приемники и начинает функционировать механизм цветового зрения. Отсюда УФ- и синие лучи привлекают многих насекомых энергичнее прочих спектральных излучений не потому, что воспринимаются ими будто бы как самые яркие. Эти лучи, вероятно, обладают привлекательностью, свойственной им в бо́льшей мере, чем свету иного спектрального состава (Мазохин-Поршняков, 1960б). Выбор этих лучей может осуществляться лишь с помощью аппарата цветового зрения, который в данном исследовании действительно обнаружен у ночных насекомых.

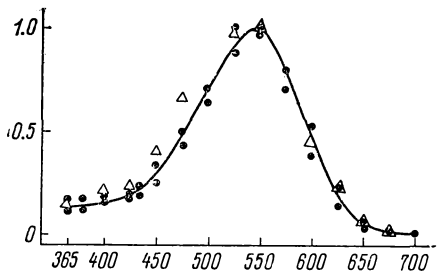

Рис. 2. Кривая ночного зрения бабочек *Cosmotriche* и *Parastichtis*.

По ординате — относительная чувствительность для равноэнергетического спектра в процентах от максимума у λ 550 ммк; *по абсциссе* — длина волны в ммк. *Черные кружки* — относительная чувствительность глаза *Cosmotriche*, измеренная на 3 экземплярах; *светлые треугольники* — то же *Parastichtis* (по 1 экз.).

Может возникнуть вопрос, что дает ночным насекомым способность различать цвета, если для этого далеко не всегда достаточно света. Во-первых, в сумерках и светлой ночью аппарат цветового зрения все же позволяет находить объекты по окраске. Во-вторых, он позволяет выбирать место дневного покоя соответственно своей защитной внешности. Например, покровительственная внешность ночных насекомых рассчитана на защиту исключительно от дневных врагов, активных в те светлые часы суток, когда первые пассивны и погружены в сон. Но, чтобы найти поверхность (фон) такого цвета, который совпадает с окраской тела (маскирует его), насекомое должно иметь цветовое зрение. Ночные насекомые усаживаются на дневной покой на рассвете, а часто и днем вынуждены менять место отдыха. Значит, аппарат цветового зрения ночных видов должен функционировать и при высоких освещенностях. Чтобы целесообразно пользоваться своей покровительственной окраской, ночная бабочка должна быть цветнозрячей, если даже для нее нет необходимости различать цвета во время ночной активности. Поэтому неудивительно, что даже бабочки-афаги, ведущие примитивный образ жизни, например *Hepialus*, обладают цветовым зрением.

ВЫВОДЫ

По мере наступления темноты высота ЭРГ ночных насекомых увеличивается в несколько раз, достигая предела через 1—2 часа после заката. К этому времени глаз приобретает очень высокую абсолютную чувствительность: реагирует электроответом на свет ясного полуночного неба,

если даже он ослаблен в 10 и большее число раз. Контрастная чувствительность препаратов глаза в ночное время составляет 2—5%.

Глаза ночных насекомых в ночное время способны быстро и сильно изменять свою чувствительность к свету. Механизм такой быстрой и глубокой адаптации нельзя объяснить одними фотомеханическими процессами в глазе.

Все четыре изученные ночные вида (бабочки *Cosmotriche potatoria*, *Parastichtis lateritia*, *Hepialus sylvinus* и жук *Prionus coriarius* L.) обладают цветовым зрением, аппарат которого функционирует при освещенностях не ниже некоторого уровня, например 5—0.5 лк для *Cosmotriche* или 0.05—0.005 лк для *Hepialus* и *Prionus*. Кривая ночного монохроматического зрения этих насекомых имеет максимум в зеленом (у жука около 525 ммк и у бабочек ок. 550 ммк), а чувствительность к λ 365 ммк у всех них составляет не более 12—15% от этого максимума.

В основе избирательности прилета ночных насекомых на свет разных источников может лежать предпочтение определенного спектрального состава (цвета) излучения, а не реакция на свет в зависимости от его субъективной яркости (интенсивности возбуждения глаза). Если бы насекомые предпочитали более яркий свет, то они интенсивнее летели бы на источники, богатые зелеными лучами, а не ультрафиолетовыми, как это обстоит в действительности.

ЛИТЕРАТУРА

Бызов А. Л., О. Ю. Орлов и И. А. Утина. 1962. Исследование по адаптации на глазе головоногих. Биофизика, 7, 3 : 140—150.

Мазохин-Поршняков Г. А. 1956. О цветовом зрении насекомых. Биофизика, 1, 1 : 98—105.

Мазохин-Поршняков Г. А. 1959. Колориметрическое изучение свойств зрения стрекоз (электрофизиологическое исследование). Биофизика, 4, 4 : 427—436.

Мазохин-Поршняков Г. А. 1960а. Колориметрическое изучение свойств цветового зрения насекомых на примере комнатной мухи. Биофизика, 5, 3 : 295—303.

Мазохин-Поршняков Г. А. 1960б. Почему насекомые летят на свет. Энтом. обозр., 39, 1 : 52—58.

Шовен Р. 1953. Физиология насекомых. М. : 1—494.

Bernhard C. G. and D. Ottoson. 1960. Studies on the relation between the pigment migration and the sensitivity changes during dark adaptation in diurnal and nocturnal Lepidoptera. Journ. Gen. Physiol., 44, 1 : 205—215.

Bernhard C. G. and D. Ottoson. 1961. Further studies on the pigment migration and sensitivity changes in the compound eye of nocturnal insects. Acta physiolog. scand., 52, 1 : 99—100.

Yahn T. C. and F. Crescitelli. 1940. Diurnal change in the electrical response of the compound eye. Biolog. Bull. (Marine Biolog. Lab.), 78 : 42—52.

Knoll F. 1925. Lichtsinn und Blütenbesuch des Falters von Deilephila livornica. Zeitschr. vergl. Physiolog., 2, 4 : 329—380.

Moller-Racke I. 1952. Farbensinn und Farbblindheit bei Insekten. Zoolog. Jahrb., Abt. Zoolog. Physiolog., 63, 2 : 237—274.

Schlegtendal A. 1934. Beitrag zum Farbensinn der Arthropoden. Zeitschr. vergl. Physiolog., 20, 5 : 545—581.

Институт биологической физики
АН СССР,
Москва.

SUMMARY

With the darkness ERG of nocturnal insects increases reaching its limit in 1—2 hours after the sunset. Up to this time the eye acquires very high absolute sensibility: it electroresponds to the light of clear midnight sky

even if it is 10 or more times slackened. Contrasting sensibility of eye's preparations makes from 2—5% at night time.

The eyes of nocturnal insects at night are able to change quickly their sensibility to the light. Mechanism of such adaptations cannot be explained by the only photomechanical processes in the eye.

All four nocturnal species studied (butterflies *Cosmotriche potatoria*, *Parastichis lateritia*, *Hepialus sylvinus* and the beetle *Prionus coriarius*) possess colour vision the apparatus of which functions at the illumination not lower a certain level, e. g. 5—0.5 lux for *Cosmotriche* or 0.05—0.005 lux for *Hepialus* and *Prionus*. The curve of the night monochromatic light of these insects has maximum in green (beetle — about 525 mmk, in butterflies — 550 mmk), sensibility to 365 mmk in all of them make not more than 12—15% of this maximum.

In the base of the flight selectivity of nocturnal insects to the light of different sources may lie the preference to a definite spectral content (colour) of radiation but not the reaction to the light depending on its subjective brightness (intensity of the eye stimulation). If insects preferred more bright light they would fly to the sources rich with green rays but not with ultra-violet ones as it is in reality.