

УДК 595.764:591.1:5.6

**ОСОБЕННОСТИ ОПТОМОТОРНОЙ РЕАКЦИИ
ЖУКОВ-НАВОЗНИКОВ — *GEOTRUPES*
(COLEOPTERA, SCARABAEIDAE)**

Л. И. Францевич, П. А. Мокрушов, А. В. Супрунович, Л. А. Юшина

(Институт зоологии АН УССР)

Оптомоторная реакция (ОМР) членистоногих использовалась для оценки различных характеристик их зрительного анализатора: динамических свойств, разрешающей способности, цветоразличения. Разработка методов количественной оценки силы ОМР (Hassenstein, Reichardt, 1956) вызвала оживленный интерес к этому явлению. Была предложена математическая модель системы, управляющей ОМР (Рейхард, 1964; Varjú, 1959 и др.), и в многочисленных экспериментах проверялась применимость модели или определялись отдельные параметры. Мы провели электрофизиологическое исследование системы зрительных интернейронов, выделяющих направленное движение в поле зрения и управляющих ОМР у хруща майского западного (*Melolontha melolontha* L.). Особенности организации этой системы можно выяснить в поведенческих опытах. Жуки-навозники, близко родственные хрущам, оказались удобным объектом для этой работы.

ОМР учитывали по следующей методике. Закрепленный на вертикальной палочке жук крутил в ногах ватный шар с нанесенными на него метками. Сзади за движением шара наблюдали через визир (кольцо с перекрестием). Учитывалось число переходов меток через горизонтальную ось визира (p) и через вертикальную ось вправо (d) или влево (l). Жуков помещали в оптомоторный барабан и предъявляли вращающиеся черно-белые растры (коэффициент контрастности 0,9) или другие стимулы. Реакцию определяли как

$$R = (d_n + l_n) - (l_n + d_n); p_n = p_n - 25.$$

Индекс n соответствует движению растра вправо, индекс l — влево. Асимметрия оценивается по формуле

$$A = (d_n + l_n) - (d_n + l_n).$$

Общие данные. Глаз навозника лесного (*G. stercorosus*), которого использовали в большинстве опытов, состоит из полутора тысяч омматидиев диаметром 30 мкм. Угол разворота смежных омматидиев ($\Delta\phi$) в горизонтальном ряду равен в среднем 3° . Поле зрения одного глаза по горизонтали простирается на 120° кзади от медиальной линии. Ширина сектора бинокулярного зрения равна 35° .

ОМР мы наблюдали в диапазоне скоростей 0,5—5500 град/сек. Критическая частота слития мельканий — около 100 сек^{-1} . Зависимость силы ОМР от длины волны растра (λ) и от угловой скорости (ω) соответствует известным закономерностям: кривая силы реакции в зависимости от любого из этих аргументов имеет колоколообразную форму. Оптимальная частота контраста 3—5 сек^{-1} .

Реакция при постоянной частоте контраста 3,1 сек^{-1} (рис. 1) не совпадает с модельными кривыми, рассчитанными по модели Рейхарда при

разных значениях полуширины поля зрения (α) (McCann, McGinitie, 1965);

$$R = k \left[\exp \left\{ - \frac{\pi^2}{4 \ln 2} \left(\frac{\alpha}{\lambda} \right)^2 \right\} \right]^2 \cdot \sin \frac{2\pi \Delta \varphi}{\lambda}$$

Полуширина модельных кривых составляет 0,7—0,8 логарифмической единицы. Полуширина кривой реакции при освещенности 100 лк го-

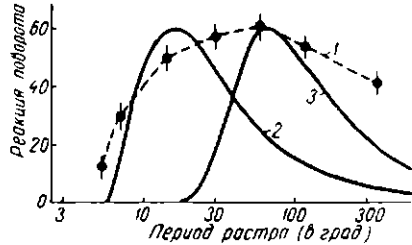


Рис. 1. Сопоставление кривой силы оптомоторной реакции навозчика лесного с модельными кривыми:

1 — кривая силы оптомоторной реакции навозчика лесного при постоянной частоте контраста; 2 — модельная кривая для $\alpha=3^\circ$; 3 — модельная кривая для $\alpha=18^\circ$. Вертикальная риска — доверительный интервал для $P_0=5\%$.

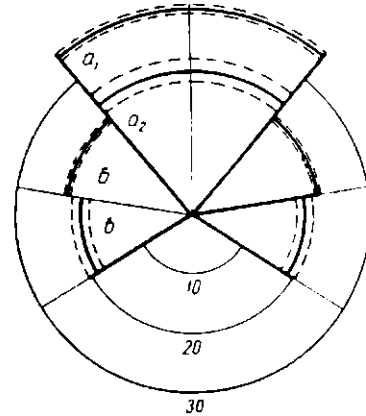


Рис. 2. Оптомоторная реакция при стимуляции секторов поля зрения:

a_1 и a_2 — переднего; b — среднего; b — заднего. Цифровые обозначения — масштаб оптомоторной реакции; пунктир — доверительные границы для $P_0=5\%$.

раздо больше: 1,9 лог. ед. При освещении слабым красным светом ОМР ослабевает вдвое и полуширина кривой уменьшается до 0,9 лог. ед. Положение максимума ОМР соответствует модельным кривым с α равной 12—18°.

Чувствительность отдельных секторов глаза. Жука помещали внутрь одной из цилиндрических масок, открывавших ему для обзора сектора: а) впереди — по 40° влево и вправо от медиальной плоскости, б) сбоку — с границами 40—80° или в) сзади — с границами 80—120° по обе стороны от медиальной плоскости. Общая ширина секторов в каждой маске равна 80°. Предъявлялся растр с периодом 45°, вращающийся со скоростью 190 град/сек.

Как видно из диаграммы (рис. 2), реакция в боковом и заднем секторах одинакова, а в переднем секторе (a_1) в 1,75 раза больше. В переднем секторе жук просматривает каждым глазом не только 40°-ный участок с ипсилатеральной стороны от медиальной плоскости, но и часть секторов с контралатеральной стороны. Суммарная ширина поля обзора оказывается на 45% больше 80°. Если на голову жука прикрепить флажок из черной бумаги, закрывающий обзор с контралатеральной стороны, то реакция (a_2) уменьшается почти до уровня, наблюдавшегося в среднем и заднем секторах.

Реакция при стимуляции одного глаза. Внутри оптомоторного барабана вводится неподвижный цилиндр (белый, черный или с таким же растром, как на барабане), закрывающий поле зрения левого глаза целиком и правого — частично. Предъявлялись различные растры и скорости движения. Результаты приведены в таблице. При введении черной маски реакция составляет 35—45% нормальной, реакция с белой маской несущественно слабее, чем с черной. Реакция с растровой маской существенно ниже (на 27—40%), чем реакция с черной маской.

В отдельных сериях опытов с черной маской асимметрия была существенной. У отдельных особей четко выражена тенденция к повороту в сторону маски. При введении белой или растровой маски асимметрия не наблюдается. При разрушении одного глаза реакция ослабевает вдвое.

Зависимость реакции от знака контраста. Фотографическим способом был изготовлен оптический клин — лента с постепенным переходом от черной к белой окраске. Лента была свернута в цилиндр и помещена внутрь барабана. В зависимости от положения оптического клина и от направления вращения барабана (скорость 190 град/сек) перед насекомым двигался резко темный край, а затем светлеющая лента либо резко светлый край и после него — постепенно темнеющая лента. Из 20 опытов в 16 реакция на движение темного края была сильнее. Среднее значение R для движения темного края равно 16,1, для движения светлого края — 12,0 ($t=2,4$; $P_0 < 5\%$).

Реакция на движение наклонного растра. Предъявлялись наклонные черно-белые растры с периодом 120° . Границы черных и белых полос наклонены к вертикали под углом $0-60^\circ$. При наклоне до 50° реакция совершенно не изменяется, и только при наклоне полос растра на 60° она ослабевает на 18%.

Параллельное движение перед обоими глазами. Жука помещали между двумя дисками диаметром 60 см, вращавшимися на общей горизонтальной оси. На дисках были укреплены растры из 40 черно-белых секторов. Расстояние от жука до плоскостей дисков составляло 10 см, до оси — 25 см. Движение жуков было практически прямолинейным; на него не влияли ни скорость, ни направление движения дисков.

Полученные данные можно сопоставить со свойствами зрительных интернейронов, управляющих ОМР. У хрущей эти нейроны образуют две системы волокон. Одни клетки возбуждаются при каудальных движениях перед ипсилатеральным глазом, другие — при ростральных. Обратные направления движения вызывают торможение. Рецептивное поле клеток первой системы, более подробно изученное нами, может охватывать оба глаза. Возбуждающие направления перед обоими глазами противоположны, что обеспечивает специфическую чувствительность к повороту оптического окружения. ОМР жуков-навозников соответствует такому характеру организации рецептивных полей. Каждый глаз выделяет движение в обоих направлениях и обеспечивает половину команды поворота. Хотя в литературе отмечалось, что ОМР определяется в основном латеральной частью глаза (Tönner, 1938; Kunze, 1963; Korte, 1966), мы обнаружили у пластинчатоусых жуков практически одинаковую чувствительность к движениям в переднем, среднем и заднем секторах поля зрения, включая и ту часть глаза, которая просматривает пространство с контралатеральной стороны.

При эквивалентности влияния обоих глаз дирекционно-чувствительный * нейрон не различает, перед каким глазом происходит движение. Если стимуляция обоих глаз симметрична, то реакция нейрона при движении стимулов в каудальном и в ростральном направлении одинакова. Симметричное смещение ландшафта в экваториальном поясе поля зрения не влияет и на движение жука, даже если ему предъявляется видимый «задний ход».

Введение черной маски, закрывающей поле зрения одного глаза, а в особенности закраска одного глаза (Tönner, 1938; Tirala, 1923; Carthy, 1958; Buddenbrock, Möller-Racke, 1954) вызывает поворот в сторону

* Чувствительный к направленному движению.

№ опыта	Стимул	n	Оптомоторная реакция при	
			Асимметрия	
			без маски	черной
1	Вращение	15	$8,00 \pm 4,90$	$15,00 \pm 2,10$
2	Покой	9	$1,00 \pm 0,95$	$2,00 \pm 0,55$
3	Вращение	45	$-1,21 \pm 0,85$	$2,34 \pm 0,60$
4	Покой	45	$0,42 \pm 0,15$	$0,15 \pm 0,18$
5	Вращение	51	$0,50 \pm 1,80$	$1,30 \pm 1,60$
6	Покой	51	$0,29 \pm 0,22$	$0,96 \pm 0,29$

Примечание. Опыты 1 и 2, 3 и 4, 5 и 6 проводились одновременно. Стимул в

незрячего глаза при неподвижном оптическом окружении, и эта тенденция к повороту может значительно возрасти при возбуждении ОМР. Асимметричность реакции по-разному выражена у отдельных особей и зависит, вероятно, от состояния насекомого. Очевидно, ОМР может комбинироваться с фототаксисом. Интересно, что ОМР при введении растровой маски слабее, чем при черной маске. В первом случае жук, двигая головой, имеет возможность фиксировать неподвижный растр.

Реакция на движение темного края у навозников сильнее, чем на движение светлого края. Это противоречит как свойствам дирекционно-чувствительных нейронов (у хрущей они почти не чувствительны к знаку контраста), так и модели Рейхарда. (Разложения функции яркости кругового оптического клина в тригонометрические ряды при различных ориентациях клина различаются только знаками коэффициентов у членов с синусами. По модели Рейхарда, реакция на движение любого рисунка, представленная в виде суммы реакций на его гармонические компоненты, не зависит от знаков указанных коэффициентов). Причины этого нами не выяснены.

Установлено существование у насекомых детектора вертикального края. Оpozнание вертикальной полосы нарушается при ее отклонении на $10-20^\circ$ (Voss, 1967; Wehner, Lindauer, 1966). Детектор со столь острой настройкой может быть основан на рецептивных полях типа полей Хьюбеля. Нейроны, управляющие ОМР, не различают наклона полос. Очевидно, в их рецептивных полях не происходит дополнительного суммирования по вертикалям.

При симметричной стимуляции глаз система управления ОМР не различает направления движения. Однако установлено, что у насекомых зрение играет определенную роль в оценке направления и скорости полета (Hegan, Lindauer, 1963; Schneider, 1966). Определение скорости тоже должно быть основано на работе дирекционно-чувствительных нейронов, но организация бинокулярного рецептивного поля должна быть иной, чем в системе управления ОМР.

ЛИТЕРАТУРА

- Рейхард В. 1964. Автокорреляция как принцип оценки сенсорной информации центральной нервной системой. Теория связи в сенсорных системах. Изд-во «Мир».
- Buddenbrock W., Möller-Racke J. 1954. Untersuchungen über die Optomotorik bei den Kornkäfern, Zool. Jb., Bd. 65, H. 2.
- Carthy J. D. 1958. An introduction to the behaviour of the invertebrates. London.
- Hassenstein B., Reichardt W. 1956. Systemtheoretische Analyse der Zeit-, Reihenfolgen- und Vorzeichenbewertung bei der Bewegungspertzeption des Rüsselkäfers *Chlorophanus*. Z. Naturforsch., Bd. 11b.

СТИМУЛЯЦИИ ОДНОГО ГЛАЗА		Реакция			
с маской		без маски	с маской		
белой	растровой		черной	белой	растровой
—	—	69,5	26,7	—	—
—	—	—	—	—	—
0,25±0,47	-0,10±0,50	14,2	6,6	6,4	4,8
0,29±0,17	0,55±0,23	—	—	—	—
2,40±1,40	0,60±1,20	61,5	21,3	18,8	16,8
0,43±0,24	0,28±0,20	—	—	—	—

опыте 3— λ 14,4°, ω 4,5 град./сек; в опыте 5— λ 30°, ω 36 град./сек.

- Heran H., Lindauer M. 1963. Windkompensation und Seitenwindkorrektur beim Flug über Wasser. *Z. vergl. Physiol.*, Bd. 47, H. 1.
- Korte R. 1966. Untersuchungen zum Sehvermögen einiger Dekapoden, insbesondere von *Uca tangeri*. *Z. Morphol. u. Ökol. Tiere*, Bd. 58, H. 1.
- Kunze P. 1963. Der Einfluß der Größe bewegter Felder auf den optokinetischen Augenieltstagnismus der Winkelkrabbe. *Ergebn. Biol.*, Bd. 26.
- McCann G. D., McGinitie G. F. 1965. Optomotor response studies of insect vision. *Proc. Roy. Soc. B.*, v. 163, № 992.
- Schneider P. 1966. Vergleichende Untersuchung zur Steuerung der Fluggeschwindigkeit bei *Calliphora vicina*. *Z. wiss. Zool.*, Bd. 173, H. 1—2.
- Tirala L. 1923. Die Form als Reiz. *Zool. Jb. Allg. Zool. Physiol.*, Bd. 39.
- Tönnner F. 1938. Halsreflexe und Bewegungssehen bei Arthropoden. *Z. vergl. Physiol.*, Bd. 25, H. 4.
- Varjú D. 1959. Optomotorische Reaktionen auf die Bewegung periodischer Helligkeitsmuster. *Z. Naturforsch.*, Bd. 14b.
- Voss C. 1967. Über des Formensehen der roten Waldameise. *Z. vergl. Physiol.*, Bd. 55, H. 3.
- Wehner E., Lindauer M. 1966. Zur Physiologie des Formensehens bei der Honigbiene. *Z. vergl. Physiol.*, Bd. 52, H. 2.

Поступила 21.I 1969 г.

OPTOMOTOR RESPONSE IN BEETLES *GEOTRUPES* (COLEOPTERA, SCARABAEIDAE)

L. I. Frantsevich, P. A. Mokrushov, A. V. Suprunovich, L. A. Yushina

(Institute of Zoology, Academy of Sciences, Ukrainian SSR)

Summary

The optomotor response (OMR) was measured by the modified method of Hassenstein. The OMR was observed at angular velocities of 0.5—5500° per. sec. The optimal frequency of contrast was 3—5 sec^{-1} . The sensitivity to rotating patterns was similar in frontal, middle, and hind parts of an eye. Every eye ensures a half of the turning command. With one eye shuttered by a white or striped mask, an animal responded symmetrically to both directions of rotation. If one eye was blinded or shuttered with a black mask, the negative phototaxis could be added to OMR. The response to inclined stripes (10—50°) is the same as that to vertical stripes, so the detector of the vertical edge is not included in the control system of OMR. When presented with a rotating optic cline the animal responded stronger to the sharp dark edge, than to the light one. An insect, placed between two parallel striped discs, did not response to the direction of their apparent movement: backward or forward — if the stimuli from both sides are equivalent.