

## ЗРИТЕЛЬНЫЕ СТИМУЛЫ В ПОВЕДЕНИИ СТРЕКОЗ

### 1. ОХОТА И ПОСАДКА У СТРЕКОЗЫ ЧЕТЫРЕХПЯТНИСТОЙ

(*LIBELLULA QUADRIMACULATA* L.)

П. А. Мокрушов

(Институт зоологии АН УССР)

Известно, что многие акты поведения животных вызываются простыми внешними стимулами — релизерами (Тинберген, 1969). В последние годы электрофизиологам удалось обнаружить системы нейронов, выделяющих в сенсорном окружении животного те или иные специфические признаки. Так, в зрительном анализаторе лягушки есть детекторы контраста, выпуклого края (небольшого темного пятна), движущегося края, затемнения (Леттвин и др., 1963). В ряде случаев детекторы можно рассматривать как клеточные механизмы обнаружения релизеров. При изучении детектора выпуклого края у лягушки удалось показать замечательное соответствие свойств нейрона и особенностей поведения животного при обнаружении добычи (Пигарев, Зенкин, 1970). Детекторы с аналогичными функциями были описаны также у жуки и стрекозы (Зенкин, Пигарев, 1969а).

Роль детектора в анализе зрительной информации можно ясно представить при сочетании электрофизиологических исследований с поведенческими экспериментами. Нами изучены некоторые реакции стрекоз, управляемые зрением. Наряду со сложными актами зрительного анализа (опознавание брачного партнера, запоминание и охрана территории) у стрекоз существуют простые реакции (преследование добычи, выбор места для посадки), позволяющие предполагать работу определенных детекторов. Мы стремились определить оптимальные стимулы, вызывающие две последние реакции у взрослых стрекоз четырехпятнистых (*Libellula quadrimaculata* L.).

### Методика

Опыты по выбору места для посадки ставили во время массового лёта стрекоз четырехпятнистых в окрестностях Киева в мае — июне 1970 г. на болоте, привлекавшем тысячи самцов в поисках самок. Для отдыха стрекозы садились на ветки и траву. Мы «предлагали» им для посадки серии палочек и других объектов (моделей) различной формы, размера и окраски. Модели каждой серии периодически меняли местами, чтобы устранить влияние таких факторов, как преимущественное направление полета, направление и сила ветра, наличие местных предметов, положение солнца и береговой линии. Опыты по обнаружению и преследованию добычи проводили на опушке леса, где охотились самки и самцы. Моделями служили белые, серебристые и черные шарики разных размеров, подвешенные к удилице на вольфрамовой проволоке (диаметр 100 мкм) или укрепленные на проволоке, натянутой в специальной раме. Во избежание влияния смены погодных условий или освещенности, мы старались предъявлять серии моделей одновременно. Если сделать это было невозможно, то модели предъявляли поочередно —

каждая в течение 5 мин. Всего было учтено 3334 посадки и 1610 бросков на модели. В проведении опытов участвовали студенты В. Чайка и В. Золотов.

### Результаты

Обнаружение и преследование добычи. Стрекозы преследуют как темные объекты — насекомых на фоне неба, кусочки темной бумаги (Tigala, 1923), так и светлые — освещенных солнцем насекомых на фоне листвы, мелкие блестящие предметы, пушинки. Они бросаются и на белые, и на черные шарики, выделяющиеся на контрасти-

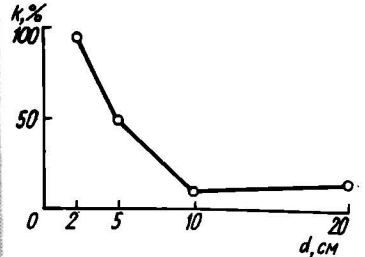
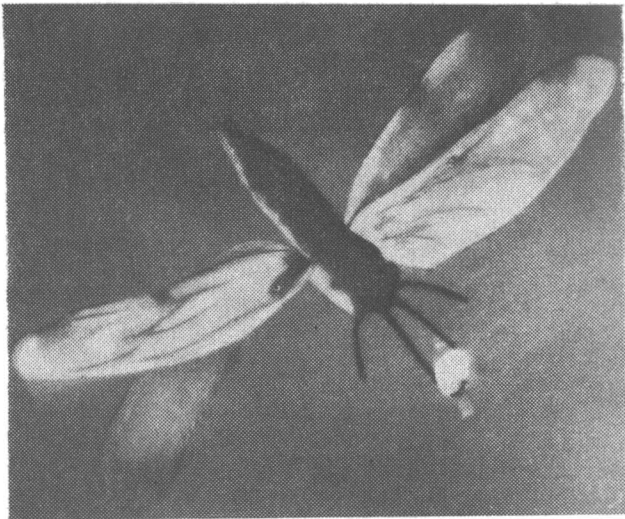


Рис. 2. Реакция стрекоз на двойные цели:

$d$  — расстояние между элементами цели;  $k$  — отношение числа бросков на двойную цель к таковому на эталон.



Рис. 1. Нападение стрекозы на модель жертвы

рующем фоне (рис. 1). При одновременном предъявлении белого и черного шариков, расположенных в 5 см один под другим, стрекозы в 80% случаев захватывают нижний шарик, независимо от его цвета. Очевидно, любой шарик при полете снизу (а именно так стрекозы бросались на шарик в наших опытах) представляется им темным. Стрекозы замечают цели, движущиеся в верхне-переднем и верхне-боковом секторах поля зрения. Они бросаются на цель, в каком бы направлении та ни двигалась, но чаще всего — на цель, поднимающуюся над силуэтами деревьев. Наибольшая угловая скорость движения целей мимо стрекозы 400 град/сек; минимальные угловые размеры цели, при которых она может быть обнаружена, около 5'. Приводим зависимость реакции преследования от размеров цели.

|                                       |     |     |     |      |
|---------------------------------------|-----|-----|-----|------|
| Размер цели, мм                       | 1,5 | 3   | 6   | 12   |
| Продолжительность учета, мин.         | 40  | 50  | 50  | 45   |
| Число бросков в минуту                | 6,8 | 5,2 | 3,3 | 0,44 |
| Максимальная дальность обнаружения, м | 1   | 1,5 | 3   | —    |

Двойные цели — серебристые шарики диаметром 1,5 мм на расстоянии 0—20 мм друг от друга — предъявляли одновременно с эталоном — двумя склеенными шариками. Расстояние от эталона до двойной цели составляло 30 см по горизонтали. Результаты опыта показаны на рис. 2. При предъявлении трех шариков диаметром 3 мм, подвешенных на вертикальной проволоке в 2—5 см друг под другом, 71% нападений (83 из 117) совершается на нижний шарик, 21% — на верхний и только 8% — на средний.

Посадка для отдыха. Как распределялись посадки на рейках диаметром около 5—7 мм, выступающих над водой на 1,5 м, показано на рис. 3. Максимальное количество посадок было зарегистрировано на высоте 40—60 см, что соответствует преимущественной высоте

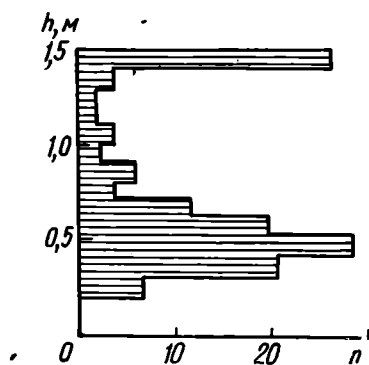


Рис. 3. Распределение уровней посадок на вертикальную рейку:  $n$  — количество посадок;  $h$  — высота над водой.

Таблица 1  
Посадка стрекоз на вертикальные и наклонные палочки

| Угол между вертикальной и косою палочками, град. | Количество посадок на палочку |           | Отношение К/В |
|--|-------------------------------|-----------|---------------|
|  | вертикальную (В)              | косою (К) |               |
| 10   | 34                            | 35        | 1,03          |
| 20   | 45                            | 43        | 0,96          |
| 30   | 71                            | 25        | 0,35          |
| 40   | 55                            | 31        | 0,56          |
| 50   | 61                            | 41        | 0,67          |
| 60   | 45                            | 27        | 0,60          |
| 70   | 55                            | 51        | 0,93          |

полета стрекоз над водой. Поэтому в остальных опытах высота модели не превышала 0,5 м. Если предъявляли одинаковое количество белых и черных палочек, то на белые палочки совершалось 77% посадок (202 из 262). Особенно привлекает стрекоз светлая вершина палочки. В опытах с полосатыми черно-белыми палочками стрекозы выбирали

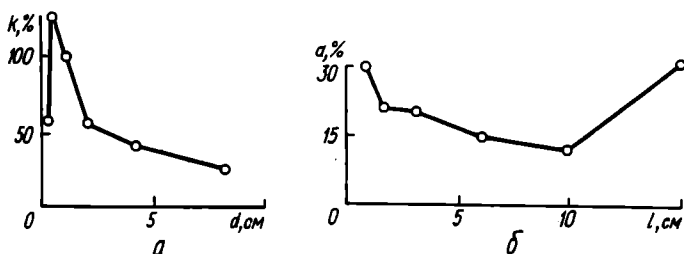


Рис. 4. Реакция стрекоз при посадке:

$a$  — на белые диски;  $b$  — на тройки вертикальных палочек;  $d$  — диаметр диска;  $k$  — отношение числа посадок на данный диск к таковому на диск диаметром 1 см;  $l$  — расстояние между палочками;  $a$  — относительное количество посадок на среднюю палочку.

модели с белой верхушкой вдвое чаще, чем с черной. На рис. 4 показана зависимость реакции посадки на белый диск от его размеров. На большой диск стрекоза садится с краю. Характер рисунка на диске не оказывает значительного влияния на выбор места для посадки. При равной площади прямоугольной белой верхушки (1 см<sup>2</sup>) фигуры с разным соотношением сторон (1:1, 1:2, 1:4, 1:11, 1:25, 1:100) привлекли примерно одинаковое количество насекомых: соответственно 21, 31, 22, 17, 17, 12. ( $\chi^2 = 10,4$ ;  $P_0 > 5\%$ ).

В табл. 1 показано, как распределяются посадки стрекоз на пары белых палочек, одна из которых установлена вертикально, а вторая — под углом к ней. При углах 30—60° распределение посадок существенно отличается от случайного. При предъявлении вертикальных светлых

палочек, возвышающихся над длинной горизонтальной рейкой на 1, 2, 4, 8 и 10 см 81 из 88 посадок совершена на две последние модели.

В табл. 2 учтены посадки стрекоз на вертикальные палочки с набитыми поперечинами. Размер поперечин был равен расстоянию между ними. Верхняя была набита на верхушку или оставляла верхушку свободной. Контролем служили две «чистые» палочки.

Таблица 2

Посадка стрекоз на вертикальные модели с поперечинами, пересекающими основную линию

| Размер поперечины, см | Число посадок на модели |                      |       |
|-----------------------|-------------------------|----------------------|-------|
|                       | с открытой верхушкой    | с закрытой верхушкой | всего |
| 2,5                   | 61                      | 66                   | 127   |
| 5,0                   | 61                      | 40                   | 101   |
| 10                    | 86                      | 45                   | 131   |
| Контроль              | —                       | —                    | 174   |

При предъявлении вертикальных полосатых палочек с черным верхом и горизонтальных полосатых палочек стрекозы на модели с шириной полос 2, 5, 10, 20 и 50 мм совершили соответственно 35, 44, 27, 19 и 43 посадки. Если предъявлять три вертикальные палочки, доля посадок на среднюю из них изменялась в зависимости от расстояния между элементами модели (рис. 4).

### Обсуждение

Детектор движущегося пятна был описан Г. М. Зенкиным, И. Н. Пигаревым (1969а) у коромысла зеленого (*Aeschna viridis* Ev.) и желтой стрекозы (*Simpetrum flaveolum* L.). Он реагирует на движение темного или светлого пятна диаметром 1—6° через рецептивное поле в любом направлении. Детектор не отвечает на движение крупных объектов и изменение общей освещенности и отличается очень быстрым привыканием. Эти свойства хорошо соответствуют особенностям визуальных стимулов, вызывающих атаку стрекозы четырехпятнистой на добычу. При охоте стрекоза безразлична к знаку контраста жертвы и фона. Большую часть времени преследования цель сохраняет меньшие угловые размеры, чем угол разворота дорсальных омматидиев (1°, по Pritchard, 1966). Даже в момент захвата (рис. 1) угловые размеры цели обычно не превышают 5—10°. Очень редко стрекозы нападают на модель большого размера, а в природе — на крупных насекомых (бабочки, стрекозы других видов, но меньших размеров и т. п.).

По данным о пороговой контрастной чувствительности сетчатки насекомых (1%, Мазохин-Поршняков, 1965) и об индикатрисе светопропускания дорсального омматидия у стрекоз рода *Libellula* (полуширина 1,5°, Horridge, 1969) можно определить минимальный размер черной цели, уменьшающей световой поток в омматидий на 1% — он равен 12% полуширины для индикатрисы, имеющей вид двумерной Гауссовой функции (расчет выполнен Л. И. Францевичем), или 10' для объекта нашего исследования. Фотометрические измерения показывают, что в синих лучах (дорсальные омматидии взрослых стрекоз синечувствительны: Ruck, 1965; Horridge, 1969) белая или серебристая цель оказывается вдвое ярче неба, в пять раз ярче освещенной листы и в десятки раз ярче затененной листы. Пороговые угловые размеры белой цели поэтому могут быть и меньше 10'. Оценка пороговых размеров цели хорошо соответствует данным поведенческих опытов.

Резкое предпочтение мелких целей (табл. 1) свидетельствует о существовании латерального торможения между соседними возбужденными оп — off элементами в рецептивном поле детектора, а отказ от атаки на двойную цель или на среднюю из трех предъявленных — на взаимное торможение отдаленных друг от друга возбужденных участ-

ков поля. Эти свойства вполне соответствуют свойствам аналогичного детектора у лягушки.

Зона обнаружения добычи ограничена у стрекозы четырехпятнистой дорсальной частью глаза, что отмечалось и раньше (Eхner, 1891; Pritchard, 1966). Зона обнаружения места для посадки находится в поле зрения вентральной части глаза. По-видимому, посадкой могут управлять детекторы, обнаруживающие светлый край, лежащий в медиальной плоскости. Наиболее эффективно сочетание двух светлых краев (светлая линия). Линии, представляющие косыми в большинстве ракурсов при полете (табл. 2), линии, перечеркивающие вертикаль (табл. 3), полосы, дробящие линию на части определенного размера, особенно с периодом 40 мм, тормозят действие детектора. Вероятно, в рецептивном поле детектора имеется градиент чувствительности или существует особое направленное взаимодействие между элементами, заставляющее стрекозу подлетать к верхушке модели. Перекрытие верхушки тормозящим элементом (поперечная линия в 0—5 см от верхушки, темное пятно) угнетает реакцию посадки. Единичный верхушечный элемент — минимальное светлое пятно — также может стимулировать посадку, если стрекоза его заметит. Она пытается сесть даже на очень мелкие модели, но это ей не удается из-за несоответствия размеров тела и модели. То, что стрекоза неохотно садится на большие белые диски и на среднюю палочку в тройных моделях, как и случай с детектором мелкой цели, свидетельствует о наличии процессов латерального торможения в рецептивном поле.

Следует отметить, что описанное поведение при посадке характерно для представителей сем. Libellulidae — четырехпятнистой (*Libellula quadrimaculata* L.), плоской (*L. depressa* L.), желтой (*Sympetrum flaveolum* L.), и кровавой (*S. sanguineum* Mull.) стрекоз. Самцы вида стрелка-наяда (*Erithromma najas* Hansen.) выбирают для отдыха светлые плоские поверхности тины или листьев кувшинки, а стрекозы рода коромысло (*Aeschna*) подлетают снизу к веткам деревьев.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Зенкин Г. М., Пигарев И. Н. 1969. Детекторные свойства ганглиозных клеток сетчатки щуки. Биофизика, т. XIV, в. 4.  
 Их же. 1969а. Специализированные элементы в зрительной системе стрекоз. Зоол. журн., т. XLVIII, в. 11.  
 Леттвин Дж., Матурана Г., Мак-Каллок У. и Питтс У. 1963. Что сообщает глаз лягушки мозгу лягушки. В сб.: «Электроника и кибернетика в биологии и медицине». М.-Л.  
 Мазохин-Поршняков Г. А. 1965. Зрение насекомых. М.  
 Пигарев И. Н., Зенкин Г. М. 1970. Роль детектора темного пятна сетчатки лягушки в формировании ее пищевого поведения. Журн. высш. нерв. деят., т. XX, в. 1.  
 Тинберген И. 1969. Поведение животных. М.  
 Eхner S. 1891. Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten. Leipzig.  
 Horridge G. A. 1969. Unit studies on the retina of dragonflies. Ztschr. vergl. Physiol., Bd. 62, Hf. 1.  
 Pritchard G. 1966. On the morphology of the compound eyes of dragonflies (Odonata, Anisoptera) with special reference to their roll prey capture. Proc. Roy. Ent. Soc. Lond., A 41, № 1—3.  
 Ruck R. H. 1965. The components of the visual system of a dragonfly. J. Gen. Physiol., v. 49, № 2.  
 Tirala L. 1923. Die Form als Reiz. Zool. Jahrb. Allg. Zool., Physiol., Bd. 39.

Поступила 23.XI 1970 г.

**VISUAL STIMULI IN THE BEHAVIOUR OF DRAGONFLIES**  
**I. HUNTING AND SETTLING** *LIBELLULA QUADRIMACULATA* L.

**P. A. Mokrushov**

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

*S u m m a r y*

Visual stimuli causing hunting a prey and settling response in dragonflies were studied in field tests. Models of a prey were presented on a fishing-line. Dragonflies noticed white and black targets exceeding  $5^\circ$  in size against a contrasting background. Large targets and models composed of two little targets spaced by 10–20 mm were rejected. Even in the moment of seizure the angular diameter of a target usually was less than  $5^\circ$ . Dragonflies were offered for settling by sticks of different form and pattern. Light sticks oriented in the medial plane and light dots were preferred. The lines, which cross the base-line, skew lines, concurring parallel lines, light objects inhibited the settling response.

The correspondence of the characters of optimal releasing stimuli to the detecting properties of certain visual interneurons is discussed. In receptive fields of these detectors mutual inhibition between excited sites of field is assumed.