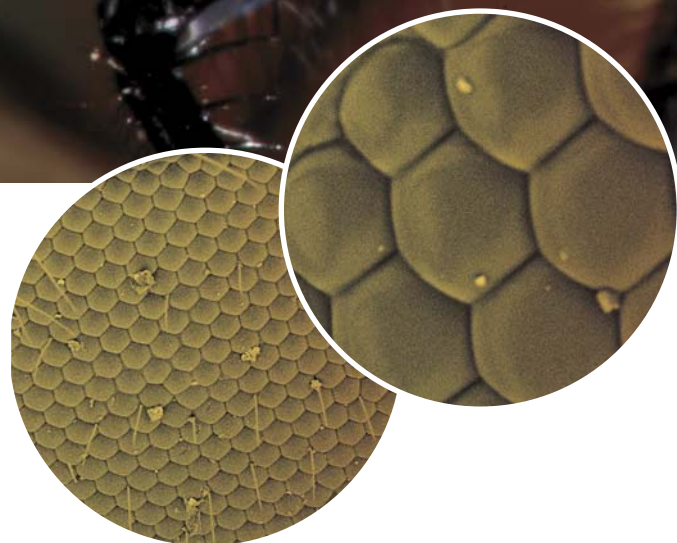


С точки зрения насекомого

В. В. ГЛУПОВ



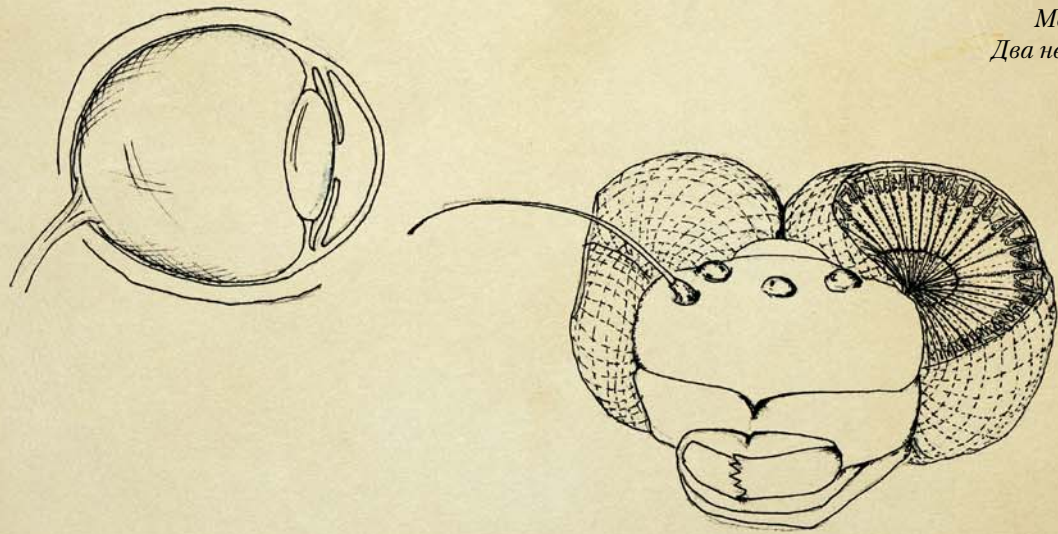
Среди насекомых наиболее развитые глаза имеют активные дневные насекомые, такие как мухи и стрекозы. Вверху – четырехпятнистая стрекоза (*Libellula quadrimaculata*) с огромными фасеточными глазами; справа – участок фасеточного глаза мухи-сильфиды из рода *Cheilosia*. Сканирующая электронная микроскопия. Фото Р. Дудко (ИСиЭЖ СО РАН, Новосибирск)

Ключевые слова: насекомые, зрение, фасеточные глаза, омматидии, оцелли, стеммы, суперпозиционные глаза, аппозиционные глаза, фоторецепторы, родопсин.
Key word: insect, vision, compound eyes, rhabdomer, ommatidia, ocelli, stemma, superposition eye, apposition eye, photoreceptors, rhodopsin

Считается, что до 90 % знаний о внешнем мире человек получает при помощи своего стереоскопического зрения. В отличие от человека, зайцы обзавелись боковым зрением, благодаря которому они могут видеть объекты, находящиеся сбоку и даже позади себя! У глубоководных рыб глаза могут занимать до половины головы, а теменной «третий глаз» миноги позволяет ей неплохо ориентироваться в воде. Змеи способны видеть только движущийся объект, а самыми зоркими в мире признаны глаза сокола-сапсана, способного выследить добычу с высоты 8 км! Но как видят мир представители самого многочисленного и разнообразного класса живых существ на Земле – насекомых? Удивительно, но наряду с позвоночными животными, которым они проигрывают только по размерам тела, именно насекомые обладают наиболее совершенным зрением и сложноустроенными глазами



ГЛУПОВ Виктор Вячеславович – доктор биологических наук, профессор, директор Института систематики и экологии животных СО РАН (Новосибирск), заведующий лабораторией патологии насекомых ИСиЭЖ СО РАН. Главный редактор «Евразийского энтомологического журнала». Автор и соавтор более 100 научных публикаций



Меркнет зрение – сила моя,
Два незримых алмазных копыта...
А. Тарковский (1983)

Трудно переоценить значение *света* (электромагнитного излучения видимого спектра) для всех обитателей нашей планеты. Солнечный свет служит основным источником энергии для фотосинтезирующих растений и бактерий, а опосредованно через них – и для всех живых организмов земной биосферы. Свет непосредственно влияет на протекание всего многообразия жизненных процессов животных, от размножения до сезонной смены окраски. И, конечно, благодаря восприятию света специальными органами чувств, животные получают значительную (а часто и большую) часть сведений об окружающем мире, могут различать форму и цвет объектов, определять движение тел, ориентироваться в пространстве и т. п.

Зрение особенно важно для животных, способных активно передвигаться в пространстве: именно с возникновением подвижных животных начал формироваться и совершенствоваться зрительный аппарат – сложнейший из всех известных сенсорных систем. К таким животным относятся позвоночные и среди беспозвоночных – головоногие моллюски и насекомые. Именно эти группы организмов могут похвалиться самыми сложноустроенными органами зрения.

Однако зрительный аппарат у этих групп значительно различается, как и восприятие образов. Считается, что насекомые в целом более примитивны по сравнению с позвоночными, не говоря уже о высшем их звене – млекопитающих, и, естественно, человеку. Но вот насколько различается их зрительное восприятие? Иными словами, намного ли отличается от нашего мир, увиденный глазами маленького создания по имени муха?

Мозаика из шестигранников

Зрительная система насекомых в принципе не отличается от таковой у других животных и состоит из периферических органов зрения, нервных структур и образований центральной нервной системы. Но что касается морфологии органов зрения, то здесь различия просто бросаются в глаза.

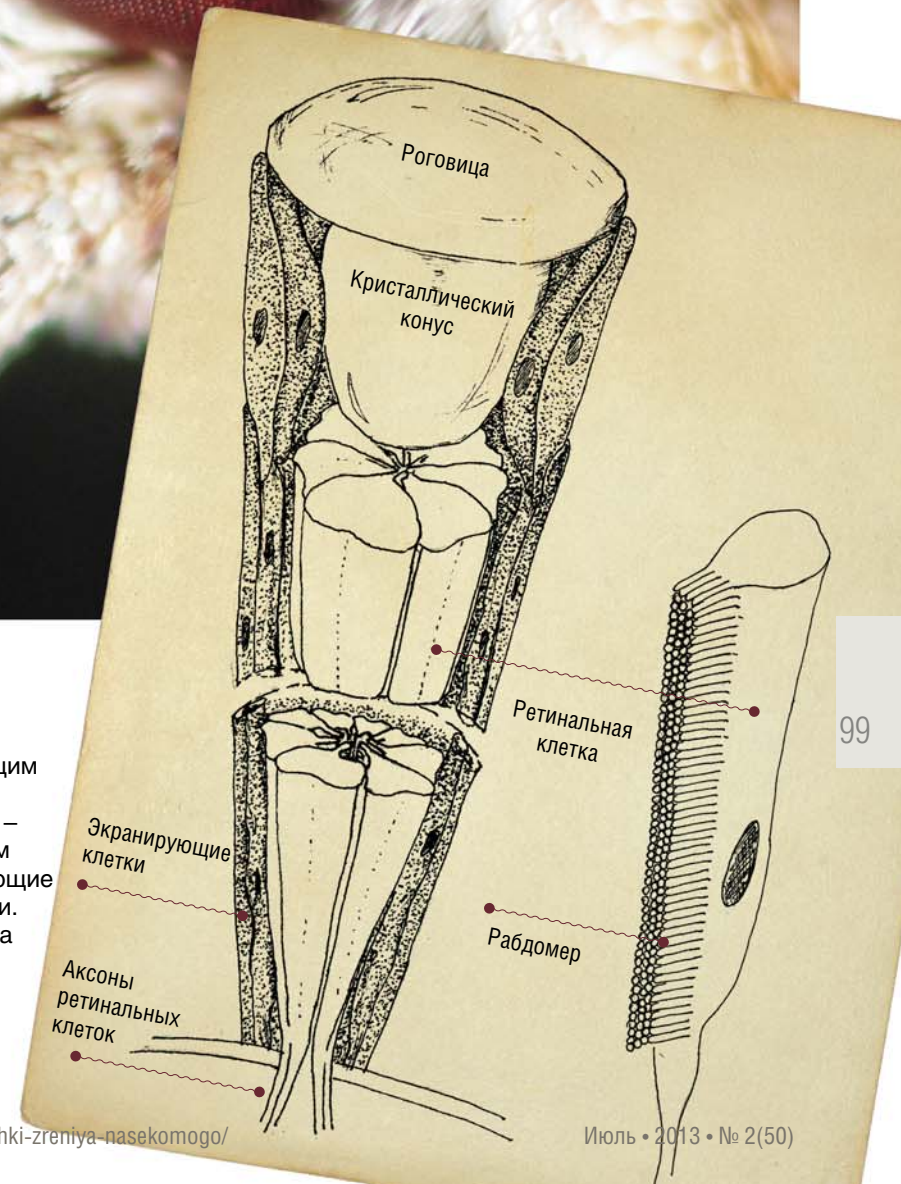
Всем знакомы сложные *фасеточные* глаза насекомых, которые встречаются у взрослых насекомых или у личинок насекомых, развивающихся с *неполным превращением*, т. е. без стадии куколки. Исключений из этого правила не так много: это блохи (отряд Siphonaptera), веерокрылые (отряд Strepsiptera), большинство чешуйниц (семейство Lepismatidae) и весь класс скрыточелюстных (Entognatha).

Фасеточный глаз по виду напоминает корзинку спелого подсолнуха: он состоит из набора фасеток (*омматидиев*) – автономных приемников светового излучения, имеющих все необходимое для регуляции светового потока и формирования изображения. Число фасеток сильно варьирует: от нескольких у щетинохвосток (отряд Thysanura) до 30 тыс. у стрекоз (отряд Aeshna). Удивительно, но число омматидиев может варьироваться даже внутри одной систематической группы: например, ряд видов жуков-жужелиц, обитающих на открытых пространствах, имеют хорошо развитые фасеточные глаза с большим количеством омматидиев, в то время как у жужелиц, обитающих под камнями, глаза сильно редуцированы и состоят из небольшого числа омматидиев.

Верхний слой омматидиев представлен роговицей (хрусталиком) – участком прозрачной кутикулы,



Сложный фасеточный глаз бабочки большой вощиной огневки (*Galleria mellonella*)



Сложный фасеточный глаз насекомого состоит из отдельных единиц – фасеток (омматидий). Каждый омматидий является многоклеточным образованием, включающим в себя диоптрические структуры (роговицу и кристаллический конус), фоторецепторы – ретинальные клетки с фоточувствительным пигментом родопсином, а также экранирующие клетки со светопоглощающими пигментами. Родопсин находится в мембране множества микроскопических трубочек-ворсинок, составляющих рабдомер.

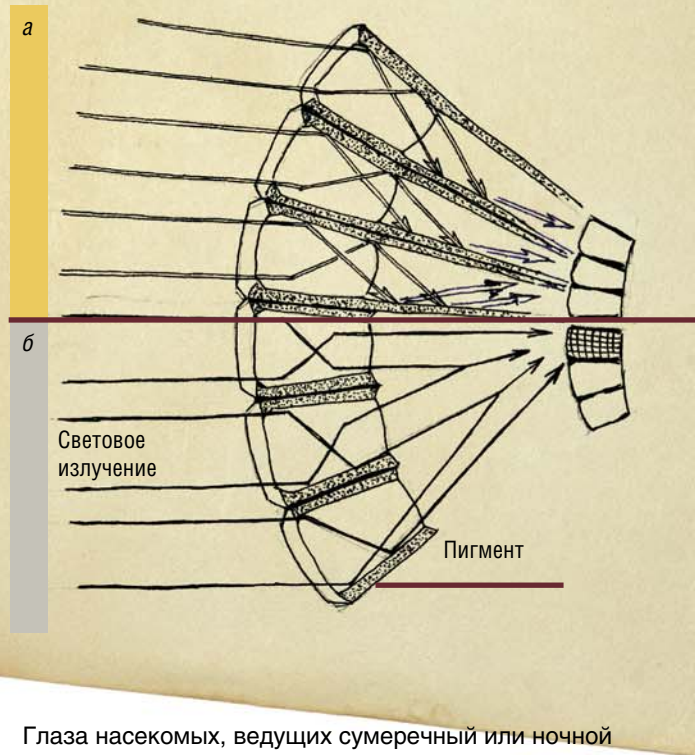
Рис. Н. Крюковой (ИСиЭЖ СО РАН, Новосибирск)

секретируемой специальными клетками, которая представляет собой своеобразную шестигранную двояковыпуклую линзу. Под роговицей у большинства насекомых располагается прозрачный кристаллический конус, структура которого может различаться у разных видов. У некоторых видов, особенно ведущих ночной образ жизни, в светопреломляющем аппарате имеются дополнительные структуры, играющие главным образом роль антибликового покрытия и увеличивающие светопропускание глаза.

Изображение, сформированное хрусталиком и кристаллическим конусом, попадает на светочувствительные *ретиальные* (зрительные) клетки, представляющие собой нейрон с коротким хвостиком-аксоном. Несколько ретиальных клеток образуют единый цилиндрический пучок – *ретинулу*. Внутри каждой такой клетки на стороне, обращенной внутрь омматидия, расположен *рабдомер* – особое образование из множества (до 75–100 тыс.) микроскопических трубочек-ворсинок, в мембране которых содержится зрительный пигмент. Как и у всех позвоночных, этим пигментом является *родопсин* – сложный окрашенный белок. Благодаря огромной площади этих мембран фоторецепторный нейрон содержит большое количество молекул родопсина (например, у плодовой мушки *Drosophila* это число превышает 100 млн!).

Рабдомеры всех зрительных клеток, объединенные в *рабдом*, и являются светочувствительными, рецепторными элементами фасеточного глаза, а все ретикулы в совокупности составляют аналог нашей сетчатки.

Светопреломляющий и светочувствительный аппарат фасетки по периметру окружают клетки с пигментами,



Глаза насекомых, ведущих сумеречный или ночной образ жизни, отличаются особыми скотопическими омматидами. В их экранирующих клетках пигменты могут мигрировать: при достаточном количестве света они распределяются равномерно (а), а при недостатке – скапливаются в верхней части клеток (б). В результате в темное время световое излучение с одного омматида может попадать на рецепторные клетки соседних омматидиев.
Рис. Н. Крюковой

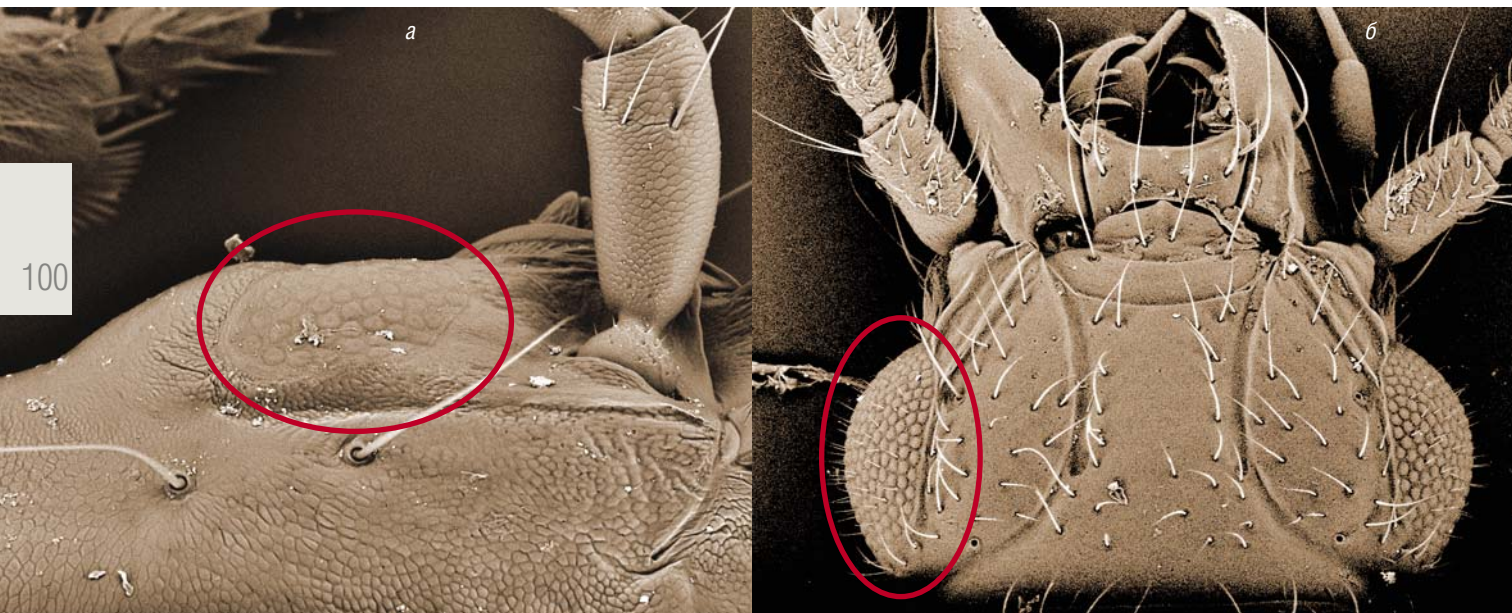


У этой мухи из рода *Helophilus* помимо больших фасеточных глаз имеется три дополнительных простых глазка (оцелли)

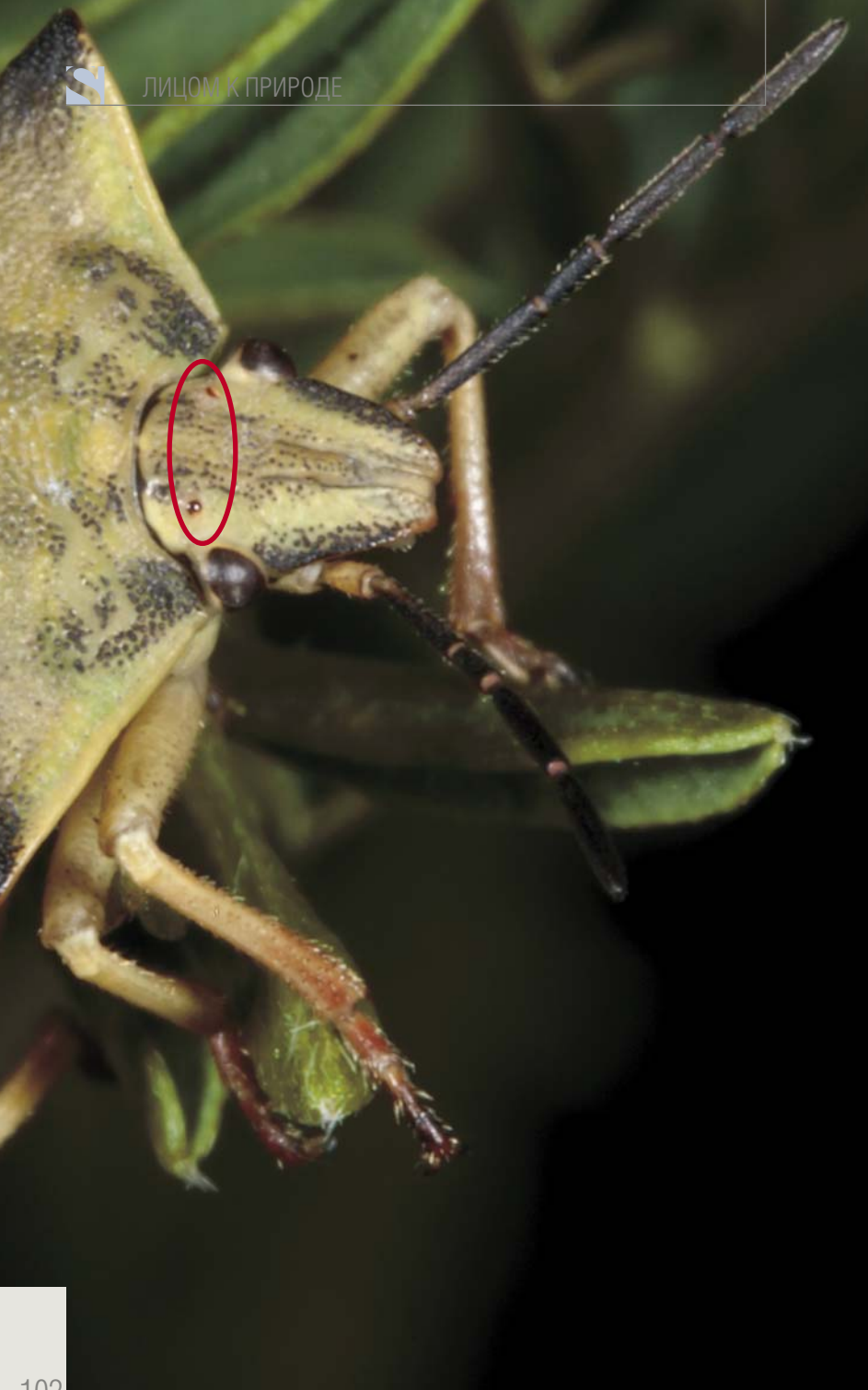
которые играют роль световой изоляции: благодаря им световой поток, преломляясь, попадает на нейроны только одного омматида. Но так устроены фасетки в так называемых *фотопических* глазах, приспособленных к яркому дневному свету.

Для видов, ведущих сумеречный или ночной образ жизни, характерны глаза другого типа – *скотопические*. Такие глаза имеют ряд приспособлений к недостаточному световому потоку, например, очень большие рабдомеры. Кроме того, в омматидах таких глаз светоизолирующие пигменты могут свободно мигрировать внутри клеток, благодаря чему световой поток может попадать на зрительные клетки соседних омматидиев. Этот феномен лежит в основе и так называемой *темновой адаптации* глаз насекомых – увеличению чувствительности глаза при недостаточном освещении.

При поглощении рабдомерами фотонов света в ретиальных клетках генерируются нервные импульсы, которые по аксонам направляются в парные зрительные доли головного мозга насекомых. В каждой зрительной



У многих насекомых, живущих в условиях низкой освещенности, глаза значительно упрощаются. Например, у жука-жужелицы вида *Amerizus teles* (а), живущего под камнями, глаза состоят из нескольких десятков фасеток, расположенных почти в одной плоскости. А жужелицы вида *Perileptus japonicus* (б), ведущие совершенно иной образ жизни, обладают выпуклыми фасеточными глазами с большим числом фасеток. Сканирующая электронная микроскопия. Фото Р. Дудко



женном» месте. И в этом смысле насекомые не отстают от позвоночных: помимо обычных фасеточных глаз у них встречаются небольшие дополнительные глазки – *оцелли*, расположенные на лобно-теменной поверхности, и *стеммы* – по бокам головы.

Оцелли имеются в основном у хорошо летающих насекомых: взрослых особей (у видов с полным превращением) и личинок (у видов с неполным превращением). Как правило, это три глазка, расположенные в виде треугольника, но иногда срединный либо два боковых могут отсутствовать. По строению оцелли сходны с омматидиями: под светопреломляющей линзой у них находится слой прозрачных клеток (аналог кристаллического конуса) и сетчатка-ретикула.

Стеммы можно обнаружить у личинок насекомых, развивающихся с полным превращением. Их число и расположение варьирует в зависимости от вида: с каждой стороны головы может располагаться от одного до тридцати глазков. У гусениц чаще встречается шесть глазков, расположенных так, что каждый из них имеет обособленное поле зрения.

В разных отрядах насекомых стеммы могут отличаться друг от друга по строению. Эти различия связаны, возможно, с их происхождением от разных морфологических структур. Так, число нейронов в одном глазке может составлять от нескольких единиц до нескольких тысяч. Естественно, это сказывается на восприятии насекомыми окружающего мира: если некоторые из них могут видеть лишь перемещение светлых и темных пятен, то другие способны распознавать размеры, форму и цвет предметов.

Как мы видим, и стеммы, и омматидии представляют собой аналоги одиночных фасеток, пусть и видоизмененные. Однако у насекомых имеются и другие «запасные» варианты. Так, некоторые личинки

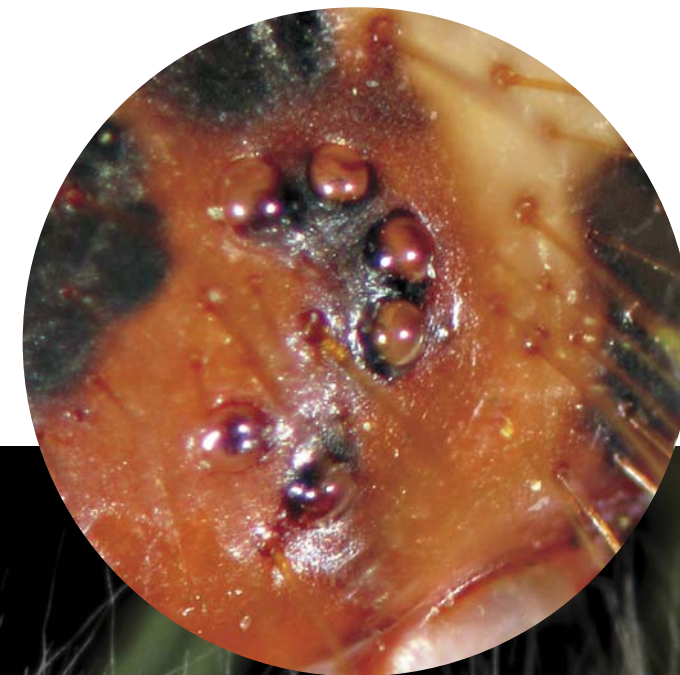
(особенно из отряда двукрылых) способны распознать свет даже при полностью затененных глазках с помощью фоточувствительных клеток, расположенных на поверхности тела. А некоторые виды бабочек имеют так называемые генитальные фоторецепторы.

Все такие фоторецепторные зоны устроены схожим образом и представляют собой скопление из нескольких нейронов под прозрачной (или полупрозрачной) кутикулой. За счет подобных дополнительных «глаз» личинки двукрылых избегают открытых пространств, а самки бабочек используют их при откладке яиц в затененных местах.

Фасеточный полярOID

На что способны сложноустроенные глаза насекомых? Как известно, у любого оптического излучения можно выделить три характеристики: *яркость*, *спектр* (длину волны) и *поляризацию* (ориентированность колебаний электромагнитной составляющей).

Наряду со сложными фасеточными глазами у насекомых встречаются и простоустроенные дополнительные глазки, аналоги одиночных фасеток. *На с. 102* – клоп рода *Carpocoris* с двумя дополнительными глазками-оцеллиями; *внизу* – гусеница коконопряда, рода *Malacosoma* с группой дополнительных глазков-стемм



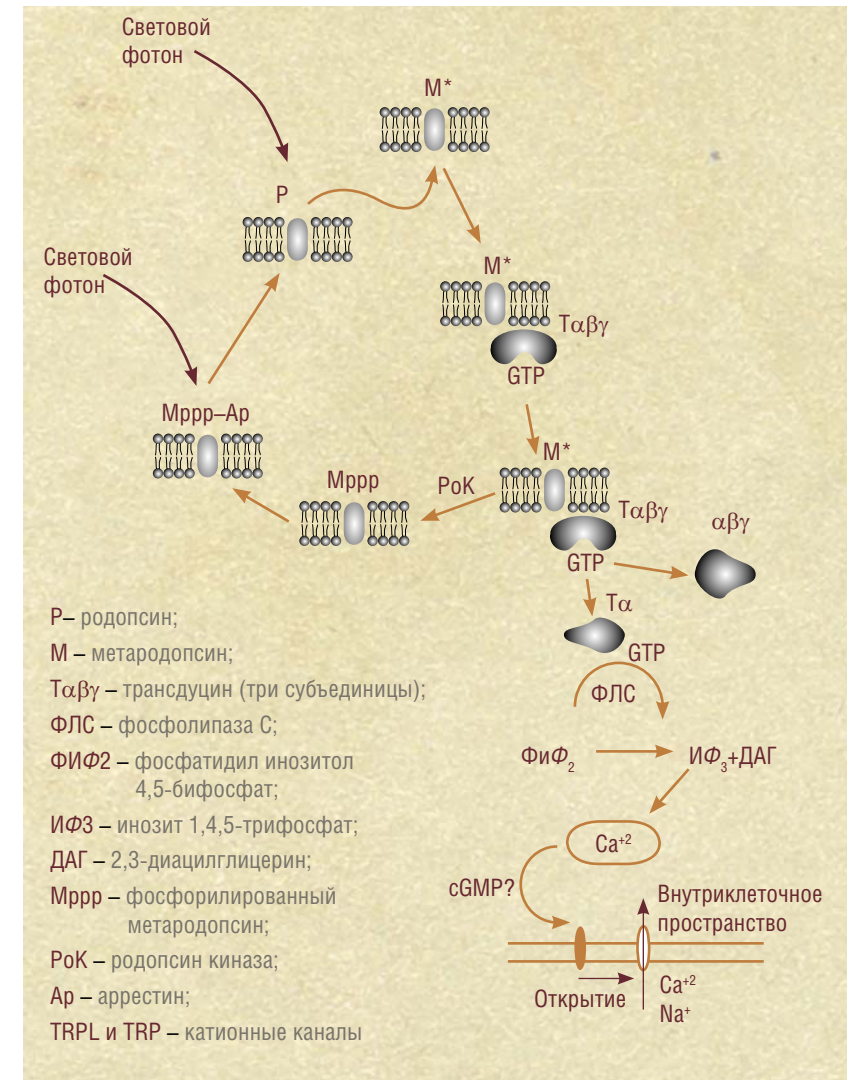
доле имеется по три ассоциативных центра, где и осуществляется переработка потока зрительной информации, одновременно идущей от множества фасеток.

От одного до тридцати

Согласно древним легендам, у людей некогда имелся «третий глаз», отвечающий за сверхчувственное восприятие. Доказательств этому нет, однако та же минога и другие животные, такие как ящерица-гаттерия и некоторые земноводные, имеют необычные светочувствительные органы в «неполо-

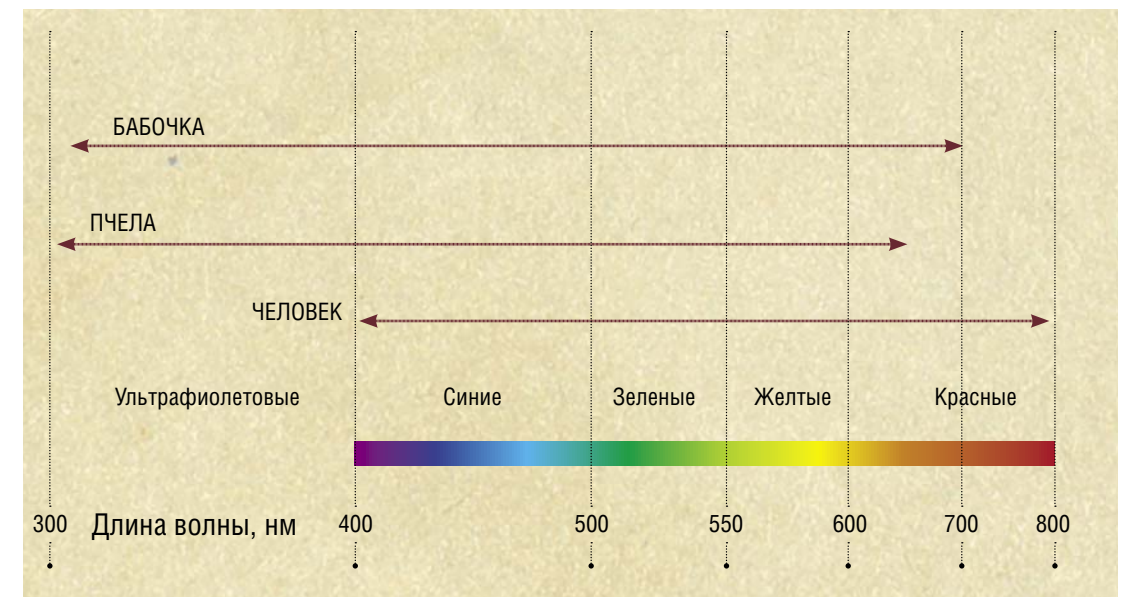


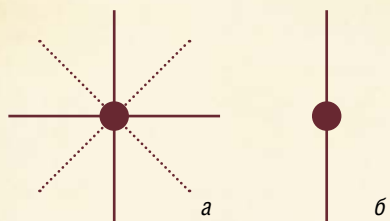
В фасеточных глазах чешуекрылых все фасетки обычно могут воспринимать как обычный, так и поляризованный свет.
На фото – бабочка-нимфалида, шашечница, из рода *Melitaea*



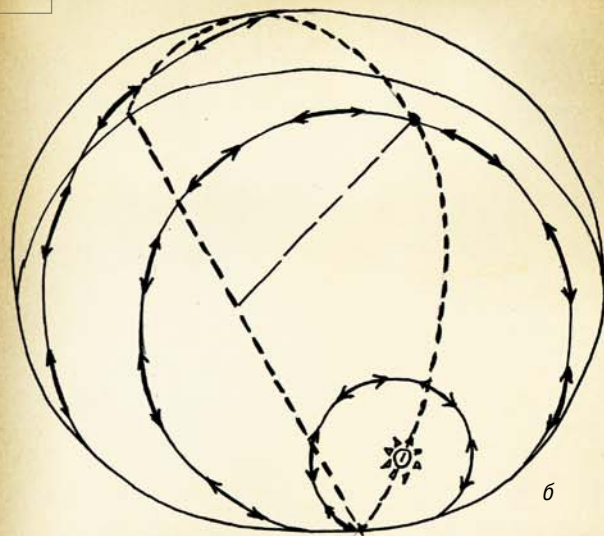
У насекомых, в отличие от позвоночных животных, молекула светочувствительного пигмента родопсина при попадании на нее фотона света не распадается, а переходит в метародопсин. За счет этого происходит активация всей сложной цепи фототрансдукции – процесса преобразования светового сигнала в электрические импульсы в фоторецепторных нейронах, лежащего в основе формирования зрительных образов. В итоге метародопсин под действием фотона восстанавливается в родопсин, т.е. для завершения полного цикла трансдукции необходимо поглощение двух фотонов света

Наиболее интенсивно на Землю падают лучи в диапазоне 300–900 нм с пиком около 500 нм. Это, по-видимому, и определило ширину спектра восприятия у многих животных, в частности, у человека (400–800 нм). У других животных могут происходить смещение или расширение как воспринимаемого спектра в целом, так и излучения определенных длин волн (цветовое зрение).
 Внизу – спектры чувствительности фоторецепторов разных организмов





В обычном неполяризованном свете (а) колебания электрической и магнитной составляющей идут в самых разных плоскостях, в поляризованном можно выделить одну плоскость колебаний (б). Феномен поляризации света, исходящего от неба (в), был открыт еще в XIX в., хотя свое теоретическое объяснение получил позже. Поляризован как отраженный, так и рассеянный свет неба, претерпевший многократное отражение от молекул газа и преломившийся в каплях воды или ледяных кристаллах



Линиями обозначены участки с одинаковой степенью поляризации; двойными стрелками – направления колебаний поляризованного света

Спектральную характеристику света насекомые используют для регистрации и распознавания объектов окружающего мира. Практически все они способны воспринимать свет в диапазоне от 300–700 нм, в том числе и недоступную для позвоночных ультрафиолетовую часть спектра.

Как правило, разные цвета воспринимаются различными областями сложного глаза насекомых. Такая «локальная» чувствительность может различаться даже в пределах одного вида в зависимости от половой принадлежности особи. Нередко в одном и том же омматидии могут находиться различные цветовые рецепторы. Так, у бабочек рода *Papilio* два фоторецептора имеют зрительный пигмент с максимумом поглощения 360, 400 или 460 нм, еще два – 520 нм, а остальные – от 520 до 600 нм (Kelber et al., 2001).

Но это далеко не все, что умеет глаз насекомого. Как упоминалось выше, в зрительных нейронах фоторецепторная мембрана микроворсинок рабдомера свернута в трубку круглого или гексагонального сечения. За счет этого часть молекул родопсина не участвуют в поглощении света из-за того, что дипольные моменты этих молекул располагаются параллельно ходу светового луча (Говардовский, Грибакин, 1975). В результате микроворсинка приобретает *дихроизм* – способность к различному поглощению света в зависимости от его поляризации. Повышению поляризационной чувствительности омматидия способствует и то, что молекулы зрительного пигмента не располагаются в мембране хаотично, как у человека, а ориентированы в одном направлении, да к тому же жестко закреплены.

Если глаз способен различить два источника света на основе их спектральных характеристик вне зависи-

мости от интенсивности излучения, можно говорить о *цветовом зрении*. Но если он делает это, фиксируя поляризационный угол, как в данном случае, мы имеем все основания говорить о *поляризационном зрении* насекомых.

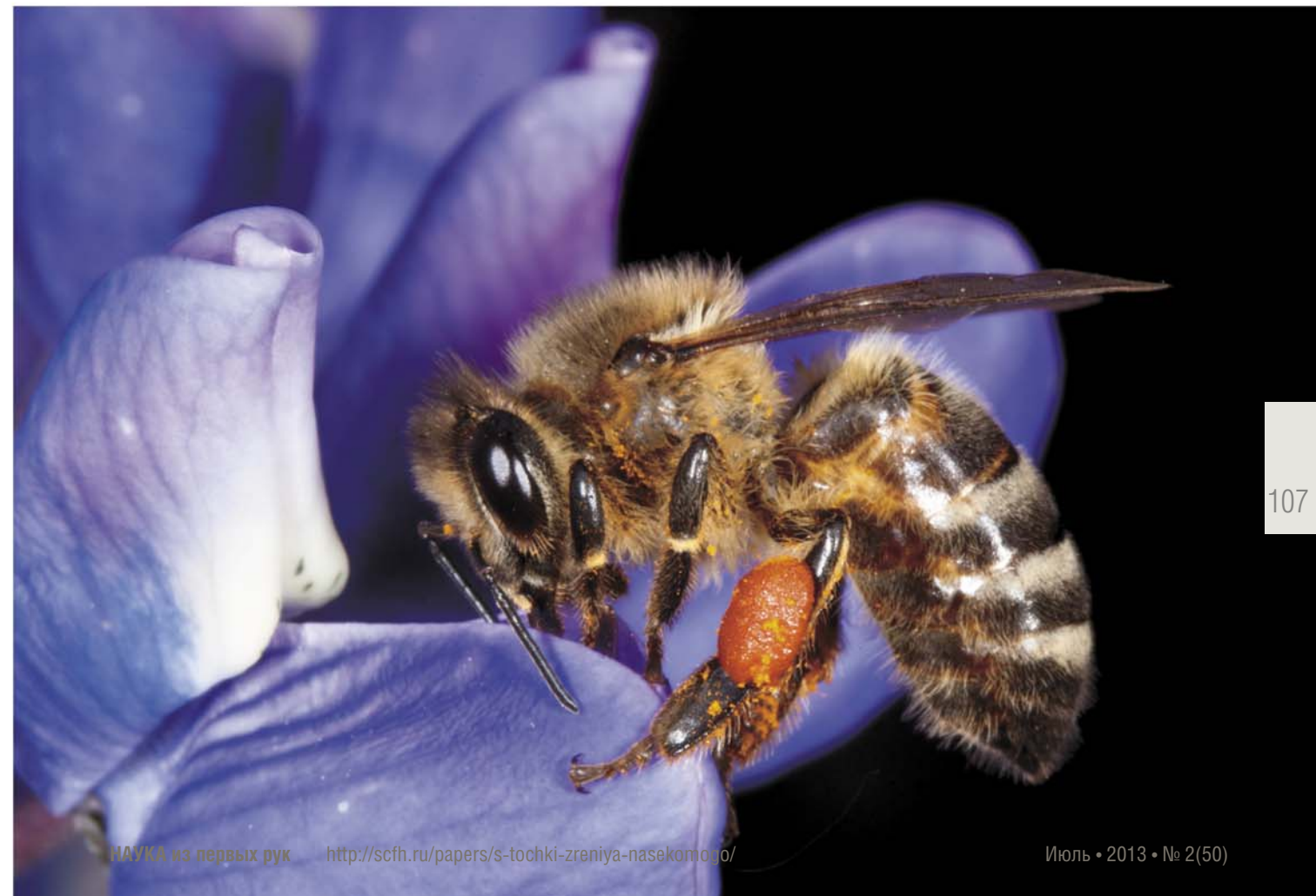
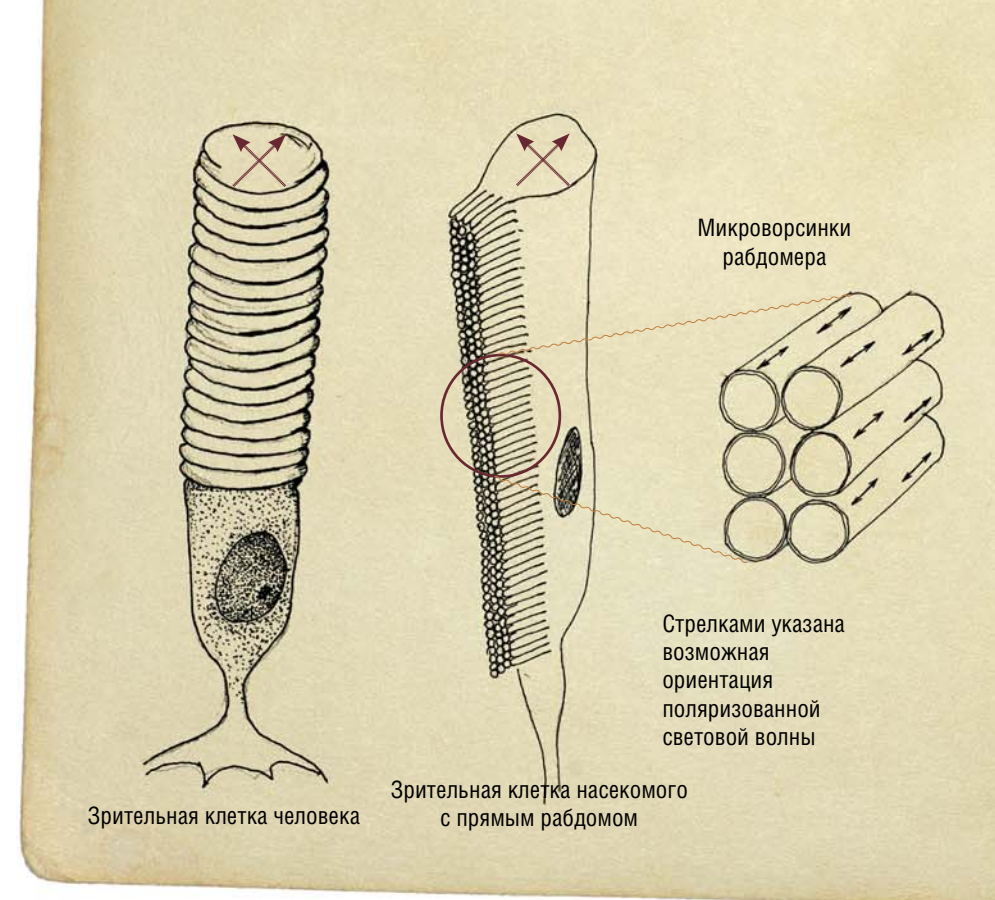
Как же воспринимают насекомые поляризованный свет? Исходя из структуры омматидия, можно предположить, что все фоторецепторы должны быть одновременно чувствительными как к определенной длине (длинам) световых волн, так и к степени поляризации света. Но в таком случае могут возникнуть серьезные проблемы – так называемое *ложное восприятие цвета*. Так, свет, отраженный с глянцевой поверхности листьев или водной глади, частично поляризуется. В этом случае мозг, анализируя данные фоторецепторов, может ошибиться в оценке интенсивности окраски либо формы отражающей поверхности.

Насекомые научились успешно справляться с подобными трудностями. Так, у ряда насекомых (в первую очередь мух и пчел) в омматидиях, воспринимающих только цвет, формируется рабдом *закрытого типа*, в котором рабдомеры не контактируют между собой. При этом у них имеются также омматидии с обычными прямыми рабдомами, чувствительные и к поляризованному свету. У пчел такие фасетки располагаются по краю глаза (Wehner, Bernard, 1993). У некоторых бабочек искажения при восприятии цвета снимаются за счет значительного искривления микроворсинок рабдомеров (Kelber et al., 2001).

У многих других насекомых, особенно у чешуекрылых, во всех омматидиях сохраняются обычные прямые рабдомы, поэтому их фоторецепторы способны одновременно воспринимать и «цветной», и поляризованный

Насекомые обладают поляризационным зрением благодаря особой структуре своих фоторецепторов. В отличие от человека, у насекомых фоточувствительные мембраны, содержащие зрительный пигмент родопсин, свернуты в трубочки. Благодаря этому они способны воспринимать свет определенной степени поляризации. В случае, если зрительные клетки в рабдоме будут свернуты или скручены, глаз потеряет способность воспринимать поляризованный свет. Рис. Н. Крюковой

Пчелы способны почти также хорошо различать поляризацию света, как его длину волны (цвет) и яркость. На фото – пчела медоносная (*Apis mellifera*) на люпине. На задних лапках видна обножка, комочек собранной насекомым цветочной пыльцы



свет. При этом каждый из этих рецепторов чувствителен лишь к определенному поляризованному углу преференции и определенной длине световой волны. Такое сложное зрительное восприятие помогает бабочкам при питании и откладке яиц (Kelber et al., 2001).

Незнакомая Земля

Можно бесконечно углубляться в особенности морфологии и биохимии глаза насекомых и все равно затруднится в ответе на такой простой и одновременно невероятно сложный вопрос: как видят насекомые?

Человеку трудно даже представить образы, возникающие в головном мозге насекомых. Но все нужно заметить, что популярная сегодня *мозаичная теория зрения*, согласно которой насекомое видит изображение в виде своеобразного пазла из шестигранников, не совсем точно отражает суть проблемы. Дело в том, что хотя каждая единичная фасетка фиксирует отдельный образ, являющийся лишь частью цельной картины, эти изображения могут перекрываться с изображениями, полученными с соседних фасеток. Поэтому изображение мира, полученное с помощью огромного глаза стрекозы, состоящего из тысяч миниатюрных камер-фасеток, и «скромного» шестифасеточного глаза муравья, будет сильно различаться.

Что касается *остроты зрения* (*разрешающей способности*, т. е. способности различать степень расчле-

ненности объектов), то у насекомых она определяется количеством фасеток, приходящихся на единицу выпуклой поверхности глаза, т. е. их угловой плотностью. В отличие от человека, глаза насекомых не обладают аккомодацией: радиус кривизны светопроводящей линзы у них не меняется. В этом смысле насекомых можно назвать близорукими: они видят тем больше деталей, чем ближе к объекту наблюдения находятся.

При этом насекомые с фасеточными глазами способны различать очень быстро движущиеся объекты, что объясняется высокой контрастностью и малой инерционностью их зрительной системы. К примеру, человек может различать лишь около двадцати вспышек в секунду, а пчела – в десять раз больше! Такое свойство жизненно важно для быстролетающих насекомых, которым нужно принимать решения непосредственно в полете.

Цветовые образы, воспринимаемые насекомыми, также могут быть гораздо сложнее и необычнее, чем у нас. К примеру, цветок, кажущийся нам белым, часто скрывает в своих лепестках множество пигментов, способных отражать ультрафиолетовый свет. И в глазах насекомых-опылителей он сверкает множеством красочных оттенков – указателей на пути к нектару.

Название этого вида равнокрылых стрекоз говорит само за себя – стрелка красноглазая (*Erythromma najas*)



Считается, что насекомые «не видят» красный цвет, который в «чистом виде» и встречается в природе чрезвычайно редко (исключение – тропические растения, опыляемые колибри). Однако цветы, окрашенные в красный цвет, часто содержат и другие пигменты, способные отражать коротковолновые излучения. А если учесть, что многие из насекомых способны воспринимать не три основных цвета, как человек, а больше (иногда до пяти!), то их зрительные образы должны представлять собой просто феерию красок.

И, наконец, «шестое чувство» насекомых – поляризованное зрение. С его помощью насекомым удается увидеть в окружающем мире то, о чем человек может получить лишь слабое представление с помощью специальных оптических фильтров. Насекомые же таким способом могут безошибочно определять местонахождение солнца на облачном небе и использовать поляризованный свет в качестве «небесного компаса». А водные насекомые в полете обнаруживают водоемы по частично поляризованному свету, отраженному от зеркала воды (Schwind, 1991). Но вот какие при этом они «видят» образы, человеку просто невозможно себе представить...

У всех, кто по той или иной причине интересуется зрением насекомых, может возникнуть вопрос: почему у них не сформировался камерный глаз, подобный человеческому глазу, со зрачком, хрусталиком и прочими приспособлениями?

На этот вопрос в свое время исчерпывающе ответил выдающийся американский физик-теоретик, Нобелевский лауреат Р. Фейнман: «Этому мешает несколько довольно интересных причин. Прежде всего, пчела слишком мала: если бы она имела глаз, похожий на наш, но соответственно уменьшенный, то размер зрачка оказался бы порядка 30 мкм, а поэтому дифракция была бы столь велика, что пчела все равно не могла бы видеть лучше. Слишком маленький глаз – это не очень хорошо. Если же такой глаз сделать достаточного размера, то он должен быть не меньше головы самой пчелы. Ценность сложного глаза в том и состоит, что он практически не занимает места – просто тоненький слой на поверхности головы. Так что, прежде чем давать советы пчеле, не забывайте, что у нее есть свои собственные проблемы!»

Поэтому неудивительно, что насекомые выбрали свой путь в зрительном познании мира. Да и нам, чтобы видеть его с точки зрения насекомых, пришлось бы, для сохранения привычной остроты зрения, обзавестись громадными фасеточными глазами. Вряд ли такое приобретение оказалось бы нам полезным с точки зрения эволюции. Каждому – свое!



Вот так мог выглядеть ваш домашний питомец, если бы позвоночные в свое время сделали выбор в пользу фасеточного глаза. Фотоколлаж автора

Литература
 Тыщенко В. П. Физиология насекомых. М.: Высшая школа, 1986, 304 С.
 Klowden M. J. Physiological Systems in Insects. Academ Press, 2007. 688 p.
 Nation J. L. Insect Physiology and Biochemistry. Second Edition: CRC Press, 2008.

В публикации использованы фото автора