

В. Е. Пичка

ЗРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА ПАУКОВ-СКАКУНЧИКОВ (ARANEI, SALTICIDAE)

І. ПРИНЦИПЫ ОРГАНИЗАЦИИ *

Введение

В основе зрительно обусловленного поведения животных лежит восприятие оптических стимулов фоторецепторным экраном. Необходимость выделения жизненно важного стимула и концентрации на нем внимания порождает неоднородность экрана, приводя к функциональной специализации различных его участков. У позвоночных животных эта специализация обнаруживается в наличии центральной ямки сетчатки, обуславливая дифференциацию экрана по таким показателям как острота зрения, цветоразличение, скорость световой и темновой адаптации. Такой принцип конструкции перцептивного поля в сочетании с подвижностью глаза очень экономичен, поскольку позволяет животному рассматривать различные участки окружающего мира без энергетических затрат на перемещение тела.

У трахейных и хелицерových глаз из-за жесткого крепления роговицы в целом лишен возможности приобрести подвижность. Дифференциация световоспринимающего аппарата зрительной системы может идти здесь по двум направлениям: по пути специализации отдельных участков фасеточного глаза при полностью неподвижном фоторецепторном экране (насекомые), либо за счет разделения между разными глазами функций в оценке окружающего пространства; при этом возможна некоторая подвижность сетчатки (пауки).

Поскольку принципы дифференциации перцептивного поля позвоночных животных, насекомых и пауков различны, естественно возникает вопрос, идентичны ли у этих групп животных принципы восприятия оптического окружения.

Принцип оценки глубины пространства у позвоночных животных точно не установлен, но он предусматривает совмещение на каком-то уровне в мозге проекций сетчаток обоих глаз. У низших позвоночных это совмещение происходит в крыше среднего мозга; у млекопитающих и человека — в промежуточном мозге и именно в наружном коленчатом теле зрительного бугра.

У насекомых имеет место поточечная проекция внешнего мира и раstra сетчатки на оптические ганглии (Мазохин-Поршняков, 1971). Однако совмещения на каком-либо уровне в мозге проекций сетчаток двух глаз не происходит. В силу этого насекомые не могут организовать расчет диспаратности для каждой точки правого и левого изображения в бинокулярной зоне поля зрения и получить стереоскопическое восприятие пространства. По-видимому, они решают более простую

* Мысль об исследовании подобного рода принадлежит О. Ю. Орлову. Автор благодарит Л. И. Францевича за предоставленную возможность это исследование предпринять.

задачу определения расстояния до единичного объекта, выделяющегося на нейтральном фоне. Два изображения мира, полученные глазами, в мозге насекомых не складываются в единую картину. Они могут взаимодействовать между собой только на уровне обобщения информации, выделенной нейронами с большими рецептивными полями (Пичка, 1976).

Что касается пауков, то вопрос об интеграции частей оптического анализатора не поднимался, хотя поведенческими экспериментами доказано существование у них бинокулярной оценки расстояния. Показано, что передне-средние и передне-боковые глаза скакунчиков (рис. 1)

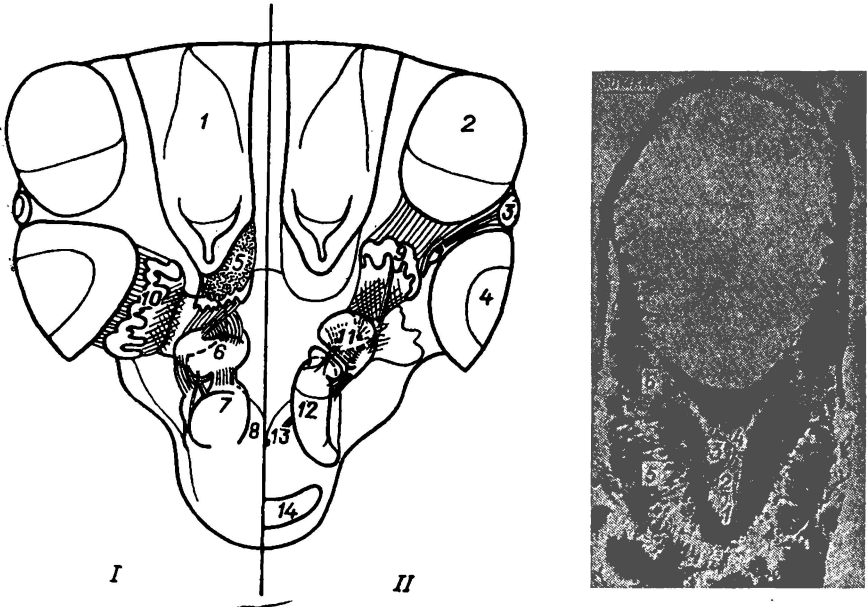


Рис. 1. Схема зрительной системы скакунчика (горизонтальная плоскость):

I — верхний уровень; *II* — нижний уровень; глаза: 1 — главный, 2 — передне-боковой, 3 — задне-средний, 4 — задне-боковой; система передне-среднего глаза: 5 — тела зрительных клеток, 6 — гломмерулюс, 7 — второй ганглий, 8 — протоцеребральная доля; система побочных глаз: 9 — первый ганглий передне-бокового глаза, 10 — первый ганглий задне-бокового глаза, 11 — второй ганглий побочных глаз, 12 — грибовидное тело, 13 — комиссура грибовидных тел, 14 — центральное тело.

Рис. 2. Главный глаз (горизонтальная плоскость):

1—4 — слои сетчатки; 5 — тела зрительных клеток; 6 — пигментная изоляция.

ведает разными реакциями: «широкоугольные» передне-боковые глаза запускают поворот и бег к жертве, а длиннофокусные передне-средние глаза позволяют восприятие формы, от них запускаются реакции подкрадывания к жертве и прыжок (Nottmann, 1928; Neil, 1936; Land, 1971). Хейл отмечал, что при закраске передне-боковых глаз скакунчики редко промахиваются, а при закраске передне-средних — никогда не прыгают через щели. Следовательно, оценку глубины пространства выполняют именно главные глаза.

Видимо, сетчатка передне-средних глаз скакунчика представляет собой своеобразную «ямку», пространственно выделенную из общего перцептивного поля зрительного анализатора. Следует заметить, что в отличие от других глаз передне-средние глаза скакунчика имеют 6 глазодвигательных мышц, придающих подвижность сетчатке (Land, 1969a). Это обстоятельство позволяет пауку наиболее полно использовать поле изображения, которое дает диоптрический аппарат, диаметр

линзы которого намного превосходит ширину фоторецепторного экрана (рис. 1, 2).

Цель данного исследования состояла в установлении путей передачи в мозг зрительной информации у пауков и выяснении уровня, на котором возможно взаимодействие сигналов от различных участков перцептивного поля.

Объектом исследования были пауки-скакунчики *Evarcha flammata* (Cl.) (сем. Salticidae) — активные дневные охотники, имеющие среди пауков наиболее дифференцированную нервную систему (Hanström, 1928). Животных собирали в травостое и на кустарниках суходольных лугов в различных районах Киевской обл.

Глаза и зрительные мозговые центры изучали по сериям срезов толщиной 7—15 мкм, сделанных в горизонтальной, фронтальной и сагиттальной плоскостях. В некоторых случаях плоскость сечения была косой. Срезы импрегнировали серебром по Пальмгрену (Palmgren, 1948).

Результаты и обсуждение

Перцептивное поле скакунчиков. В зрительную систему пауков-скакунчиков входят 8 глаз: главные (передне-средние) и побочные (передне-боковые; задне-средние — здесь не рассматриваются — и задне-боковые). Таким образом, перцептивное поле зрительного

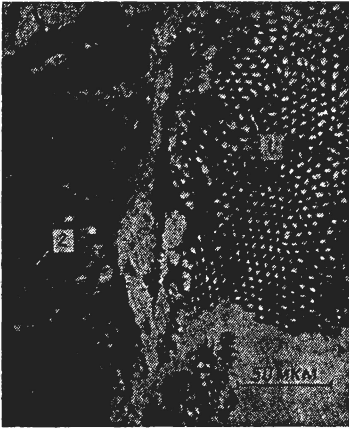


Рис. 3. Задне-боковой глаз (горизонтальная плоскость):

1 — сетчатка; 2 — первый оптический ганглий.

Рис. 4. Главные глаза (фронтальная плоскость):

1 — сетчатка; 2 — пигментная изоляция.

анализатора состоит из 8 отдельных участков, два из которых, принадлежащие главным глазам, по своему строению и функциональному значению принципиально отличаются от прочих. Различно и строение самих зрительных клеток главных и побочных глаз. Рецептивная часть зрительной клетки передне-среднего глаза терминальна, не имеет индивидуальной пигментной изоляции и отделена от аксона телом клетки. В рецепторах побочных глаз чувствующая часть клетки — центральная. Клеточные тела лежат на внешней поверхности сетчатки; их отростки, расширяясь, формируют рабдомы, а затем, сжимаясь снова, становятся волокнами оптического нерва. Каждый рецептор имеет индивидуальную пигментную изоляцию.

Если в побочных глазах сетчатка однослойна с равномерным по всей ее площади распределением рабдомеров (решетка) (рис. 3), то в главных глазах световоспринимающий экран четырехслойен и погружен в щелевидное углубление проксимальной части глазного бокала (рис. 4).

Вопрос о функциональном значении такого строения световоспринимающего аппарата главных глаз скакунчика в настоящее время дискутируется (Land, 1969; Eakin a.o., 1971).

Мозговые центры зрительного анализатора. Дифференциация перцептивного поля приводит к структурной специализации зрительных отделов мозга. У насекомых, например, ярко выраженному разделению глаза в дорсо-вентральном направлении соответствует аналогичное расчленение зрительных долей. Так, на две части разделен первый оптический ганглий (второй ганглий цельный) жука-навозника *Geotrupes* (Францевич, 1971); из двух частей состоят первый и второй (при цельном третьем) оптические ганглии самцов поденки *Cloeon* (Alverdes, 1924) и т. п. У пауков, где глаза пространственно разобщены и функционально различны, эта дифференциация идет еще глубже. В зрительном аппарате скакунчиков мы различаем систему главного и систему побочных глаз.

Система главного глаза (рис. 1, 5). Отходя от глазного бокала, волокна зрительных клеток в составе оптического нерва принимают дорсальное направление и входят в зрительный ганглий, известный как гломерулюс (Hanström, 1928; Land, 1969; Oberdorfer, 1977). Строение его в настоящее время хорошо известно. По свидетельству Ханстрема (Hanström, 1928), в гломерулюсе окончания первичных волокон (аксоны рецепторов) контактируют с волокнами второго порядка, сплетаясь в небольшие дискретные пучки нейропиля. Поэтому в зависимости от ориентации среза, этот ганглий представляется полосатым или решетчатым (рис. 5).

Короткие пучки волокон от отдельных частей гломерулюса поступают во второй зрительный ганглий (рис. 5, 7). Мозговые центры

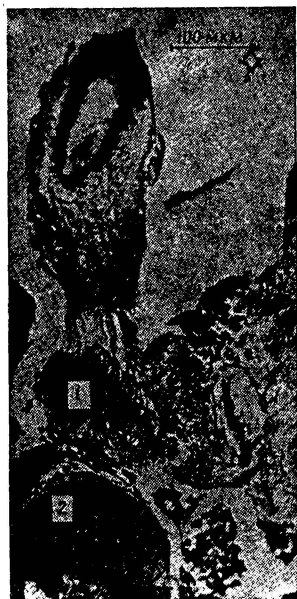


Рис. 5. Система главного глаза (сагиттальная плоскость):

1 — гломерулюс; 2 — второй ганглий.

Рис. 6. Система ипсилатеральных побочных глаз (косой разрез):

1 — передне-боковой глаз; 2 — задне-боковой глаз; 3 — первый ганглий передне-бокового глаза; 4 — первый ганглий задне-бокового глаза; 5—7 — лопасти второго ганглия побочных глаз.

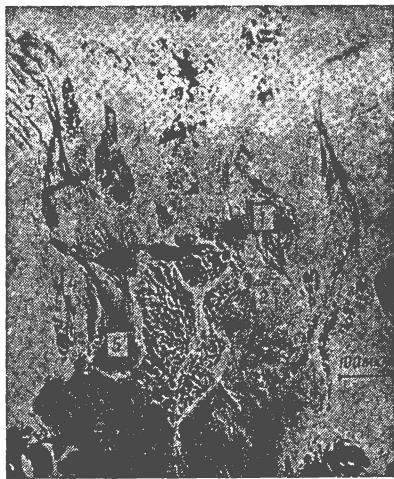
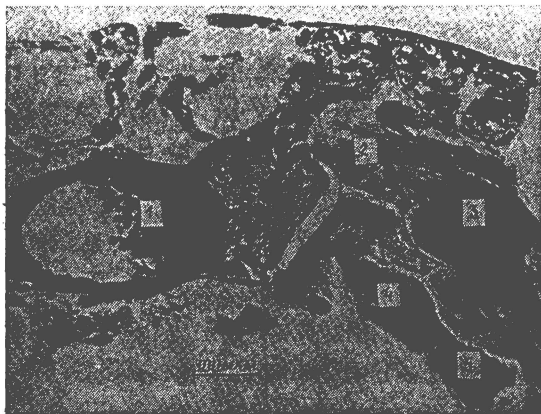


Рис. 7. Разрез головогруди скакунчика (сагиттальная плоскость):

1 — главный глаз; 2 — гломерулюс; 3 — второй ганглий системы главного глаза; 4 — второй ганглий системы побочных глаз; 5 — грибовидное тело.

Рис. 8. Фронтальный (косой) разрез мозга скакунчика:

1 — гломерулюс; 2 — второй ганглий главного глаза; 3 — первый ганглий передне-бокового глаза; 4 — второй ганглий побочных глаз; 5 — грибовидное тело.

главных глаз скакунчика имеют дорсальное положение и образуют своеобразный выступ на поверхности мозга (рис. 7).

Система ипсилатеральных побочных глаз (рис. 6). Зрительные пути побочных глаз, в противоположность только что рассмотренным путям главных глаз, приобретают в мозге вентральное направление. Первые ганглии побочных глаз благодаря глубоким, прорезающим их бороздам (рис. 1, 6) имеют складчатую форму. Такая складчатость способствует увеличению поверхности нейропиля, поскольку, как отмечает Ханстрем, наибольшего развития борозды достигают у форм с большими глазами. Структура ганглиев палисадна.

От первых изолированных друг от друга ганглиев побочных глаз нервные волокна, переплетаясь, широкими полосами вступают в трехлопастной второй ганглий. Строение последнего весьма сложно. Наиболее крупная дорсальная лопасть этого ганглия своим латеральным краем сливается с нижней долей протоцеребрума, имея с ней также и пучковую связь. Медиальный край дорсальной лопасти загибается вниз и соединяется с двумя меньшими лопастями, имея с ними общий корень (рис. 1, 6).

Дорсальная лопасть принимает главным образом волокна от заднебокового глаза, а передне-боковой глаз связан преимущественно с медиальной частью этой лопасти и вентральными лопастями. Однако нельзя сказать, что каждая из лопастей связана с определенным глазом. В той или иной степени волокна от обоих побочных глаз представлены во всех лопастях второго ганглия. Нервные волокна второго ганглия кустовидно разветвлены (рис. 6).

Система побочных глаз скакунчика соединяется с протоцеребрумом значительно вентральнее места соединения с ним системы передне-среднего глаза (рис. 7, 8). Таким образом, до соединения с ассоциативными мозговыми центрами зрительные системы изолированы друг от друга. Поточечной проекции сетчатки не осуществляется уже на вторые зрительные ганглии как главных, так и побочных глаз. Поэтому в мозге

пауков, как и насекомых, в отличие от позвоночных животных, нет объединения двух контралатеральных глазных систем на уровне проекций, в силу чего не создается единой картины окружающего мира и нет материальной основы для получения стереоскопического восприятия пространства. Однако в отличие от насекомых, у пауков зона наилучшего видения резко обособлена в общем перцептивном поле и имеет индивидуальную связь с ассоциативными мозговыми центрами. Существенно также принципиальное различие в тонком строении фоторецепторного экрана главных и побочных глаз пауков. Следовательно, общее перцептивное поле пауков не может быть сопоставлено с более или менее однотипно организованным перцептивным полем сложных глаз насекомых. Таким образом, в отряде пауков мы сталкиваемся с особым, отличным от позвоночных и насекомых, принципом организации зрительной системы.

SUMMARY

The general perceptive field in spiders (Salticidae) is differentiated according to the principle of optic functions' distribution between separate eyes. The light-perceiving apparatus of the optic system consists of the perceptive fields of two main and four accessory eyes (posteromedial eyes are rudimentary). The multilayer retina of main eyes from the physiologically standpoint is a "pit" spatially distinguished in the homogeneous perceptive field of accessory eyes. The system of the main eye and the system of accessory eyes are differentiated according to their connections with the associative brain centres. The main eye system includes two optic ganglia. The ipsilateral accessory eyes' system involves three optic ganglia: two first ganglia (of the anterolateral and posterolateral eyes) and one second ganglion (common for ipsilateral accessory eyes). Contralateral eye systems in the spider brain are not united at the projection level, this resulting in the absence both of a single picture of the environment and the material basis for obtaining stereoscopic perception of the space. The best vision zone is clearly distinct in the general perceptive field and has an individual connection with the associative brain centres. The general perceptive field of the spiders cannot be compared with the perceptive field of the compound eyes in insects. It may be concluded that representatives of the Araneida order possess a peculiar principle of the optic system organization differing from the principles in vertebrates and insects.

- Мазохин-Поршняков Г. А. Современное состояние изучения зрения насекомых.— Успехи совр. биол., 1971, 72, вып. 2/5, с. 273—290.
- Пичка В. Е. Пути передачи зрительной информации в протоцеребруме мухи-журчалки *Eristalis tenax*.— Журн. эволюц. биохимии и физиологии, 1976, 12, № 6, с. 556—559.
- Францевич Л. И. Функциональная морфология зрительного анализатора насекомых.— Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 1971, 7, N 2, с. 205—213.
- Alverdes F. Die Wirkung experimenteller Eingriffe ins besondere der Blendung auf den histologischen Bau des Insectengehirns.— Z. für Morphol. und Ökol., 1924, 2, 1—2, S. 189—216.
- Eakin R. M., Brandenburger J. L. Fine structure of the eyes of jumping spiders.— J. Ultrastruct. Res., 1971, 37, N 5—6, S. 618—663.
- Hanström B. Vergleichende Anatomie des Nervensystems der Wirbellosen Tiere.— Berlin: Springer, 1928.— 628 S.
- Heil K. H. Beiträge zur Physiologie und Psychologie der Springspinnen.— Z. vergl. Physiol., 1936, 23, S. 1—25.
- Homann H. Beiträge zur Physiologie der Spinnenaugen. I und II.— Z. vergl. Physiol., 1928, 7, S. 201—268.
- Land M. F. Structure of the retinae of the principal eyes of jumping spiders (Salticidae: Dendryphantinae) in relation to visual optics.— J. exp. Biol., 1969, 51, p. 443—470.
- Land M. F. Movements of the retinae of jumping spiders (Salticidae: Dendryphantinae) in response to visual stimuli.— J. exp. Biol., 1969a, 51, p. 471—493.
- Land M. F. Orientation by jumping spiders in the absence of visual feedback.— J. exp. Biol., 1971, 54, p. 119—139.
- Oberdorfer M. D. The neural organization of the first optic ganglion of the principal eyes of jumping spiders (Salticidae).— J. Comp. Neurol., 1977, 174, N 1, p. 95—117.

Palmgren A. A rapid method for selective silver staining of nerve fibres and nerve endings in mounted paraffin sections.—Acta Zoologica, 1948, 29, p. 377—392.

Институт зоологии
АН УССР

Поступила в редакцию
6.VI 1979 г.

УДК 595.753:591.157

С. Ю. Хохлова, Г. А. Ануфриев

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОКРАСКИ И РИСУНКА
В ДВУХ ОТДАЛЕННЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ ЦИКАДКИ
MACROPSIS PRASINA (ВОН., 1852)
(НОМОПТЕРА, CICADELLIDAE)**

Род *Macropsis* Lew. характеризуется чрезвычайно широкой изменчивостью окраски и рисунка тела и крыльев, что в значительной степени затрудняет разработку его таксономии. В связи с этим представляет интерес выявление особенностей изменчивости отдельных видов в разных частях их ареалов.

Изучение видов рода показало, что наибольшей изменчивостью обладают олигофаги ив (Wagner, 1941, 1950, 1953, 1955). Установлено также, что разные виды с ив могут обладать одинаковым характером изменчивости и образовывать из внешне очень сходных вариантов (расpecies по В. Вагнеру) гомологические полиморфные ряды. Нередко старые авторы принимали сходные варианты разных видов за один вид, в то время как внешне несходные варианты одного вида считали разными видами (Wagner, 1950, 1955). Создававшаяся вследствие этого путаница в систематике рода была частично преодолена (главным образом в отношении западноевропейской фауны благодаря работам В. Вагнера) в результате привлечения для разграничения видов нетрадиционных признаков, например, тонких особенностей строения гениталий самцов и самок, данных по пищевой специализации, особенностей строения личинок.

Цикадка *M. prasina* является олигофагом ив. Нами собрана с *Salix cinerea* L. и *S. aurita* L., В. Вагнером указывалась также с *S. caprea* L. и в одном случае с *S. viminalis* L. Этот вид широко распространен в Западной Европе (Великобритания, Нидерланды, Дания, Швеция, Чехословакия, ФРГ, ГДР, Польша, Румыния), известен из Европейской части СССР и Западной Сибири (Metcalf, 1966; Nast, 1972); кроме того, в старых работах он указывался из Северной Африки (Алжир), Средней и Восточной Сибири, с Сахалина, из Маньчжурии, Кореи, Японии, Северной Америки, но эти указания требуют подтверждения.

В настоящем сообщении представлены результаты изучения изменчивости окраски и рисунка в двух удаленных популяциях *M. prasina*, называемых здесь «горьковской» и «литовской». Материал собран в 1977 г. по первой популяции (136 ♂ и 158 ♀) в окрестностях биостанции Горьковского университета у с. Старая Пустынь Арзамасского р-на Горьковской обл., по второй (268 ♂ и 290 ♀) — на юге Литовской ССР в заповеднике «Жувинтас».

Вид характеризуется следующими особенностями. Лицо, передняя часть тела и брюшко светло-зеленые с голубоватым оттенком, после смерти слегка желтеющие. Передние крылья стеклянисто-прозрачные,