

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова
Российской Академии Наук

Научный доклад об основных результатах подготовленной
научно-квалификационной работы (диссертации)

**«Оценка сенсорных стимулов, определяющих выбор одной из
альтернативных программ поведения у насекомых»**

Новикова Екатерина Сергеевна

06.06.01 - Биологические науки

03.03.01 - Физиология

Научный руководитель

к.б.н. Жуковская Марианна Исааковна

ИЭФБ РАН

Санкт-Петербург

2019

Общая характеристика работы

Актуальность исследования

Поведение животных формируется на трех уровнях: сенсорном, интегративном и моторном. Внешние сенсорные стимулы в значительной степени определяют выбор соответствующей ситуации моторной программы. Насекомые – процветающая группа животных, представители которой освоили множество разнообразных местообитаний, в том числе благодаря адаптивности их поведения. Компактная нервная система состоящая из относительно небольшого, по сравнению с позвоночными, количества нейронов, идентифицируемых по их морфологическим и физиологическим характеристикам у всех особей вида делает насекомых удобной моделью для изучения принципов организации поведения животных. Основные сенсорные модальности насекомых и позвоночных совпадают: это зрение, химическая чувствительность (обоняние и вкус), механочувствительность (включая тактильное чувство, слух и равновесие).

Свет, и его характеристики, такие как интенсивность (Lewis, Taylor, 1965; Kral, 2002; Warrant, Dacke 2011), спектральный состав (Coombe 1981, Hardie 1989, Kinoshita, Arikawa 2000, Menzel, Greggers 1985, Yang et al. 2003), направление и степень поляризации (Wehner, 1997, Labhart, Meyer, 2002, El Jundi et al., 2014) используется насекомыми для ориентации в пространстве, поиска пищи и партнеров, защитного поведения и организации ритмов активности в соответствии со сменой дня и ночи. Большинство видов насекомых чувствительно к ультрафиолетовому (УФ) излучению (Menzel, 1979). УФ используется для пространственной ориентации и поиска пищи (Kral, 2002), но также служит источником информации о положении Солнца относительно горизонта. Спектральный состав солнечного света меняется в зависимости от угла Солнца над горизонтом. У ночных насекомых чувствительность к свету может быть больше на 1-3 порядка по сравнению с дневными (Warrant, Dacke, 2011).

Большинство ночных насекомых имеет суперпозиционные глаза, в противоположность аппозиционным глазам дневных насекомых (Грибакин, 1981), однако аппозиционные глаза американского таракана приспособлены к работе в условиях низкой освещенности (Greiner, 2006; Neimonen et al, 2012). Простые глазки могут служить вспомогательным органом зрения в условиях низкой освещенности. Простые глазки таракана содержат примерно 10000 фоторецепторных клеток с длинными рабдомами, слой которых подстилается светоотражающим тапетумом, обеспечивая высокую светочувствительность (Weber, Renner, 1976). Четыре вторичных нейрона собирают информацию от всех фоторецепторов глазка и в составе оцеллярного тракта входят в специализированный нейропиль, переключаясь на не менее чем 25 интернейронов, иннервирующих различные отделы мозга. Таким образом, глазки могут передавать информацию об уровне освещенности, особенно в области крайне низких значений (Mizunami, 1995).

Ритмы активности насекомых, как и других организмов, подстраиваются к чередованию дня и ночи. Регулировать ритмы могут разные по своей природе внешние сигналы, такие как свет, температура, влажность (Mchugh et al., 1997), наличие пищи, давление и социальные стимулы (Hastings et al., 1991). Наиболее важным синхронизатором у большинства видов является свет (Aschoff, 1981). Другие факторы могут стать решающими при отсутствии света или невозможности его восприятия или вносить поправки в формирование ритма. Так, при повреждении или закрасивании сложных глаз у американского таракана возможно образование циркадианного ритма за счет социальных взаимодействий с интактными особями, синхронизированными к режиму освещения (Rivault, 1984).

У ортоптероидных насекомых каждая из оптических долей содержит циркадный пейсмейкер, контролирующей локомоторную активность, а медиальные нейросекреторные клетки (*pars intercerebralis*) модулируют

уровень активности (Matsui et al., 2009). Свет способствует подстройке поведения насекомого в соответствии с укорочением или удлинением светового дня в связи с сезонными или погодными изменениями. Воспринимающий изменения температуры аппарат, находящийся в хордотональных органах, участвует в реакции избегания холода и организации циркадианного ритма в зависимости от температуры (Kavlie, Albert, 2013, Sehadova H. et al., 2009).

Организация суточных ритмов связана со спектральными характеристиками светового сигнала. Так, прусаки *Blattella germanica* показывают разные ритмы активности при использовании разных источников света. УФ свет вызывает более резкие изменения локомоторной активности при переходе к ското- или фотофазе, а зеленый организует наиболее устойчивый циркадный ритм активности (Leppla et al., 1989). При повышении интенсивности света в фотофазу у многих дневных видов длина периода уменьшается, а у ночных, напротив, увеличивается (Aschoff, 1979). При постоянном освещении локомоторная активность становится аритмичной, а другие ритмы затухают (Pittendrigh, 1960, Thakurdas et al., 2009). Освещение в ночное время влияет на суточный ритм активности животных. Известно, что ночные животные становятся неактивными на свету в ночную фазу суточного цикла, а дневные - в дневную фазу при затемнении, показывая поведение, свойственное противоположной фазе суточного цикла при кратковременных изменениях освещенности; это явление описано как «маскинг» (Aschoff, 1960, Mrosovsky, 1999).

Поведение насекомых имеет сложную многокомпонентную регуляцию, ряд внутренних и внешних факторов, влияющих на его организацию исследован недостаточно. Мало изучено снаподобное поведение у насекомых, нет четких и простых критериев для определения этого состояния, не до конца изучен эффект маскинга. Данные об активности насекомых, полученные с помощью актографов, не всегда

отражают реальную картину поведения животного. Активная фаза может не сопровождаться пространственными перемещениями (питание, половое поведение), а локомоция отражать поиск укрытия или миграцию (Rowland, 1989, Reebbs, 2002, Matthews and Matthews, 2009, Romero et al. 2010).

Наши эксперименты нацелены на подробный анализ поведения ночного насекомого. Моделирование внезапного искусственного освещения в темную фазу позволяет подробнее изучить эффект маскинга и возможные отклонения от типичной поведенческой программы, а также оценить влияние светового загрязнения в современном мире на поведение и численность насекомых в естественных и антропогенных биоценозах.

Цель и задачи исследования

Цель: определение роли параметров света в организации поведения тараканов.

Задачи:

- 1) оценка влияния спектрального состава и интенсивности света на выбор между стратегиями активного и пассивного избегания у таракана
- 2) анализ поведенческой реакции на свет низкой интенсивности
 - при выборочной инактивации фоторецепторов
 - в отсутствие экранирующего пигмента сложных глаз
- 3) анализ поведения тараканов в убежище во время фотофазы, когда насекомые неактивны, и сопоставление с реакцией замирания, вызванной светом.

Основные положения, выносимые на защиту

- 1) Впервые описана реакция замирания таракана при освещении белым светом высокой интенсивности.
- 2) Замирания возникают при воздействии монохроматического УФ освещения.

- 3) Освещение монохроматическим зеленым приводит к увеличению локомоторной активности.
- 4) Яркий свет любого спектрального состава вызывает изменения груминга, характерные для усиления стресса.
- 5) Белоглазые мутанты, лишенные экранирующего пигмента, показывают реакцию на свет, характерную для тараканов дикого типа при более высокой интенсивности освещения.
- 6) Во время фотофазы самцы тараканов, находясь в убежище, большую часть времени абсолютно неподвижны, как и при воздействии ультрафиолета и яркого белого света. Описано поведение, характерное для фотофазы: длительный груминг брюшка и его придатков, горизонтальные повороты брюшком, непродолжительные агрессивные взаимодействия с другими особями.

Научная новизна работы

Впервые были показаны две альтернативные реакции на свет у американского таракана, замирание и убежание, которые проявлялись по-разному в зависимости от спектрального состава и интенсивности освещения. Выявлены особенности поведенческих ответов белоглазых мутантов на световые стимулы. Впервые проведены поведенческие исследования на насекомых с выборочным сайленсингом генов фоторецепторных белков (pGO1 и pUVO). Описаны нехарактерные для ночной активности формы поведения американского таракана в течение дневной фазы суточного цикла в убежище. После равномерного распределения по убежищу, сопровождаемого слабыми агрессивными взаимодействиями, самцы не проявляют активности. Нами были описаны длительная чистка брюшка и генитального аппарата, периодические вздрагивания и горизонтальные повороты брюшка. Также наблюдались единичные проявления элементов полового поведения, такие как движения назад брюшком с поднятыми крыльями (backing). Описанная нами реакция

замирания (Новикова, Жуковская, 2017), когда таракан абсолютно неподвижен, проявлялась у большинства особей и занимала значительную долю времени у насекомых, находящихся в убежище во время световой фазы суточного цикла, что подтверждает нашу гипотезу о возникновении маскинг-эффекта, а именно поведения, характерного для неактивной фазы суточного цикла.

Теоретическая и практическая значимость

Полученные результаты будут значимы для дальнейших исследований в области светозависимых физиологических реакций насекомых, участвующих в формировании описанного поведения, а также позволят выявить возможные изменения в поведении животных из-за воздействия светового загрязнения. В свою очередь, возможность регуляции поведения насекомых-вредителей может нести прикладную ценность для контроля их численности на определенной территории.

Материалы и методы

В качестве объекта исследования были выбраны тараканы *Periplaneta americana* L. (Insecta: Blattodea: Blattidae). Сложные глаза этих насекомых несут 2 типа фоторецепторов: чувствительные к коротковолновому свету с максимумом чувствительности в 365 нм и к длинноволновому свету с максимумом чувствительности в 560 нм (Mote, Goldsmith, 1970; Butler, 1971). Для стимуляции обоих типов фоторецепторов использовалась люминесцентная лампа холодного света (Рис. 1 А), одного типа светодиодные осветители УФ и зеленого света (Рис. 2). Для мониторинга поведения в темноте применяли темно-красное освещение низкой интенсивности, к которым насекомые практически нечувствительны (Рис. 1 Б).

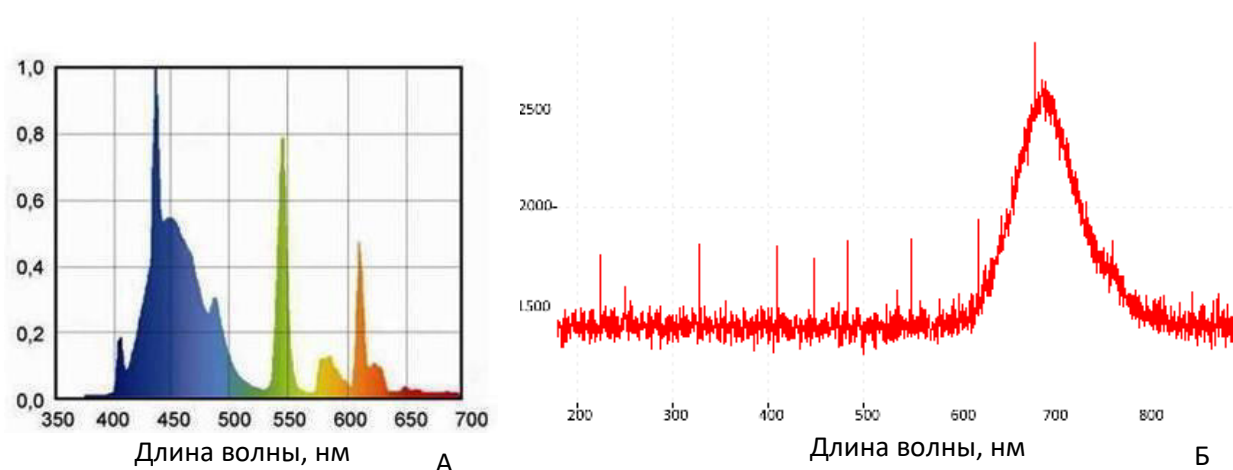


Рис. 1. Интенсивность излучения люминесцентной лампы холодного света 6400 К (А) и темно-красной светодиодной лампы (Б). Спектр темно-красной лампы получен Говардовским В.И. при помощи прибора Ocean Optic SpectraSuite

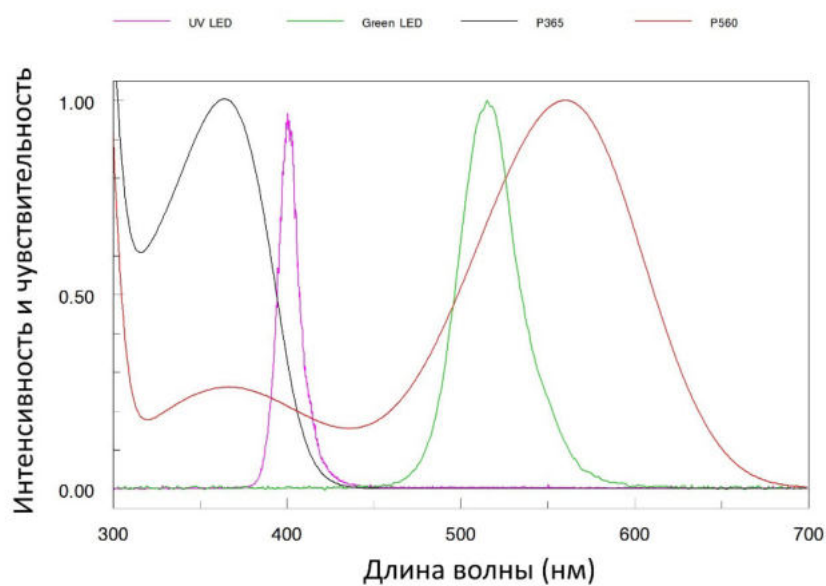


Рис. 2. Спектр поглощения зрительного пигмента таракана и спектр излучения источников экспериментального освещения. По шкале ординат показаны относительные чувствительность фоторецепторов и интенсивность излучения источниками света. UV LED – уф-светодиод, Green LED – зеленый светодиод, P365 – уф-чувствительный фоторецептор, P560 – чувствительный к зеленому фоторецептор. Спектр получен Говардовским В.И. при помощи метода микроспектрофотометрии.

Содержание животных. Для проведения экспериментов нимф-самцов американского таракана последнего возраста (с выраженными крыловыми зачатками) отсаживали отдельно от основной колонии и содержали при инвертированном фоторежиме 12:12 ч (свет : темнота) в климатической камере Sanyo, вода и пища присутствовали постоянно. Молодых имаго в количестве 15-20 особей переносили в экспериментальную установку за две недели до начала экспериментов, с теми же условиями освещения. Температуру и относительную влажность поддерживали в пределах оптимальной 25-28 °С, 41 % (измерения проводили с помощью волоскового гигрометра HAAR-SYNT.HYGRO).

Экспериментальная установка. Экспериментальная установка состояла из вольера размером 30 x 45 x 30 см, в котором находилась вода и пища, и постоянно затемненного убежища размером 17 x 17 x 5.5 см, отделенного от вольера дверцей (Жуковская, Лычаков, 2014). При проведении эксперимента к вольеру присоединяли тестовую камеру размером 20 x 20 x 8 см, которая освещалась темно-красным светом (Рис. 3). Во время проведения эксперимента через камеру продувалась увлажненная стандартная воздушная смесь, содержащая 20 % кислорода и 80 % азота, со скоростью 100 мл/мин. Воздушную смесь увлажняли, пропуская через дистиллированную воду. Источник света располагали над экспериментальной камерой, основную часть установки на время опыта отделяли черной плотной тканью. Регистрация поведения проводилась с помощью черно-белой видеокамеры высокого разрешения VSC-756 USB (ЭВС, Россия), располагавшейся на высоте 30 см от пола тестовой камеры. Видеокамера передавала видеоизображение с разрешением 740 x 576 пикселей и частотой 25 кадров/с в память компьютера. Анализ видеофайлов производился покадрово с помощью программы VirtualDub (Lee A VirtualDub <http://www.virtualdub.org/index.html>).



Рис. 3. Схема экспериментальной установки.

Протокол эксперимента. Эксперименты проводились в течение первой половины темновой фазы. После входа таракана в тестовую камеру доступ в нее перекрывали дверцей. По истечении 10-минутного адаптационного периода проводили 2 сессии видеозаписи по 30 минут с перерывом в 10 минут. Непосредственно перед началом второй сессии включали осветитель. В контрольных экспериментах лампу не включали. Каждое насекомое использовалось в экспериментах только один раз. В серии экспериментов с группой самцов видеозапись проводили над затененным убежищем за 15 минут до и в течение 30 минут после начала фотофазы. Наблюдения проводили за одной группой из 13 самцов. Доступ в установку при этом не закрывали. Выполнено 5 серий экспериментов.

Серия 1. «Белый свет». Лампу холодного света (Norslan 220V 50Hz/60Hz 24W, Рис. 1 А), расположенную на высоте 45 см над полом тестовой камеры, включали непосредственно перед началом второй сессии эксперимента. В контрольных экспериментах лампу не включали. Выполнено 11 контрольных экспериментов и 11 с освещением.

Серия 2. «Монохроматическое освещение». Светодиодные осветители с максимумом в фиолетовой и зеленой части спектра, были встроены в крышку экспериментальной камеры. Известно, что мощность излучения солнца не превышает 925 Вт/м^2 , а доля ультрафиолета в солнечном спектре составляет около 5%. Исходя из этих данных, были

выбраны 3 градации интенсивности, соответствующие мощности излучения в центре камеры 1, 5 и 85 мкВт/см² для фиолетовых диодов (400 нм) и 10, 75 и 310 мкВт/см² для зеленых диодов (500 нм). Выполнено 11 контрольных экспериментов; при освещении УФ светом низкой, средней и высокой интенсивности выполнено 12, 9 и 13 экспериментов соответственно, а при освещении зеленым светом – 12, 11 и 14 экспериментов.

Серия 3. «Монохроматическое освещение при выборочном сайленсинге генов опсина». Перед помещением в экспериментальную установку инъецировали препарат с двуцепочечной РНК зеленого (pGO1) или УФ (pUVO) опсина в головную капсулу. Контрольной группе вводили физиологический раствор. Через 2 недели, когда достигался максимальный эффект инактивации фоторецептора (French et al., 2015), проводили эксперименты с монохроматическим светом низкой интенсивности, соответствующей инактивированному фоторецептору (по методике для серии 2). Выполнено 11 контрольных экспериментов. При освещении УФ светом выполнено 13, а при освещении зеленым светом – 15 экспериментов.

Серия 4. «Монохроматическое освещение при отсутствии экранирующего фотопигмента глаза». Были проведены эксперименты при освещении зеленым монохроматическим светом низкой интенсивности на белоглазых мутантах тараканов, у которых отсутствует экранирующий фотопигмент в сложных глазах. Схема эксперимента соответствует экспериментам с монохроматическим источником света для тараканов дикого типа (см. серию 2). Выполнено 11 контрольных экспериментов и 12 экспериментов при освещении зеленым светом.

Серия 5. «Поведение в убежище в начале фотофазы». Запись проводили в течение 15 минут до и 30 минут после наступления фотофазы (Рис. 4). Получены данные для группы из 14 тараканов. Поведение тараканов оценивали индивидуально. При анализе учитывали время

нахождения таракана в убежище и проводили перерасчет для 30 минут ($N \cdot 1800 / \text{время нахождения таракана в убежище, с}$).



Рис. 4. Схема экспериментальной установки.

Анализ данных

Видеозаписи обрабатывали покадрово. При анализе груминга отмечали очищаемую часть тела, время начала и конца чисток. Подсчитывали количество и длительности чисток антенн, оснований антенн, передних, средних и задних ног, церок. Так как тараканы редко чистят средние и задние ноги, мы объединили данные по этим частям тела для статистической обработки. Последовательностью считали выполняемые подряд чистки, разделенные периодами ходьбы или покоя дольше 1 минуты. Измеряли длительность последовательности, подсчитывали число актов груминга (элементов) для каждой последовательности. Оценивали общее время (далее «время»), затраченное на чистки определенной части тела.

Для оценки локомоторной активности животных тестовую камеру разделяли на 4 квадранта и подсчитывали количество посещенных квадрантов за одну сессию эксперимента. Измеряли число и длительность остановок и периодов полной неподвижности (замираний). Полученные данные вносили в таблицу MS Excel для статистической обработки.

Для оценки достоверности наблюдаемых различий использовали онлайн-калькулятор (<http://vassarstats.net/>), выборки тестировались на нормальность с помощью теста Колмогорова-Смирнова (<http://contchart.com/goodness-of-fit.aspx>) и при отсутствии статистически значимых отличий применяли параметрический t-критерий Стьюдента, а при наличии таковых - непараметрический тест Манна-Уитни и парный тест Вилкоксона. Двухфакторный анализ с повторностями по одному фактору (ANOVA) использовали для оценки различий между сериями, а также последовательными сессиями каждого эксперимента.

Результаты и их обсуждение

Серия 1. «Белый свет». В контрольной серии поведение насекомых заметно различалось между сессиями 1 и 2. Количество остановок составляло 1.0 ± 0.3 в первой сессии и 2.3 ± 0.4 во второй, а их суммарная продолжительность 92 ± 4 с и 621 ± 153 с соответственно, различия статистически достоверны ($P < 0.01$, тест Вилкоксона). Замираний не наблюдалось в первой сессии, однако во второй сессии у двух тараканов отмечены краткие периоды полной неподвижности, время замирания составило 28.3 ± 23.9 с за сессию (Рис. 4). Частоты груминга конечностей достоверно различаются между сессиями вследствие реакции животного на новую обстановку, при этом частота чисток антенн снижается во второй сессии ($P < 0.01$, тест Вилкоксона, Табл. 1), а длительность чисток увеличивается ($P \leq 0.01$, Табл. 2). Длительность чисток конечностей увеличивалась во второй сессии, но достоверные различия обнаружены только для передних ног ($P < 0.05$ тест Стьюдента для парных наблюдений, Табл. 2).

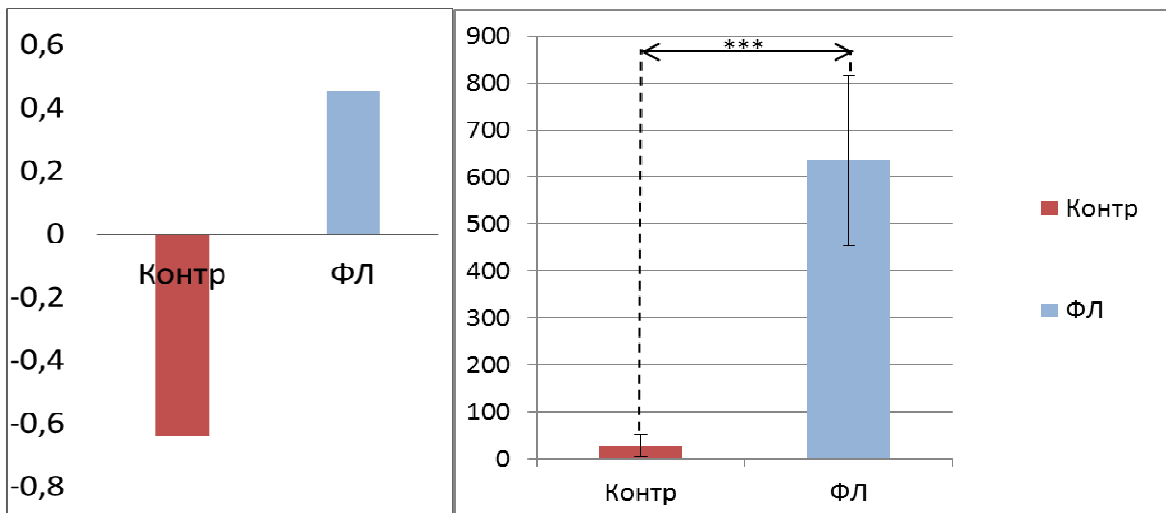


Рис. 4. Реакция замирания у тараканов *Periplaneta americana* во вторых сессиях экспериментов. Контр – контрольный эксперимент при красном свете, ФЛ – опыт при люминесцентной лампе

А – Распределение замиравших и не замиравших животных (-1 – никто не замирал, +1 – все замирили).

Б - Суммарная продолжительность замирания (t, с). Показаны средние и ошибки средних. *** - $P < 0.001$

Длительность последовательностей груминга значительно увеличивается во второй сессии (26.1 ± 2.7 с в сессии 1 против 47.6 ± 10.3 с в сессии 2, $P < 0.05$, тест Манна-Уитни), свидетельствуя о снижении уровня стресса после привыкания к тестовой камере. Локомоторная активность снижается во второй сессии эксперимента ($P < 0.01$, тест Стьюдента для парных наблюдений, Рис. 5).

Таблица 1. Частота груминга за сессию (n/30 мин)

Контроль (красный свет)	антенны	основания антенн	передние ноги	средние и задние ноги
сессия 1	13.1 ± 1.3	2.6 ± 0.8	8.2 ± 1.6	2.6 ± 0.8
сессия 2	6.8 ± 1.2	4.0 ± 1.6	8.8 ± 2.0	3.4 ± 1.0
Опыт (свет ФЛ)	антенны	основания антенн	передние ноги	средние и задние ноги
сессия 1	8.8 ± 1.2	1.8 ± 0.9	9.6 ± 2.1	6.3 ± 1.7
сессия 2	4.6 ± 0.9	1.7 ± 0.7	6.0 ± 1.3	4.1 ± 1.0

Таблица 2. Длительность груминга за сессию (с)

Контроль (красный свет)	антенны	основания антенн	передние ноги	средние и задние ноги
сессия 1	7.7±0.5	2.7±0.5	5.7±0.4	9.2±1.1
сессия 2	9.6±0.7*	3.0±0.5	7.1±0.5*	9.9±1.3
Опыт (свет ФЛ)	антенны	основания антенн	передние ноги	средние и задние ноги
сессия 1	8.0±0.7	1.1±0.5	5.3±0.4	7.4±1.3
сессия 2	9.9±2.0	2.0±0.7	5.5±0.7	8.3±1.1

Звездочками обозначена достоверность различий между сессиями (* - P<0.05).

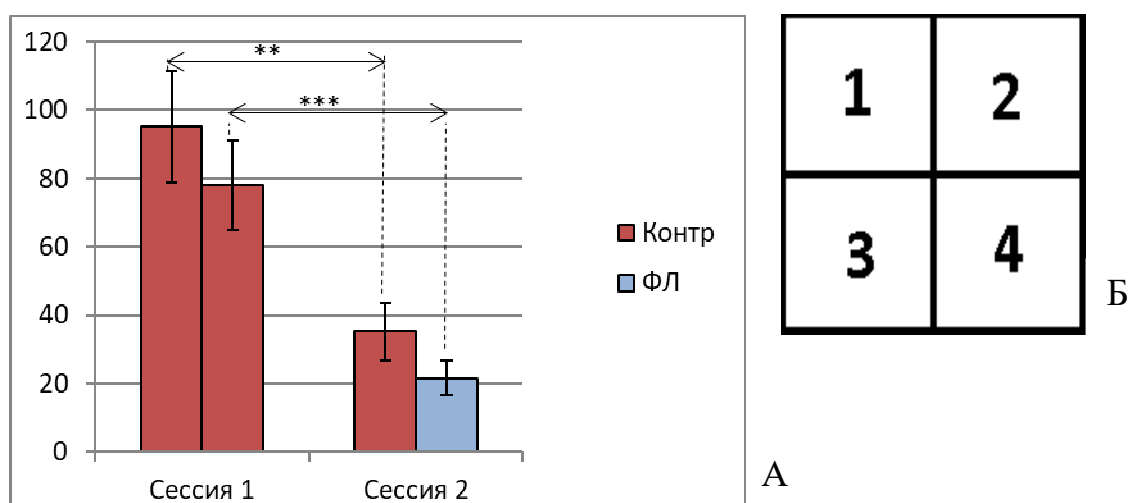


Рис. 5. Локомоторная активность. Контр – контрольный эксперимент при красном свете, ФЛ – опыт при люминесцентной лампе

А - Число посещенных квадрантов за одну сессию. Звездочками обозначена достоверность различий между сессиями (** - P<0.01; ***- P<0.001).

Б - Разделение тестовой камеры на квадранты.

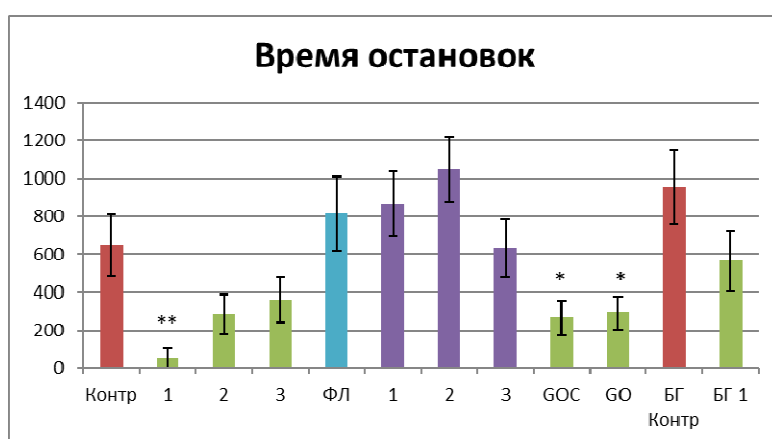
Включение люминесцентной лампы вызывало заметные изменения в поведении тараканов. Вначале наблюдалось некоторое увеличение активности, быстрые короткие побежки, обследование углов и двери, отделяющей тестовую камеру от гнезда. Затем скорость движения уменьшалась, животное останавливалось, а через некоторое время замирало. В среднем, первый период замирания начинался через 780 ± 192 с после включения света. Периоды остановок, замираний и ходьбы могли сменять друг друга несколько раз за 30 мин наблюдений. Суммарное время остановок увеличивалось во второй сессии, сходно с контрольными

экспериментами, а именно 66.4 ± 54.5 с в первой и 814.4 ± 195.7 с во второй сессии, различия достоверны ($P < 0.001$, критерий Стьюдента для парных наблюдений). Из 11 насекомых опытной серии 8 демонстрировали периоды полного замирания, суммарной продолжительностью 874 ± 187 с. Пропорция замирающих животных была значительно больше при освещении, чем в контрольных экспериментах (Хи-квадрат=6.6, $P < 0.05$). Время, которое тараканы проводили в замершем состоянии, также было гораздо больше при освещении ($P < 0.01$, тест Манна-Уитни). Число замираний во вторых сессиях существенно отличалась между контрольной и опытной группой ($P < 0.05$, тест Манна-Уитни) (Рис. 4).

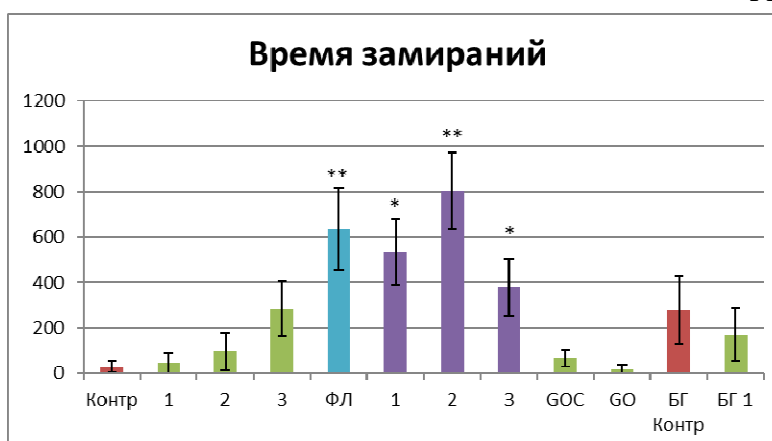
Различия по частоте и длительности груминга частей тела между сессиями опытной серии не были обнаружены (Табл. 1, 2). При освещении значительно уменьшалось количество последовательностей груминга (от 6.2 ± 1.1 в первой сессии, до 2.9 ± 0.5 во второй, $P < 0.001$, критерий Стьюдента для парных наблюдений), а их длительность увеличивалась незначительно ($P > 0.05$). Частота чисток средних и задних ног незначительно увеличивалась во второй сессии контрольной серии, но уменьшалась при освещении, различия между сериями оказались достоверными (ANOVA, $F_{1/22} = 4.75$, $P < 0.05$). Частота груминга антенн заметно снижалась во второй сессии, как в контроле, так и при освещении (ANOVA, $F_{1/22} = 39.55$, $P < 0.001$). Различия между сериями оказались недостоверными ($F_{1/21} = 0.10$, $P > 0.05$). Суммарная локомоторная активность, выраженная в числе посещенных квадрантов (Рис. 5), не различалась для контрольной и опытной серий, статистический анализ (ANOVA, $F_{1/23} = 1.6$, $P > 0.05$) не выявил достоверных различий; однако снижение активности во второй сессии по отношению к первой было достоверно (ANOVA, $F_{1/22} = 42.8$, $P < 0.0001$), в том числе, для каждой из серий (критерий Стьюдента для парных наблюдений, $P < 0.001$ для контрольной, $P < 0.01$ для опытной серии) (Рис. 5).

Серия 2. «Монохроматическое освещение». При

монохроматическом зеленом освещении низкой интенсивности тараканы значительно реже останавливались ($P < 0.01$, тест Манна-Уитни) и тратили на остановки меньше времени ($P < 0.01$, тест Манна-Уитни) (Рис. 6А). Из 12 опытных тараканов останавливался только 1 (в контроле 10 из 11) (Рис. 7А). По мере увеличения интенсивности освещения количество останавливающихся животных увеличивалось (7 из 11 для средней и 10 из 14 для низкой интенсивности) и разница с контролем по числу и времени остановок исчезла ($P > 0.05$, тест Манна-Уитни). При низкой интенсивности зеленого света лишь 1 таракан показывал несколько коротких замираний, время замирания в среднем составило 44.2 с, при средней интенсивности замирало 3 таракана, время замирания в среднем составило 95.3 с (Рис. 7Б). При высокой интенсивности зеленого света замирали 9 из 14 тараканов и время замирания значительно возросло по сравнению с 1-й сессией ($P < 0.01$, тест Вилкоксона) и контролем ($P < 0.05$, тест Манна-Уитни) (Рис. 6Б).



А



Б

Рис. 6. Время (с), затраченное на остановки (А) и замираний (Б) во вторых сессиях экспериментов. Контр – контрольный эксперимент при красном свете. ФЛ – опыт при люминесцентной лампе. ГОС – контроль с инъекцией физ. р-ра, GO – опыт с инъекцией зеленого опсина. БГ – эксперименты с белоглазыми мутантами. Цвет столбиков соответствует цвету освещения. 1, 2, 3 – низкая, средняя и высокая интенсивность света. Звездочками обозначена достоверность отличий от контроля (* – $P < 0.05$; ** – $P < 0.01$; *** – $P < 0.001$).

При УФ-освещении во 2 сессии эксперимента тараканы чаще останавливаются, как и в контроле, но значительно больше времени проводят замершими ($P < 0.05$ для средней интенсивности и $P < 0.01$ для средней интенсивности, тест Манна-Уитни). Большинство тараканов замирали, независимо от интенсивности УФ-света (8 из 12, 8 из 9 и 9 из 13 животных при низкой, средней и высокой интенсивностях соответственно).

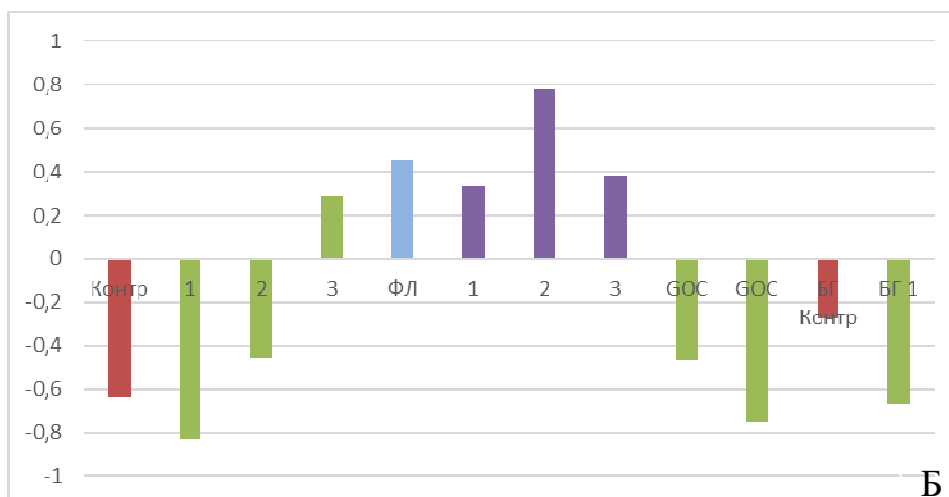
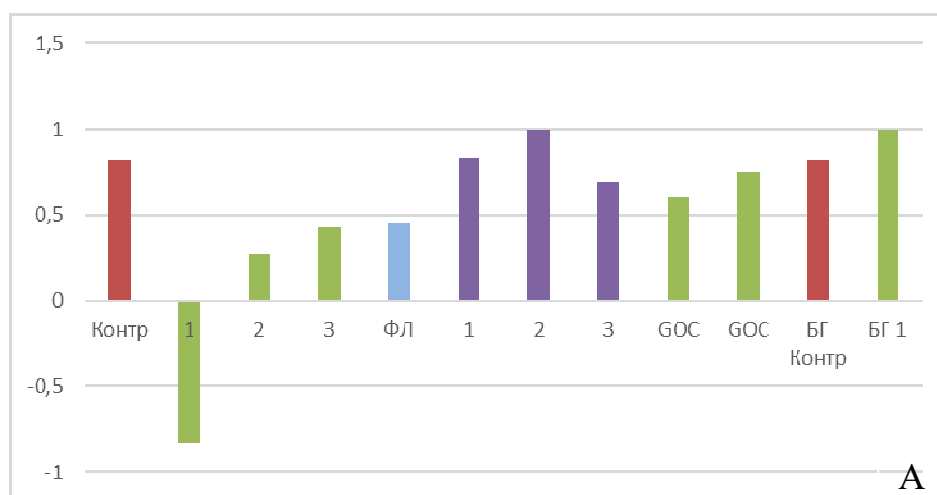


Рис. 7. Распределение по наличию/отсутствию форм неактивности у тараканов *Periplaneta americana* во вторых сессиях экспериментов. Контр – контрольный эксперимент при красном свете. ФЛ – опыт при люминесцентной лампе. GOC – контроль с инъекцией физ.р-ра, GO – опыт с инъекцией зеленого опсина. БГ – эксперименты с белоглазыми мутантами. Цвет столбиков соответствует цвету освещения. 1, 2, 3 – низкая, средняя и высокая интенсивность света.
 А – Распределение останавливающихся и не останавливающихся животных (-1 – никто не стоял, +1 – все стояли).
 Б – Распределение замиравших и не замиравших животных (-1 – никто не замирал, +1 – все замирали).

Локомоторная активность при зеленом свете любой интенсивности оставалась на высоком уровне во 2 сессии (Рис. 8), а при УФ сходно снижалась во 2 сессии при всех интенсивностях ($P < 0.01$, критерий Стьюдента для парных наблюдений).

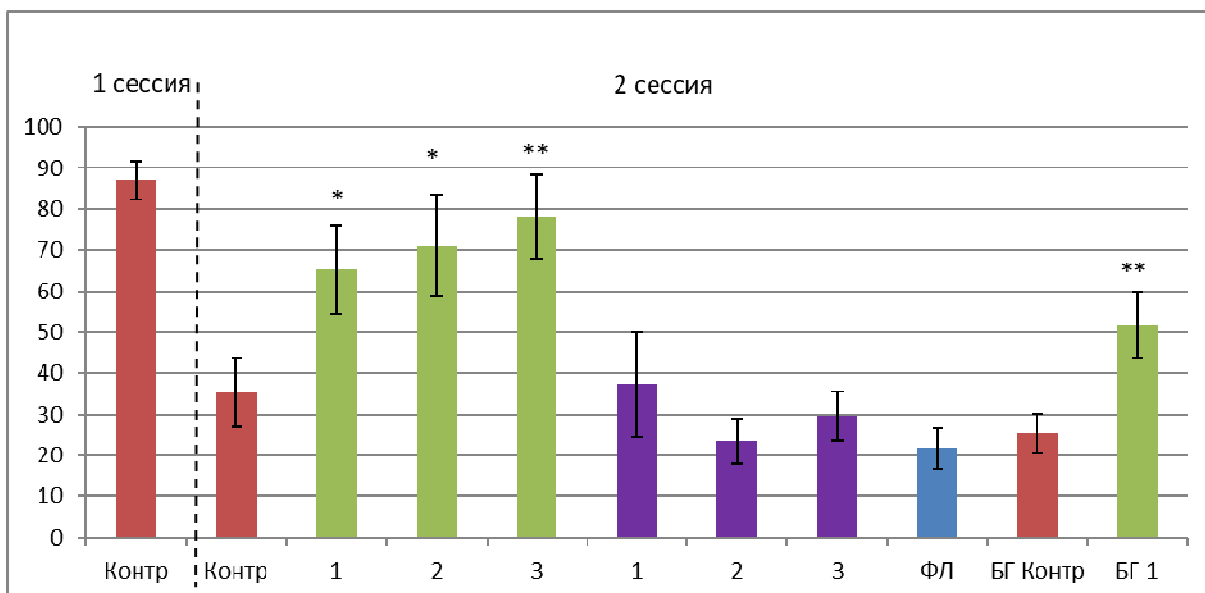


Рис. 8. Локомоторная активность тараканов при освещении разными источниками света. Контр – контрольный эксперимент при красном свете. ФЛ – опыт при люминесцентной лампе. ГОС – контроль с инъекцией физ. р-ра, ГО – опыт с инъекцией зеленого опсина. БГ – эксперименты с белоглазыми мутантами. Цвет столбиков соответствует цвету освещения. 1, 2, 3 – низкая, средняя и высокая интенсивность света. Показано среднее число посещенных квадрантов за одну сессию и ошибки средних. Звездочками обозначена достоверность отличий от контроля (* – $P < 0.05$; ** – $P < 0.01$).

При зеленом свете низкой интенсивности тараканы реже чистят антенны ($P < 0.05$, тест Вилкоксона), чем в 1 сессии и значительно дольше чистят конечности ($P < 0.01$ для передних ног, $P < 0.05$ для средних и задних ног, тест Стьюдента для парных наблюдений), что соответствует изменениям груминга в контрольной группе. При зеленом свете средней интенсивности тараканы реже и менее продолжительно чистят средние и задние ноги ($P < 0.05$, тест Вилкоксона). При высокой интенсивности зеленого света чистки антенн и ног во 2 сессии становятся значительно реже ($P < 0.01$, тест Вилкоксона) и занимают меньше времени ($P < 0.05$, тест

Вилкоксона). Дисперсионный анализ выявил отличия в частоте (ANOVA, $F_{1/21} = 9.11$, $P < 0.01$) и времени (ANOVA, $F_{1/21} = 5.4$, $P < 0.05$) чисток церок при среднем зеленом свете, частоте и времени чисток оснований антенн (ANOVA, $F_{1/24} = 9.73$, $P < 0.01$ для частоты, $F_{1/24} = 8.73$, $P < 0.01$ для времени), передних ног (ANOVA, $F_{1/24} = 4.4$, $P < 0.05$ для частоты, $F_{1/24} = 6.95$, $P < 0.05$ для времени), времени чисток антенн (ANOVA, $F_{1/24} = 4.95$, $P < 0.05$) и церок (ANOVA, $F_{1/24} = 5.89$, $P < 0.05$) при зеленом свете высокой интенсивности.

При УФ свете низкой интенсивности частота чисток антенн снижается ($P < 0.01$, тест Вилкоксона), а длительность чистки антенн ($P < 0.01$, тест Вилкоксона) и передних ног ($P < 0.05$, тест Вилкоксона) увеличивается. При средней интенсивности освещения изменений груминга между сессиями не обнаружено; при высокой интенсивности света частота чисток антенн снижается ($P < 0.01$, тест Вилкоксона), а длительность чистки антенн ($P < 0.05$, тест Вилкоксона) увеличивается. Дисперсионный анализ выявил уменьшение длительности чисток ног при низкой интенсивности (ANOVA, $F_{1/21} = 5.16$, $P < 0.05$ для передних ног и $F_{1/17} = 13.01$, $P < 0.01$ для средних и задних ног), частоты чисток антенн (ANOVA, $F_{1/19} = 9.16$, $P < 0.01$) и церок (ANOVA, $F_{1/19} = 4.71$, $P < 0.05$) при средней интенсивности, оснований антенн (ANOVA, $F_{1/23} = 7.58$, $P < 0.05$) и церок (ANOVA, $F_{1/23} = 10.9$, $P < 0.01$) при высокой интенсивности света.

При анализе последовательностей чисток значимых отличий между 1 и 2 сессией экспериментов с низкой интенсивностью зеленого света и по сравнению с контролем не обнаружено. При зеленом свете средней и высокой интенсивности длительность последовательности, в отличие от контроля, остается короткой ($P > 0.05$, тест Манна-Уитни), что свидетельствует о наличии стрессовой реакции. При зеленом свете высокой интенсивности уменьшается количество последовательностей, число элементов в них ($P < 0.01$, тест Вилкоксона), длительность последовательностей ($P > 0.05$, тест Манна-Уитни). При низкой

интенсивности УФ-света во 2 сессии число последовательностей уменьшается ($P < 0.05$, тест Вилкоксона), но их продолжительность и число элементов увеличиваются ($P < 0.01$, тест Вилкоксона). При средней и высокой интенсивностях изменений в последовательностях не обнаружено.

Серия 3. «Монохроматическое освещение при выборочном сайленсинге генов опсина». Отличий в остановках и замираниях тараканов при инъекции двуцепочечной РНК зеленого опсина (pGO1) по сравнению с контрольной группой не обнаружено. Однако, тараканы с инъекциями делают более частые и короткие остановки по сравнению с неколотыми тараканами при слабом зеленом свете ($P < 0.001$, критерий Стьюдента для независимых наблюдений). 12 из 15 тараканов контрольной группы и 14 из 16 тараканов опытной группы останавливались (по сравнению с 1 из 12 у тараканов без инъекций при той же интенсивности освещения) (Рис. 7А).

Единичные особи замирали (4 из 15 в контроле и 2 из 16 в опыте) (Рис. 7Б), но длительность замираний достоверно не отличалась от контроля без инъекций и составляла 74.3 ± 27.3 с для тараканов с контрольной инъекцией и 52.9 ± 41.4 с для тараканов с инъекцией РНК опсина (Рис. 6Б).

Изменения локомоторной активности соответствуют таковым у тараканов без инъекций, т.е. при зеленом свете уровень локомоторной активности остается высоким, а при УФ-свете – понижается во 2 сессии эксперимента ($P < 0.001$, критерий Стьюдента для парных наблюдений) (Рис. 9).

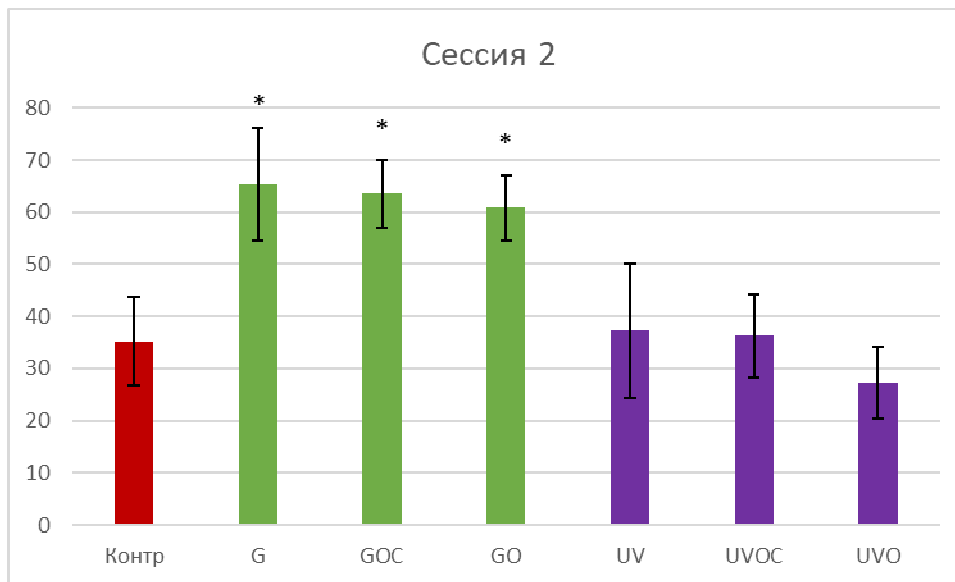


Рис. 9. Локомоторная активность тараканов во 2 сессии при освещении зеленым и УФ-светом низкой интенсивности. Цвет столбиков соответствует цвету освещения. Контр – контрольный эксперимент при красном свете. G – эксперименты с интактными тараканами при зеленом свете. GOC – контроль с инъекцией физ.р-ра, GO – опыт с инъекцией зеленого опсина. Показано среднее число посещенных квадрантов за одну сессию и ошибки средних. Звездочками обозначена достоверность отличий от контроля (* – $P < 0.05$).

Серия 4. «Монохроматическое освещение при отсутствии экранирующего фотопигмента глаза». В контрольной группе белоглазые тараканы во второй сессии больше стоят ($P < 0.01$, тест Вилкоксона) и остановки значительно длиннее ($P < 0.05$, тест Вилкоксона). В опытной группе тараканы останавливаются чаще, и суммарно больше времени стоят ($P < 0.05$, тест Вилкоксона), значительное время из которого полностью неподвижны ($P < 0.05$, тест Вилкоксона).

По сравнению с тараканами дикого типа белоглазые тараканы в 1 сессии часто останавливаются ($P < 0.01$, критерий Стьюдента для независимых наблюдений) и больше времени стоят ($P < 0.05$, критерий Стьюдента для независимых наблюдений). При зеленом свете все белоглазые тараканы останавливаются (12 из 12), в то время как черноглазые тараканы практически не останавливаются (1 из 12) (Рис. 6А).

В контрольной группе во 2 сессии тараканы чаще и больше чистят антенны ($P < 0.001$, критерий Стьюдента для парных наблюдений), а длительность чисток оснований антенн и передних ног увеличивается

($P < 0.05$, критерий Стьюдента для парных наблюдений). В опытной группе во 2 сессии тараканы реже чистят антенны, а длительность чисток антенн, средних и задних ног увеличивается ($P < 0.05$, критерий Стьюдента для парных наблюдений). Достоверных отличий между опытной и контрольной группами не обнаружено. И в опытной, и в контрольной группе увеличивается длительность последовательностей чисток, что говорит об отсутствии стресса.

Как и тараканы дикого типа, белоглазые особи при зеленом свете сохраняют высокий уровень локомоторной активности (Рис. 8).

Серия 5. «Поведение группы самцов в убежище в начале фотофазы». Перед началом фотофазы в убежище находятся 2-5 тараканов. После включения света насекомые, находящиеся вне убежища, в течение первых нескольких минут заходят в него, занимая свободные места, а также, проявляя элементы агрессивного поведения (вздрагивания, кусание ног соседа, толкание), пытаются сместить уже находящихся в убежище особей. После равномерного распределения по убежищу тараканы полностью прекращают активность, лишь изредка чистятся и вздрагивают. Отдельные особи могут выходить из убежища обратно в вольер. Почти все время тараканы стоят (1513.7+193.4 с до и 1576.9+90.1 с после включения света), часть времени оставаясь абсолютно неподвижными (1202+182.3 с до и 667.7+69.2 с после включения света). Тараканы замирали как до, так и после начала фотофазы, однако после включения света из-за агрессивных взаимодействий со стороны прибывших особей, кол-во остановок и замираний возрастали, а их длительность уменьшалась (1.6+0.3 против 7.8+0.6, $P < 0.001$, тест Манна-Уитни). 15 из 24 тараканов вздрагивали после захода в гнездо новых тараканов, что отражает их возбужденное состояние.

Частота чисток антенн ($P < 0.001$, критерий Стьюдента для независимых наблюдений) и их оснований ($P < 0.05$, критерий Стьюдента для независимых наблюдений), передних ног ($P < 0.001$, критерий

Стьюдента для независимых наблюдений) у тараканов данной серии значительно ниже, чем в первой половине скотофазы, а длительность чисток антенн ($P < 0.001$, критерий Стьюдента для независимых наблюдений), средних и задних ног ($P < 0.05$, критерий Стьюдента для независимых наблюдений) возрастает.

4 таракана показывали горизонтальные повороты брюшком после включения света, это поведение повторялось 1-12 раз у каждого таракана и длилось не более 5 с. Вероятно, это один из элементов активности у самцов, связанный с подготовкой к половому поведению или формированием сперматофора. Нельзя исключить, что горизонтальные повороты брюшком связаны с более тщательной чисткой каудального конца тела и могут рассматриваться как форма груминга.

Выводы

- 1) Периоды полной неподвижности – замирания – возникают вследствие стимуляции фоторецепторов, чувствительных к коротковолновому освещению.
- 2) Усиление локомоторной активности вызывается активизацией длинноволновых фоторецепторов.
- 3) При увеличении интенсивности света изменения груминга соответствуют усилению стресса.
- 4) Белоглазые мутанты показывают реакцию на свет, характерную для тараканов дикого типа при более высокой интенсивности освещения.
- 5) Впервые описано поведение тараканов в убежище во время фотофазы. Периоды полной неподвижности соответствуют замираниям при освещении коротковолновым светом, свидетельствуя о возникновении эффекта маскинга.

Список публикаций по теме работы

Статьи

1. Новикова Е.С., Жуковская М.И. Октопамин, гормон стресса насекомых, изменяет паттерн груминга у таракана *Periplaneta americana*.// ЖЭБФ . 2015. Т.51. №2, С. 139-141.
2. Новикова Е.С., Жуковская М.И. Реакция замирания под действием яркого света у американского таракана, *Periplaneta americana*.//Сенсорные системы. 2017. Т.31, №1. С. 44-51. <https://elibrary.ru/item.asp?id=28289876>
3. Zhukovskaya M, Novikova E, Saari P, Frolov RV. Behavioral responses to visual overstimulation in the cockroach *Periplaneta americana* L. *Journal of Comparative Physiology A*. 2017 Dec 1;203(12):1007-1015. <https://doi.org/10.1007/s00359-017-1210-8>
4. Saari, P., Immonen, EV., Kemppainen, J. et al. Changes in electrophysiological properties of photoreceptors in *Periplaneta americana* associated with the loss of screening pigment. *J Comp Physiol A* (2018) 204: 915–928. <https://doi.org/10.1007/s00359-018-1290-0>

Тезисы докладов.

5. Zhukovskaya M., Novikova. E Stress-induced grooming in insect: similarity with rodent model. Proceedings of ICN 2014, Sapporo, Japan, 28/07-1/08/2014. PO1148.
6. Новикова Е.С., Жуковская М.И.. Поведенческие и физиологические механизмы ориентации самцов таракана в феромонном облаке. Ориентации и навигации животных. Тезисы научной конференции 13-17 октября 2014 Москва. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. С.44.
7. Zhukovskaya M.I., Novikova E.S. Threshold and suprathreshold pheromone stimuli in isolated *Periplaneta americana* males. Abstracts of 14th ESITO, 20-25 September, 2015 , P.29.
8. Zhukovskaya M.I., Novikova E.S. Pheromone and non-pheromone odor cleanup from an insect antenna: the role of grooming. Abstracts of the 9th

International Congress of Comparative Physiology and Biochemistry: From molecules to macrophysiology. Krakow, 23-28 August 2015, P.102

9. Novikova E.S., Zhukovskaya M.I. UV-light-induced freezing in cockroach *Periplaneta americana*: sleep or passive avoidance? Abstracts of 21st East European Conference of the International Society for Invertebrate Neurobiology. Zvenigorod, 15-19 May 2016, P. 61

10. Novikova E.S, Rodionov I.A., Zhukovskaya M.I. Bright light induces freezing behavior and stress-like changes in grooming in the cockroach, *Periplaneta Americana*. Abstracts of 23rd International "Stress and Behavior" Neuroscience and Biopsychiatry Conference. Saint-Petersburg, 16-19 May 2016, V.5, P. 39-40

11. Новикова Е.С., Жуковская М.И., Мильцын А.А., Кавокин К.В., Чербунин Р.В., Коптева Н.Е. Спектральные характеристики поведенческих реакций ночного насекомого на свет. Тезисы докладов Первой российской конференции «Физика – наукам о жизни», 12-16 сентября 2016. СПб.: ФТИ им. А.Ф. Иоффе, 2016. С. 66

12. Новикова Е.С., Лычаков Д.В., Жуковская М.И. Асимметрия антенн насекомого: морфометрия и груминг. Пятнадцатое Всероссийское Собрание с международным участием и восьмая Школа по эволюционной физиологии. Сборник материалов. Санкт-Петербург, 17-22 октября 2016 г. – СПб.: ВВМ, 2016. – С. 177

13. Zhukovskaya M.I., Novikova E.S. Behavioral response to lighting during scotophase in the cockroach: light wavelength and intensity. "Visionarium" quindecimus XV at Tvarminne Zoological Station, University of Helsinki, October (20)21-23 2016. P. 42-43

14. Novikova E.S., Zhukovskaya M.I. Complete mating behavior in males *Periplaneta americana* in response to sex pheromone requires additional unknown volatile // Abstracts of 15th ESITO, 17-22 September, 2017 , P.25-26

15. Новикова Е.С. Флуктуирующая асимметрия груминга отражает уровень стресса у насекомого. VI Всероссийская конференция по

поведению животных, 4-7 декабря 2017. Материалы научной конференции. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2017. С. 110.

Список цитируемой литературы

1. Aschoff J. Exogenous and endogenous components in circadian rhythms //Cold Spring Harbor symposia on quantitative biology. – Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1960. – Т. 25. – С. 11-28.
2. Aschoff J. Circadian rhythms: influences of internal and external factors on the period measured in constant conditions 1 //Zeitschrift für Tierpsychologie. – 1979. – Т. 49. – №. 3. – С. 225-249.
3. Aschoff J. (ed.). Handbook of behavioral neurobiology. – Plenum Publishing Corporation, 1981. – Т. 4.
4. Bell W. J., Sams G. R. Aggressiveness in the cockroach *Periplaneta americana* (Orthoptera, Blattidae) //Behavioral biology. – 1973. – Т. 9. – №. 5. – С. 581-593.
5. Butler R. The identification and mapping of spectral cell types in the retina of *Periplaneta americana* //Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology. – 1971. – Т. 72. – №. 1. – С. 67-80.
6. Coombe P. E. Wavelength specific behaviour of the whitefly *Trialeurodes vaporariorum* (Homoptera: Aleyrodidae) //Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology. – 1981. – Т. 144. – №. 1. – С. 83-90.
7. El Jundi B. et al. Integration of polarization and chromatic cues in the insect sky compass //Journal of Comparative Physiology A. – 2014. – Т. 200. – №. 6. – С. 575-589.
8. French A. S. et al. Transcriptome analysis and RNA interference of cockroach phototransduction indicate three opsins and suggest a major role for TRPL channels //Frontiers in physiology. – 2015. – Т. 6. – С. 207.
9. Greiner B. Adaptations for nocturnal vision in insect apposition eyes //International review of cytology. – 2006. – Т. 250. – С. 1-46.

10. Hardie J. Spectral specificity for targeted flight in the black bean aphid, *Aphis fabae* //Journal of Insect Physiology. – 1989. – T. 35. – №. 8. – C. 619-626.
11. Hastings J. W. Circadian rhythms: the physiology of biological timing //Neural and integrative animal physiology. – 1991.
12. Heimonen K. et al. Signal coding in cockroach photoreceptors is tuned to dim environments //Journal of neurophysiology. – 2012. – T. 108. – №. 10. – C. 2641-2652.
13. Kavlie R. G., Albert J. T. Chordotonal organs //Current Biology. – 2013. – T. 23. – №. 9. – C. R334-R335.
14. Kinoshita M., Arikawa K. Colour constancy in the swallowtail butterfly *Papilio xuthus* //Journal of Experimental Biology. – 2000. – T. 203. – №. 23. – C. 3521-3530.
15. Kral K. Ultraviolet vision in European owlflies (Neuroptera: Ascalaphidae): a critical //Eur. J. Entomol. – 2002. – T. 99. – C. 1-4.
16. Labhart T., Meyer E. P. Neural mechanisms in insect navigation: polarization compass and odometer //Current opinion in neurobiology. – 2002. – T. 12. – №. 6. – C. 707-714.
17. Leppla N. C., Koehler P. G., Agee H. R. Circadian rhythms of the German cockroach (Dictyoptera: Blattellidae): locomotion in response to different photoperiods and wavelengths of light //Journal of insect physiology. – 1989. – T. 35. – №. 1. – C. 63-66.
18. Lewis T., Taylor L. R. Diurnal periodicity of flight by insects //Transactions of the Royal Entomological Society of London. – 1965. – T. 116. – №. 15. – C. 393-435.
19. Lipton G. R., Sutherland D. J. Activity rhythms in the American cockroach, *Periplaneta americana* //Journal of Insect Physiology. – 1970. – T. 16. – №. 8. – C. 1555-1566.

20. Matsui T. et al. The pars intercerebralis as a modulator of locomotor rhythms and feeding in the American cockroach, *Periplaneta americana* //Physiology & behavior. – 2009. – T. 96. – №. 4-5. – C. 548-556.
21. Mchugh P. R. et al. Comparative physiology. – American Physiological Society, 1997. – T. 1.
22. Menzel R. Spectral Sensitivity and Color Vision in Invertebrates. – Handbook of Sensory Physiology, 1979. C. 503-580.
23. Menzel R., Greggers U. Natural phototaxis and its relationship to colour vision in honeybees //Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology. – 1985. – T. 157. – №. 3. – C. 311-321.
24. Mizunami M. Functional diversity of neural organization in insect ocellar systems //Vision research. – 1995. – T. 35. – №. 4. – C. 443-452.
25. Mote M. I., Goldsmith T. H. Spectral sensitivities of color receptors in the compound eye of the cockroach *Periplaneta* //Journal of Experimental Zoology. – 1970. – T. 173. – №. 2. – C. 137-145.
26. Mrosovsky N. Masking: history, definitions, and measurement //Chronobiology international. – 1999. – T. 16. – №. 4. – C. 415-429.
27. Pittendrigh C. S. Circadian rhythms and the circadian organization of living systems //Cold Spring Harbor symposia on quantitative biology. – Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1960. – T. 25. – C. 159-184.
28. Reeb S. G. Plasticity of diel and circadian activity rhythms in fishes //Reviews in Fish Biology and Fisheries. – 2002. – T. 12. – №. 4. – C. 349-371.
29. Rivault C. Social stimulation as a circadian synchronizer in *Periplaneta americana* //Biological Rhythm Research. – 1984. – T. 15. – №. 4. – C. 301-313.
30. Robert W. Matthews, Janice R. Matthews. Insect Behavior. – Springer Science & Business Media, 2009. C. 514
31. Romero A., Potter M. F., Haynes K. F. Circadian rhythm of spontaneous locomotor activity in the bed bug, *Cimex lectularius* L //Journal of insect physiology. – 2010. – T. 56. – №. 11. – C. 1516-1522.

32. Rowland M. Changes in the circadian flight activity of the mosquito *Anopheles stephensi* associated with insemination, blood-feeding, oviposition and nocturnal light intensity // *Physiological entomology*. – 1989. – Т. 14. – №. 1. – С. 77-84.
33. Sehadova H. et al. Temperature entrainment of *Drosophila*'s circadian clock involves the gene *nocte* and signaling from peripheral sensory tissues to the brain // *Neuron*. – 2009. – Т. 64. – №. 2. – С. 251-266.
34. Silverman J. M. Patterns of response to sex pheromone by young and mature adult male cockroaches, *Periplaneta americana* // *Journal of Insect Physiology*. – 1977. – Т. 23. – №. 8. – С. 1015-1019.
35. Thakurdas P. et al. Light at night alters the parameters of the eclosion rhythm in a tropical fruit fly, *Drosophila jambulina* // *Chronobiology international*. – 2009. – Т. 26. – №. 8. – С. 1575-1586.
36. Warrant E., Dacke M. Vision and visual navigation in nocturnal insects // *Annual review of entomology*. – 2011. – Т. 56. – С. 239-254.
37. Weber G., Renner M. The ocellus of the cockroach, *Periplaneta americana* (Blattariae) // *Cell and tissue research*. – 1976. – Т. 168. – №. 2. – С. 209-222.
38. Wehner R. The ant's celestial compass system: spectral and polarization channels // *Orientation and communication in arthropods*. – Birkhäuser, Basel, 1997. – С. 145-185.
39. Yang E. C., Lee D. W., Wu W. Y. Action spectra of phototactic responses of the flea beetle, *Phyllotreta striolata* // *Physiological entomology*. – 2003. – Т. 28. – №. 4. – С. 362-368.
40. Zhukovskaya M. I. Circadian rhythm of sex pheromone perception in the male American cockroach, *Periplaneta americana* L // *Journal of Insect Physiology*. – 1995. – Т. 41. – №. 11. – С. 941-946.
41. Грибакин Ф. Г. Механизмы фоторецепции насекомых. – " Наука," Ленинградское отделение, 1981.

42. Новикова Е. С., Жуковская М. И. Реакция замирания под действием яркого света у американского таракана, *Periplaneta americana* //Сенсорные системы. – 2017. – Т. 31. – №. 1. – С. 44-50.
43. Жуковская М. И., Лычаков Д. В. Асимметрия груминга антенн тараканов *Periplaneta americana* //Российский физиологический журнал им. ИМ Сеченова. – 2014. – Т. 100. – №. 7. – С. 829-840.