ЭНТОМОЛОГИЧЕСКОЕ ОБОЗРЕНИЕ, XXXVIII, 2, 1959
REVUE d'ENTOMOLOGIE, de l'URSS

Г. А. Мазохин-Поршняков

ОТРАЖЕНИЕ УЛЬТРАФИОЛЕТОВЫХ ЛУЧЕЙ ЦВЕТКАМИ РАСТЕНИЙ И ЗРЕНИЕ НАСЕКОМЫХ

[G. A. MAZOCHIN-PORSHNJAKOV. DIE ULTRAVIOLETTREFLEXION DER BLÜTEN UND DAS SEHEN DER INSEKTEN]

Не подлежит сомнению, что окраска венчиков растений имеет сигнальное значение для насекомых — их опылителей. Разнообразие окрасок цветков наряду с разнообразием их запаха и формы позволяет насекомым зрительно находить те или иные цветущие растения.

После того как Кюн и Поль (Kühn und Pohl, 1921) установили, что медоносная пчела поддается дрессировке на ультрафиолетовые лучи, т. е. у нее можно выработать условный рефлекс на различение ультрафиолетовых лучей от лучей видимой части спектра, представлялось интересным изучить особенности отражения ультрафиолета венчиками растений. Следовало решить: в какой мере помогают эти лучи опознаванию насекомыми цветущих растений?

В 1923 г. Рихтмайер (Richtmyer, 1923) первым опубликовал данные об измерении (с применением кварцевого спектрографа) коэффициентов отражения ультрафиолета лепестков серии растений североамериканской флоры. Им было найдено, что из 25 взятых растений только у четырех венчики отражали более 10% ультрафиолетовых лучей, — это Onagra biennis, Rudbeckia laciniata, Laciniaria punctata и Solanum rostratum. Кроме того, все изученные им растения значительно разнились по степени отражения этих лучей. Однако решение формулируемого Рихтмайером вопроса: «Достаточно ли количество ультрафиолета, отражаемого цветками, чтобы играть важную роль в окраске растений, воспринимаемой насекомыми», автор оставляет за биологами.

Этому же вопросу была посвящена работа Лутца (Lutz, 1924), который путем фотографирования цветков в ультрафиолетовых лучах качественно изучал особенности отражения этих лучей у многих тоже североамериканских растений. Им было установлено, что всего лишь 30% всех исследованных цветков отражали ультрафиолет достаточно сильно и что они чаще всего имели желтую, красную или голубую окраску. Среди белых цветков значительное отражение ультрафиолета встречалось очень редко. В результате своих исследований Лутц пришел к выводу, что роль отраженных цветками ультрафиолетовых лучей в зрительных оценках насекомых невелика, поскольку в природе редко встречаются растения с высоким отражением ультрафиолета. Позднее к тому же выводу присоединился Крейн (Crane, 1954).

Определение коэффициентов отражения ультрафиолета (для λ 313 и 365 mμ) цветками европейских растений было выполнено Лотмаром (Lotmar, 1933). По его данным, из 80 изученных видов около $^1/_4$ отражали ультрафиолет в заметном количестве: более 4—5% для λ 365 mμ. Исходя

из этого факта [по суще
и проведенной им успеш
отражаемые лепестками
фильтрами для поглощ
о большом значении ул
щих растений. Примерн
1943) в своем обзоре ра
Из других исследов
теме, нам известны дан
и Калитина (1941). Поп
растений отражали до 9
альбедо летних (зелены
(400—720 mμ) колеблетс
щение листьями света от
его длина волны.
Настоящая статья и
высказывания различны
вании насекомыми цве
наши измерения интенс
зелеными частями раст
флоры, проведенные в 1

Метод настоящего иссле
мента, примененной нами ра
фиолета крыльями бабочек (
Растения и шкала станда
менно фотографировались кр
освещении. Монохроматизац
ного объектива, надеваемого
фотопленки, в результате чег
с максимумом энергии в райо
сравнения (фотоэлектрически
растений и находящегося в т
При определении коэффи
чет не принималось. Точност
коэффициентов и ±2% для
Измерение коэффициенто
перед глазами всю картину о
растения и подмечать сходст
окраске».

ИЗМЕРЕНИЕ ОТРАЖЕНИ
И ЗЕЛЕ

Нами было изучено б
подмосковных и некотор
Из табл. 1 видно, что ве
отражают до 5% ультрафи
они отражают более 10%
cuculi, Adonis vernalis, P
отражают около 40% уль
Из этой же таблицы ф
ния ультрафиолета чаще
голубыми и пурпурными
его наблюдаются среди б
обобщения зависимости м
поглощения им ультрафи
ствует причинная связь.

, XXXVIII, 2, 1959
e l'URSS

ЧЕЙ ЦВЕТКАМИ
ОМЫХ

IOLETTREFLEXION DER
TEN]

в растений имеет сиг-
ей. Разнообразие окра-
а и формы позволяет
ие растения.
1921) установили, что
льтрафиолетовые лучи,
на различение ультра-
ра, представлялось ин-
трафиолета венчиками
ют эти лучи опознава-

м опубликовал данные
ографа) коэффициентов
гений североамерикан-
астений только у четы-
их лучей, — это Onagra
и Solanum rostratum.
о разнились по степени
ируемого Рихтмайером
ета, отражаемого цвет-
гений, воспринимаемой

а (Lutz, 1924), который
вых лучах качественно
к тоже североамерикан-
ь 30% всех исследован-
ильно и что они чаще
у. Среди белых цветков
сь очень редко. В ре-
оду, что роль отражен-
ых оценках насекомых
я растения с высоким
выводу присоединился

афиолета (для λ 313 и
выполнено Лотмаром
ов около $^1/_4$ отражали
для λ 365 mμ. Исходя

из этого факта [по существу того же, что установил и Лютц (Lutz, 1924)] и проведенной им успешной дрессировки пчел на ультрафиолетовые лучи, отражаемые лепестками цветков (лепестки покрывались специальными фильтрами для поглощения всех прочих лучей), Лотмар говорит уже о большом значении ультрафиолета в распознавании насекомыми цветущих растений. Примерно в том же смысле высказывался Вейс (Weiss, 1943) в своем обзоре работ по цветовому зрению насекомых.

Из других исследований, имеющих отношение к рассматриваемой теме, нам известны данные Поппа и Брауна (Popp and Brown, 1936) и Калитина (1941). Попп и Браун нашли, что листья 10 изученных ими растений отражали до 9% лучей с λ 336 mμ. Согласно Калитину (1941), альбедо летних (зеленых) листьев деревьев для всего видимого спектра (400—720 mμ) колеблется от 9 (малина) до 21% (лох серебристый); поглощение листьями света отдельных участков спектра тем выше, чем короче его длина волны.

Настоящая статья имеет целью критически оценить противоречивые высказывания различных авторов о значении ультрафиолета в распознавании насекомыми цветущих растений. Основой для нее послужили наши измерения интенсивности отражения ультрафиолета цветками и зелеными частями растений среднерусской, главным образом дикой флоры, проведенные в 1955 и 1956 гг.

МЕТОД

Метод настоящего исследования, в сущности, не отличается от техники эксперимента, примененной нами ранее для определения коэффициентов отражения ультрафиолета крыльями бабочек (Мазохин, 1957).

Растения и шкала стандартов с известными коэффициентами отражения одновременно фотографировались крупным планом (линейный масштаб 1 : 3) при солнечном освещении. Монохроматизация света достигалась применением обычного стеклянного объектива, надеваемого на него светофильтра VG-1 и несенсибилизированной фотопленки, в результате чего можно было делать снимки в ультрафиолетовых лучах с максимумом энергии в районе 360 mμ. Коэффициенты отражения вычислялись путем сравнения (фотоэлектрическим денситометром) плотности негативного изображения растений и находящегося в том же кадре изображения шкалы стандартов.

При определении коэффициентов отражения зеркальное отражение (блики) в расчет не принималось. Точность измерений равнялась около ±0.5% для небольших коэффициентов и ±2% для высоких.

Измерение коэффициентов отражения путем фотографирования позволяло иметь перед глазами всю картину отражения ультрафиолетовых лучей различными частями растения и подмечать сходство и различие в их соответствующей «ультрафиолетовой окраске».

ИЗМЕРЕНИЕ ОТРАЖЕНИЯ УЛЬТРАФИОЛЕТОВЫХ ЛУЧЕЙ ВЕНЧИКАМИ И ЗЕЛЕНЫМИ ЧАСТЯМИ РАСТЕНИЙ

Нами было изучено более 80 видов и форм главным образом диких подмосковных и некоторых степных (из Курской области) растений. Из табл. 1 видно, что венчики более 36% всех исследованных растений отражают до 5% ультрафиолетовых лучей. Примерно у $^1/_3$ всех растений они отражают более 10% этих лучей и только у четырех (Coronaria flos cuculi, Adonis vernalis, Pulmonaria angustifolia и Geranium sp.) венчики отражают около 40% ультрафиолета (рис. 4, 6).

Из этой же таблицы формально следует, что случаи высокого отражения ультрафиолета чаще всего наблюдаются среди растений с желтыми, голубыми и пурпурными венчиками, а случаи максимального поглощения его наблюдаются среди белых цветков. Однако мы воздерживаемся от обобщения зависимости между видимым цветом венчика и характером поглощения им ультрафиолета, поскольку между ними едва ли существует причинная связь. Последнюю следует искать в общности пигмен-

Таблица 1

Интенсивность отражения ультрафиолета венчиком цветков различной окраски

Цвет венчика	Число изученных растений	Интенсивность отражения ультрафиолета					
		около 1%	до 5%	от 5 до 10%	от 10 до 20%	от 20 до 40%	40% и более
Белый	16	2	12	1	1	0	0
Красный	3	0	0	2	0	1	0
Оранжевый . . .	4	3	0	0	1	0	0
Желтый	14	1	2	1	4	5	1
Розовый	9	2	3	1	2	0	1
Голубой	10	0	4	3	2	1	0
Лиловый	9	1	2	3	2	1	0
Пурпурный . . .	12	2	5	3	0	0	2
Всего . . .	77	11	28	14	12	8	4

тов и структурных особенностях покровов цветков, а не в их видимом цвете, как это делают Лютц (Lutz, 1924) и Лотмар (Lotmar, 1933).

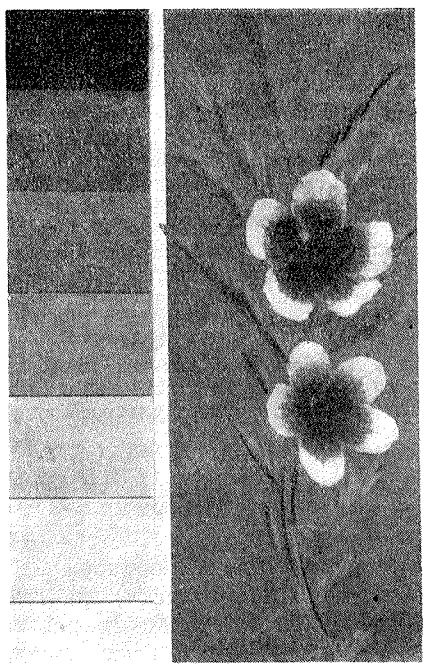


Рис. 1. Снимок (позитив) в ультрафиолетовых лучах цветков и листьев гусиной лапки (Potentilla anserina). Слева во всех рисунках — шкала стандартов с коэффициентами отражения от 3.5 до 70%.

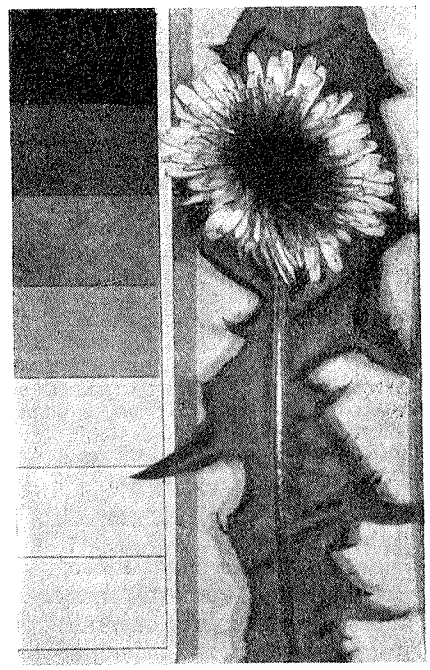


Рис. 2. Снимок (позитив) в ультрафиолетовых лучах цветка и листа одуванчика (Taraxacum officinale).

Как можно заметить из табл. 2, исследованные растения довольно сильно разнятся по интенсивности отражения ультрафиолета. Кроме того, не все части венчика отражают ультрафиолет в равной мере — основа-



Рис. 3. Снимок (позитив) в
товых лучах цветка бел
(Narcissus poëtic

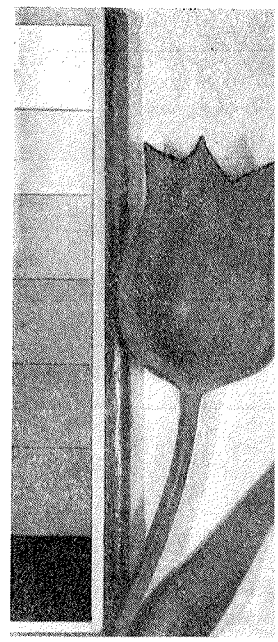


Рис. 5. Снимок (позитив)
олетовых лучах цветка
тюльпана Шренка (Tulip

в

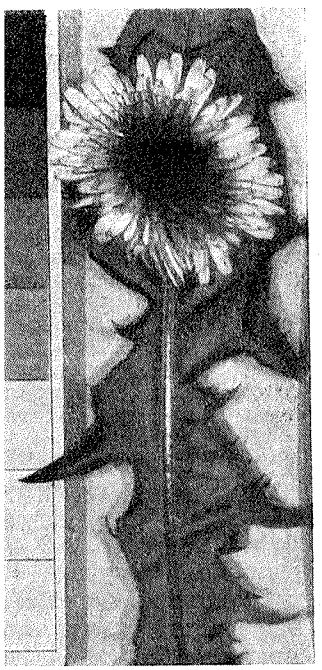
Таблица 1

цветков различной окраски

жения ультрафиолета

от 10 до 20%	от 20 до 40%	40% и более
1	0	0
0	1	0
1	0	0
4	5	1
2	0	1
2	1	0
2	1	0
0	0	2
12	8	4

тков, а не в их видимом
ар (Lotmar, 1933).



Снимок (позитив) в ульт-
овых лучах цветка и лис-
ичника (Taraxacum offici-
nale).

анные растения довольно
льтрафиолета. Кроме того,
в равной мере — основа-

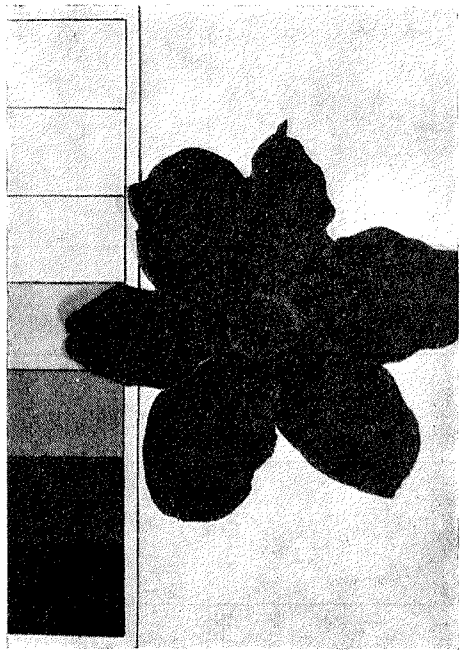


Рис. 3. Снимок (позитив) в ультрафиолетовых лучах цветка белого нарцисса (Narcissus poëticus).



Рис. 4. Снимок (позитив) в ультрафиолетовых лучах цветков и листьев медуницы (Pulmonaria angustifolia).

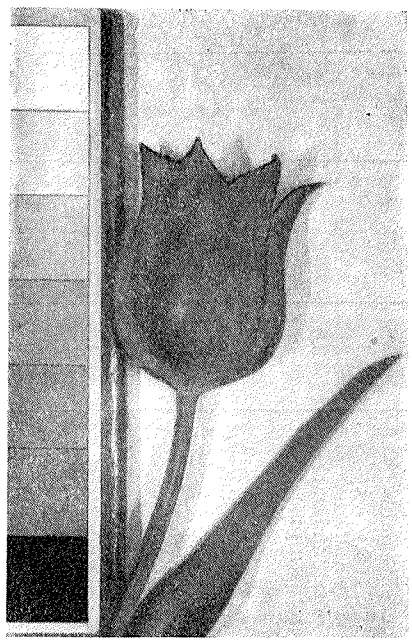


Рис. 5. Снимок (позитив) в ультрафиолетовых лучах цветка и листьев тюльпана Шренка (Tulipa Schrenkii).

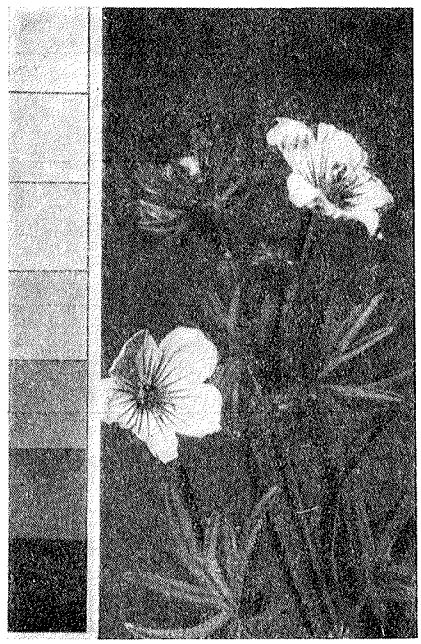


Рис. 6. Снимок (позитив) в ультрафиолетовых лучах цветков и листьев герани (Geranium sp.).

Таблица 2

Коэффициенты отражения (в %) ультрафиолетовых лучей (с λ примерно 360 mμ) цветками и зелеными частями растений

Названия растений	Цветок (изнутри)						Лист	Стебель	Примечания
	венчик		основание венчика		генеративные части				
	%	цвет	%	цвет	%	цвет			
1. Нарцисс (Narcissus poëticus)	≈ 2.5	Белый			< 1	Желтый			
2. Любка (Platanthera bifolia)	3	»						4	
3. Вьюнок (Convolvulus arvensis)	3	»					5		
4. Дрема (Melandrium album)	3.5	»					3.5	3.5	Внешняя поверхность венчика отражает 13%
5. Тысячелистник (Achillea millifolium)	2.5	»					3.5	3.5	
6. Нивянка (Leucanthemum vulgare)	≈ 2	»			≈ 2	Желтый		3.5	
7. Подорожник (Plantago media)	≈ 2	»					5		
8. Табак (Nicociana Sanderae)	3.5	»					5		
9. Донник (Melilotus albus)	5—8	»					3.5		
10. Флокс (Phlox sp., белая форма)	≈ 1	»					3.5		
11. Василек (Centaurea cyanus, белая форма)	16	»			> 1	Белый		4	
12. Бузина (Sambucus racemosa)	≈ 2	»					3		
13. Земляника (Fragaria vesca)	≈ 1	»					4		
14. Груша (Pirus communis)	3	»					3		
15. Лапчатка (Potentilla alba)	≈ 2	»			≥ 1	Белый	4		
16. Анемона (Anemone sylvestris)	≈ 2	»			≥ 1	Белый			

Таблица 2 (*продолжение*)

Названия растений	Цветок (изнутри)						Лист	Стебель	Примечания
	венчик		основание венчика		генеративные части				
	%	цвет	%	цвет	%	цвет			
17. Тюльпан (Tulipa Schrenkii)	6	Красный	42	Желтый			-	0	

9. Донник (Melilotus albus) . . .	5—8	»					3.5		
10. Флокс (Phlox sp., белая форма)	≈ 1	»					3.5		
11. Василек (Centaurea cyanus, белая форма)	16	»			> 1	Белый		4	
12. Бузина (Sambucus racemosa) .	≈ 2	»					3		
13. Земляника (Fragaria vesca) . .	≈ 1	»					4		
14. Груша (Pirus communis) . . .	3	»					3		
15. Лапчатка (Potentilla alba) . .	≈ 2	»			≥ 1	Белый	4		
16. Анемона (Anemone sylvestris) . .	≈ 2	»			≥ 1	Белый			

Таблица 2 (*продолжение*)

Названия растений	Цветок (изнутри)						Лист	Стебель	Примечания
	венчик		основание венчика		генеративные части				
	%	цвет	%	цвет	%	цвет			
17. Тюльпан (Tulipa Schrenkii) . .	6	Красный	12	Желтый			5	9	Данные относятся к внешней поверхности венчика
18. Зорька (Lychnis chalcedonica) .	6	»					3		
19. Мак (Papaver rhoeas)	21	»	6	Черный					
20. Марьянник (Melampyrum nemorosum)	≈ 1.5	Оранжевый					3		Прицветники (лиловые) отражают 5%
21. Дрок (Genista tinctoria)	15	»					3		
22. Пижма (Tanacetum vulgare) . .	≈ 1	»					3.5		
23. Настурция садовая (Tropaeolum sp.)	> 1	»	5	Желтый			4		Снаружи оранжевая часть лепестков отражает 5%, желтая 27%
24. Одуванчик (Taraxacum officinale)	20	Желтый			3	Желтый	3	3	
25. Подмаренник (Galium verum) .	2	»					3	3	
26. Кульбаба (Leontodon autumnalis)	30	»	3	Желтый			3.5	3.5	
27. Редька (Raphanus raphanistrum)	25	»					4		
28. Зверобой (Hypericum quadrangulum)	15	»			3	Желтый	3.5		

Таблица 2 (*продолжение*)

Названия растений	Цветок (изнутри)						Лист	Стебель	Примечания
	венчик		основание венчика		генеративные части				
	%	цвет	%	цвет	%	цвет			
29. Донник (Melilotus officinalis)	16	Желтый					4	4	
30. Льнянка (Linaria vulgaris)	≈ 1.5	»					6		
31. Лядвенец (Lotus corniculatus)	3	»					4	4	Данные относятся к наружной поверхности венчика
32. Лапчатка (Potentilla anserina)	20	»	≈ 2	Желтый			3.5		
33. Подсолнечник (Helianthus annuus)	10	»	> 1	»			4		
34. Козлобородник (Tragopogon pratense)	10	»			≈ 1	Желтый			
35. Горицвет (Adonis vernalis)	45	»			≈ 1	»	2		
36. Сурепка (Barbarea vulgaris)	35	»							
37. Лютик (Ranunculus sp.)	6	»			> 1	Желтый			
38. Кукушкин цвет (Coronaria flos cuculi)	40	Розовый	3	Розовый				< 1	
39. Смолка (Viscaria viscosa)	10	»						≈ 1	
40. Гвоздика (Dianthus deltoides)	≈ 1	»					3.5	3.5	
41. Спирея (Spirea sp.)	≈ 1.5	»					4		
42. Иван-чай (Chamaenerium angustifolium)	3	»					3.5		
43. Шиповник (Rosa canina)	15	»	≈ 1	Розовый	≈ 1	Желтый	3		
44. Горец (Polygonum scabrum)	6	»					3		
45. Яблоня (Malus pumila)	4	»			> 1	Белый	4		
46. Истод (Polygala comosa)	3	»							
47. Пролеска (Scilla sibirica)	3	Голубой					4		

Таблица 2 (*продолжение*)

Названия растений	Цветок (изнутри)						Лист	Стебель	Примечания
	венчик		основание венчика		генеративные части				
	%	цвет	%	цвет	%	цвет			
48. Змееголовник (Dracocephalum Ruyschiana)									

38. Кукушкин цвет (Coronaria flos cuculi)	40	Розовый	3	Розовый				<1	
39. Смолка (Viscaria viscosa)	10	»						≈ 1	
40. Гвоздика (Dianthus deltoides)	≈ 1	»					3.5	3.5	
41. Спирея (Spirea sp.)	≈ 1.5	»					4		
42. Иван-чай (Chamaenerium angustifolium)	3	»					3.5		
43. Шиповник (Rosa canina)	15	»	≈ 1	Розовый	≈ 1	Желтый	3		
44. Горец (Polygonum scabrum)	6	»					3		
45. Яблоня (Malus pumila)	4	»			>1	Белый	4		
46. Истод (Polygala comosa)	3	»							
47. Пролеска (Scilla sibirica)	3	Голубой					4		

Таблица 2 (*продолжение*)

Названия растений	Цветок (изнутри)						Лист	Стебель	Примечания
	венчик		основание венчика		генеративные части				
	%	цвет	%	цвет	%	цвет			
48. Змееголовник (Dracocephalum Ruyschiana)	7	Голубой					3.5		
49. Синюха (Polemonium coeruleum)	8.5	»	≈ 2	Голубой			6		
50. Василек (Centaurea cyanus, голубая форма)	21	»			>1	Светло-голубой		4	
51. Лупин (Lupinus sp.)	10	»					3.5		
52. Ирис (Iris aphylla)	6	»					6		
53. Живучка (Ajuga genevensis)	13	»					3		
54. Шалфей (Salvia pratensis)	3	»							
55. Незабудка (Myosotis silvatica)	≈ 2	»							
56. Незабудка (Myosotis micrantha)	≈ 2	»							
57. Короставник (Knautia arvensis)	≈ 1	Лиловый					3.5		
58. Паслен (Solanum dulcamara)	3.5	»			≈ 2	Желтый	4	4	
59. Черноголовка (Brunella vulgaris)	6	»							
60. Чистец (Stachys palustris)	6	»							
61. Фиалка (Viola mirabilis)	9	»					4		
62. Сирень (Syringa vulgaris)	10	»					3.5		
63. Будра (Glechoma hederacea)	4	»							
64. Вероника (Veronica prostrata)	30	»							
65. Картофель (Solanum tuberosum)	15	»			3	Желтый	3		
66. Гвоздика (Dianthus Borbasii)	≈ 1	Пурпурный						4.5	

Таблица 2 (*продолжение*)

Названия растений	Цветок (изнутри)						Лист	Стебель	Примечания
	венчик		основание венчика		генеративные части				
	%	цвет	%	цвет	%	цвет			
67. Герань (Geranium sp.)	40	Пурпурный	3	Пурпурный	20	Пурпурный	4.5	≈ 1	
68. Клевер (Trifolium pratense)	5	»					3.5	10—12	
69. Василек (Centaurea jacea)	≈ 2	»					3	3	
70. Вика (Vicia sativa)	5	»					3.5	3.5	
71. Петунья (Petunia hybrida)	3	»							
72. Левкой (Matthiola annua)	3	»							
73. Флокс (Phlox sp., пурпурная форма)	≈ 1	»					3.5		
74. Лопушник (Arctium tomentosum)	3	»							
75. Чертополох (Carduus Thoermeri)	3.5	»							
76. Медуница (Pulmonaria angustifolia)	40	»					3		
77. Чина (Lathyrus vernus)	8	»					4		
78. Nonnea pulla	> 1	Почти черный			4	Красноватый	3		
79. Тополь (Populus sp.)							8—10		
80. Negundo aceroides							4		
81. Береза (Betula sp.)									Белая кора отра жает 40%

ние лепестков (район р
слабее, чем их предвер
нативные части цвет
как правило, сильнее,
некоторых растений, н
ника или кульбабы, в
снимке в ультрафиолет
венчика, с его внутрен
ультрафиолетовые лучи

Тот факт, что Лотм
такая неравномерность
стка, объясняет расхо
его и нашими данными,
одуванчик и др.).

Венчикам растений
различие в окраске, с
ния, условиями произр
довольно высокое пост
абсолютного значения
3—5%. Стоит отметить
несмотря на резкое раз
фиолетовых лучей остал
василька (Centaurea c
а совершенно белая фо
1% ультрафиолета и ст
роны, у довольно мно
лепестков имеют отли
хотя цвет их визуально

Листья травянистых
отличия их у различн
отражения в ультрафи
отражают от 1 до 12%
род отражают ультраф
8—10%. Белая кора б

ЗНАЧЕНИЕ УЛЬТ
В РАСПО

Прежде чем оценит
мых в распознавании
ляется окраска тех или

Почти все предметы
тятся, а только отража
раске предметов связан
поглощается и в уже
Различная окраска пр
Предмету определенной
щения, не зависящая от
от ширины полосы пог
быть простой по спектр
поглощает лучи почти в
либо сложной, когда
Например: некоторые
красных; желтые предм
фиолетовой части спект

76. Медуница (Pulmonaria angustifolia)	40	»					3	
77. Чина (Lathyrus vernus)	8	»					4	
78. Nonnea pulla	>1	Почти черный		4	Красноватый		3	
79. Тополь (Populus sp.)							8—10	
80. Negundo aceroides							4	
81. Береза (Betula sp.)						Белая кора отражает 40%		

ние лепестков (район расположения нектарников) отражает почти всегда слабее, чем их предверхинная (субапикальная) часть. Точно так же генеративные части цветка (пестики и тычинки) поглощают ультрафиолет, как правило, сильнее, чем лепестки (рис. 1, 2, 4). В связи с этим венчики некоторых растений, например гусиной лапки, одуванчика, подсолнечника или кульбабы, несмотря на однотонно-желтый цвет выглядят на снимке в ультрафиолете очень контрастно раскрашенными: по периферии венчика, с его внутренней стороны, имеется светлый ободок, отражающий ультрафиолетовые лучи примерно в 10 раз сильнее его основания.

Тот факт, что Лотмару (Lotmar, 1933), по-видимому, была неизвестна такая неравномерность поглощения лучей различными участками лепестка, объясняет расхождение в оценке отражения ультрафиолета между его и нашими данными, касающимися некоторых растений (подсолнечник, одуванчик и др.).

Венчикам растений одного и того же вида, несмотря на некоторое различие в окраске, связанное, вероятно, с различными фазами цветения, условиями произрастания и другими причинами, свойственно все же довольно высокое постоянство коэффициентов отражения — колебания абсолютного значения их у отдельных экземпляров редко превышает 3—5%. Стоит отметить также, что у цветков некоторых видов растений, несмотря на резкое различие в окраске, коэффициенты отражения ультрафиолетовых лучей остаются почти неизменными, например: голубая форма василька (Centaurea cyanus) отражает 21% ультрафиолетовых лучей, а совершенно белая форма его — 16%; пурпурная форма флокса отражает 1% ультрафиолета и столько же отражает его белая форма. С другой стороны, у довольно многих цветков наружная и внутренняя поверхности лепестков имеют отличные коэффициенты отражения в ультрафиолете, хотя цвет их визуально очень сходен (табл. 2).

Листья травянистых растений, несмотря на довольно сильные цветовые отличия их у различных видов, имеют очень сходные коэффициенты отражения в ультрафиолете, лежащие в пределах 2—6%. Стебли их отражают от 1 до 12% ультрафиолетовых лучей. Листья древесных пород отражают ультрафиолет, по-видимому, сильнее, например тополь 8—10%. Белая кора березы отражает около 40% этих лучей.

ЗНАЧЕНИЕ УЛЬТРАФИОЛЕТОВЫХ ЛУЧЕЙ ДЛЯ НАСЕКОМЫХ В РАСПОЗНАВАНИИ ЦВЕТУЩИХ РАСТЕНИЙ

Прежде чем оценить значение ультрафиолетовых лучей для насекомых в распознавании растений следует вспомнить, чем вообще определяется окраска тех или иных объектов.

Почти все предметы, с которыми приходится иметь дело, сами не светятся, а только отражают свет, падающий извне. Поэтому различия в окраске предметов связаны с тем, что падающий на предметы свет частично поглощается и в уже измененном виде попадает в глаз наблюдателя. Различная окраска предметов есть результат поглощения ими света. Предмету определенной окраски свойственна определенная полоса поглощения, не зависящая от спектрального состава освещения. В зависимости от ширины полосы поглощения или числа их, окраска предметов может быть простой по спектральному составу отраженного света, когда предмет поглощает лучи почти всего спектра, кроме какой-либо его узкой части, либо сложной, когда имеются у предмета узкие полосы поглощения. Например: некоторые красные предметы поглощают все лучи, кроме красных; желтые предметы имеют более узкую полосу поглощения в синефиолетовой части спектра и хорошо отражают зеленые, желтые, оранже-

вые и красные лучи. Зеленые предметы поглощают, с одной стороны, красные лучи, с другой — темно-синие и фиолетовые.

Для человека, глаз которого чувствителен к лучам от фиолетовых до красных включительно, все многообразие окрасок предметов порождается избирательным (селективным) поглощением лучей в пределах всего этого диапазона спектра. Для насекомых видимый спектр шире: включает часть ультрафиолетовых лучей с λ от 300 mμ. Соответственно этому окраска предметов для глаза насекомых будет определяться характером поглощения всех видимых ими лучей, в том числе и ультрафиолетовых. Для них белый предмет с полосой поглощения в ультрафиолете будет отличаться по цвету от такого белого, который отражает ультрафиолет. То же самое справедливо и в отношении предметов любых других окрасок с различным поглощением в ультрафиолете. Короче говоря, ультрафиолетовые лучи, поскольку к ним чувствителен глаз насекомых, участвуют в зрительных восприятиях как и любые другие видимые ими лучи. Это один из круга рассматриваемых вопросов, правильное толкование которого было дано Герц (Hertz, 1937, 1938) еще в 1937 г.

Между тем почти все исследователи, занимавшиеся изучением роли ультрафиолетовых лучей в опознавании предметов насекомыми (Lutz, 1924; Lotmar, 1933; Weiss, 1943; Crane, 1954), по нашему мнению, не формулировали четко решаемую задачу, что и привело их к путаным или ошибочным выводам. Они не разграничивали три различных вопроса: 1) как участвуют ультрафиолетовые лучи в зрительных восприятиях насекомых, 2) как помогают они различению предметов и 3) имеет ли чувствительность глаза насекомых к этим лучам специальное приспособительное значение? Так Крейн (Crane, 1954) пишет: «Все это (имеется в виду слабое отражение ультрафиолета цветками растений и покровами тела насекомых, а также «отсутствие» у различных видов их отличий, видимых только в ультрафиолетовых лучах, — *Г. М.-П.*) находится в согласии с заключением других авторов (Lutz, 1924; Weiss, 1945, 1946) о видимом отсутствии связи между чувствительностью насекомых к ультрафиолету и количеством ультрафиолета как в общем их окружении, так и отражаемого цветками, которые они опыляют».

Попытаемся рассмотреть эти вопросы в отдельности.

Первый из них уже разобран выше и, как нам кажется, достаточно подробно.

Второй вопрос неразрывно связан с тем, что физиологически означает понятие «видеть» какой-либо предмет. Видеть предмет — значит отличать его от окружения (фона). Предмет трудно увидеть не тогда, когда он мало отражает света, а когда он отражает свет так же, как и фон (Мазохин, 1956, 1957). Поэтому, чтобы различать цветки в ультрафиолете, вовсе не обязательно, чтобы они сильно отражали ультрафиолетовые лучи (а именно этого требует концепция Лутца и других авторов), а необходимо, чтобы они отражали эти лучи иначе, чем фон, т. е. больше или меньше, чем фон. Важна не степень отражения лучей, а различие в степени отражения их предметом и фоном. Обычным фоном для цветка являются листья и стебли, а между ними почти всегда существуют различия в поглощении ультрафиолета. В случае же сходства в отражении ультрафиолета листьями и цветками заметность последних будет определяться различиями в поглощении ими других лучей спектра. Поэтому можно утверждать, что ультрафиолетовые лучи помогают насекомым различать цветки как друг от друга, так и от листьев. Сказанное иллюстрируют цифровые данные табл. 2, из которой видны различия в интенсивности поглощения ультрафиолета между различными цветками и между цветками и листьями. Последнее наиболее важно для насекомых с пониженной чувствительностью к красным лучам (пчела), для которых различение желтых

или оранжевых венчи
ими длинноволновых
Примеры того, что
тей спектра, действи
находить те или ин
(Engländer, 1941) и Бр
деру, пчелы хорошо
имеющие различное по
зовано при окрашива
своих семей. По данн
щиты с высоким отра
тивными ориентирами
местам взятка.
Таким образом, ра
дом Лотмара (Lotmar,
хотя этот автор обосно
что ультрафиолет игр
потому, что все же 1/4
взгляд отчетливо виден
1956) рассуждении Лот
ных оценок пчел высок
мака (Papaver rhoeas).
Наконец, третий в
значение для насекомы
лучам, т. е. возникла
некоторое специальное
1954) и другие авторы
участия ультрафиолета
кого заключения при
ультрафиолетовых луч
животных специфическ
нако, как показано н
1954, 1957), есть такие
и у цветков растений.
бабочек, а среди мира
фиолете лапчатки (рис.
нам кажется, что в на
данных все же нельзя
предположение Лутца

Фотографическим ме
ближних ультрафиолет
венчиков и зеленых ча
ний.
Венчики примерно
до 5% ультрафиолетов
более 10% этих лучей
40% ультрафиолета (A
angustifolia и Geranium
Основание лепестков
сильнее их периферии.
фиолет также значитель
визуально однотонно о
цветно-желтые Potentill

или оранжевых венчиков на фоне зелени только по степени отражения ими длинноволновых лучей весьма затруднительно.

Примеры того, что ультрафиолетовые лучи, как и лучи других частей спектра, действительно помогают насекомым, например пчелам, находить те или иные объекты, можно взять из работ Энглендера (Engländer, 1941) и Брайнеса и Истоминой (1956). Так, согласно Энглендеру, пчелы хорошо отличают друг от друга различные сорта белил, имеющие различное поглощение в ультрафиолете. Это может быть использовано при окрашивании ульев в целях облегчения пчелам нахождения своих семей. По данным Брайнеса и Истоминой, положенные на землю щиты с высоким отражением ультрафиолета оказались наиболее эффективными ориентирами для направления полета пчел к определенным местам взятка.

Таким образом, развитый здесь взгляд формально сходен со взглядом Лотмара (Lotmar, 1933) о значении ультрафиолета для насекомых, хотя этот автор обосновывает его совершенно по-иному. Лотмар считает, что ультрафиолет играет роль в распознавании насекомыми цветков потому, что все же 1/4 всех цветков отражает его достаточно сильно. Этот взгляд отчетливо виден в критически рассмотренном нами ранее (Мазохин, 1956) рассуждении Лотмара (1933) и Фриша (1955) о значении для зрительных оценок пчел высокого отражения ультрафиолета лепестками красного мака (Papaver rhoeas).

Наконец, третий вопрос: имеет ли специальное приспособительное значение для насекомых чувствительность их глаза к ультрафиолетовым лучам, т. е. возникла ли чувствительность глаза к ультрафиолету как некоторое специальное приспособление? Лутц (Lutz, 1924), Крейн (Crane, 1954) и другие авторы решают его отрицательно вместе со всей проблемой участия ультрафиолета в зрительных оценках насекомых. В пользу такого заключения приводятся ими соображения о слабом отражении ультрафиолетовых лучей цветками и якобы об отсутствии у растений и животных специфических рисунков, видимых только в этих лучах. Однако, как показано нами в данной и предыдущих статьях (Мазохин, 1954, 1957), есть такие скрытые от взора человека рисунки и у насекомых, и у цветков растений. Это — невидимые человеку рисунки на поле крыла бабочек, а среди мира растений — специфическая раскраска в ультрафиолете лапчатки (рис. 1), горицвета, одуванчика и т. п. Вместе с тем нам кажется, что в настоящее время за недостатком иных фактических данных все же нельзя ни доказать, ни опровергнуть упомянутое выше предположение Лутца (1924) и других авторов.

ВЫВОДЫ

Фотографическим методом были определены коэффициенты отражения ближних ультрафиолетовых лучей (с максимумом в районе 360 mμ) для венчиков и зеленых частей более чем 80 видов среднерусских растений.

Венчики примерно у 1/3 всех исследованных растений отражают до 5% ультрафиолетовых лучей, у другой трети растений они отражают более 10% этих лучей и у 4 видов отмечено отражение венчиками около 40% ультрафиолета (Adonis vernalis, Coronaria flos cuculi, Pulmonaria angustifolia и Geranium sp.).

Основание лепестков венчика поглощает ультрафиолет, как правило, сильнее их периферии. Генеративные части цветка поглощают ультрафиолет также значительно сильнее периферии лепестков. В связи с этим визуально однотонно окрашенные венчики некоторых растений (одноцветно-желтые Potentilla anserina, Adonis vernalis, Taraxacum officinale)

имеют «скрытые» рисунки, видимые только в ультрафиолетовых лучах. Такие рисунки, несомненно, воспринимаются насекомыми.

Листья травянистых растений, по сравнению с их цветками, отражают ультрафиолетовые лучи значительно слабее и более однообразно — в пределах 2—6%.

Ультрафиолетовые лучи участвуют в зрительных восприятиях насекомых и помогают им различать цветки растений и другие объекты в той же мере, что и другие видимые ими лучи. Заметность цветка определяется не самой по себе интенсивностью отражения каких-либо лучей, а различием в отражении их цветком и фоном, на котором он находится. Поэтому в среднем небольшое отражение ультрафиолета цветками еще не исключает значения этих лучей для насекомых в распознавании цветущих растений, поскольку листья и стебли растений (фон) отражает ультрафиолет иначе и значительно однообразнее, чем венчики.

ЛИТЕРАТУРА

Брайнес Л. и К. Истомина-Цветкова. 1956. Использование отраженных ультрафиолетовых лучей для направления полета пчел. Пчеловодство, 8 : 48—53.

Калитин Н. Н. 1941. К вопросу об изучении радиационных свойств листьев растений. Тр. Ботанич. инст. АН СССР, сер. IV, 5 : 46—54.

Мазохин-Поршняков Г. А. 1954. Ультрафиолетовое излучение солнца как фактор среды обитания насекомых. Журн. общ. биолог., XV, 5 : 362—367.

Мазохин-Поршняков Г. А. 1956. О цветовом зрении насекомых. (По поводу книги К. Фриша «Пчелы, их зрение, обоняние, вкус и язык», М. 1955). Биофизика, I, 1 : 98—105.

Мазохин-Поршняков Г. А. 1957. Отражательные свойства крыльев бабочек и роль ультрафиолетовых лучей в зрительных восприятиях насекомых. Биофизика, II, 3 : 358—368.

Фриш К. 1955. Пчелы, их зрение, обоняние, вкус и язык. М. : 1—91.

Crane J. 1954. Spectral reflectance characteristics of butterflies (Lepidoptera) from Trinidad. Zoologica, 39, 3 : 85—115.

Engländer H. 1941. Die Bedeutung der weissen Farbe für die Orientierung der Bienen am Stand. Archiv für Bienenk., 22, 5—6 : 81—114.

Hertz M. 1937. Versuche über das Farbensystem bei Bienen. Naturwiss., 25, 2 : 492—493.

Hertz M. 1938. Für Technik und Methode der Bienenversuche mit Farbpapieren und Glasfiltern. Zeitschr. vergl. Physiol., 25, 2 : 239—250.

Kühn A. und R. Pohl. 1921. Dressurfähigkeit der Bienen auf Spektrallinien. Naturwiss., 9 : 738—740.

Lotmar R. 1933. Neue Untersuchungen über den Farbensinn der Bienen, mit besonderer Berücksichtigung des Ultravioletts. Zeitschr. vergl. Physiol., 19, 4 : 673—720.

Lutz F. F. 1924. Apparently non-selective characters and combinations of characters, including a study of ulfraviolet in relation to the flower-visiting habits of insects. Ann. N. Y. Acad. Sci., 29 : 181—283.

Popp H. W. and F. Brown. 1936. Effects of different regions of the visible spectrum upon seed plants. in : Biological Effects of Radiations. Ed. R. Duggar, New York.

Richtmyer F. K. 1923. The reflection of ultraviolet by flowers. Journ. Opt. Soc. Amer. et Rev. Sci. Inst. 7, 2 : 151—168.

Weiss H. B. 1943. Color perception in insects. Journ. Econ. Entom., 36, 1 : 1—17.

Институт биологической физики
Академии наук СССР,
Москва.

ZUSAMMENFASSUNG

Es wurden die Zurückstrahlungkoeffizienten des UV-Lichtes (für λ etwa 360 mμ, der Blüten und der Grünteile von mehr als 80 Arten der mittelrussischen Pflanzen mit Hilfe der photographischen Methode bestimmt.

Die Blumenkronen reflektieren bei etwa 1/3 aller untersuchten Pflanzen nur bis zu 5% die UV-Strahlen. Ebenfalls 1/3 aller untersuchten Pflanzen

reflektiert mehr als 10
Coronaria flos cuculi,
die Zurückstrahlung
festgestellt.

Der Unterteil der
violett in der Regel st
absorbieren das Ultrav
Darum existieren bei
zen (zum Beispiel bei g
nis vernalis, Taraxac
Ultraviolett gesehen v
gen können die Insekt

Die Blätter der K
die UV-Strahlen wen
2 bis 6%.

Die UV-Strahlen
und hellen ihnen die
den in solchem Grad

Die Merkbarkeit de
grad der Strahlen zw
nicht durch den Refl
glaubt (Lotmar, 1933;
flexion der Blüten bes
Insekten nicht nur al
Blätter und Stengel (d
den und weniger als

ультрафиолетовых лучах.
насекомыми.
ю с их цветками, отражают
и более однообразно —

ьных восприятиях насеко-
и другие объекты в той же
ность цветка определяется
каких-либо лучей, а раз-
котором он находится. По-
афиолета цветками еще не
в распознавании цветущих
ий (фон) отражает ультра-
венчики.

1956. Использование отражен-
я полета пчел. Пчеловодство,

радиационных свойств листьев
V, 5 : 46—54.
фиолетовое излучение солнца
бщ. биолог., XV, 5 : 362—367.
овом зрении насекомых. (По
няние, вкус и язык», М. 1955).

ельные свойства крыльев ба-
ьных восприятиях насекомых.

и язык. М. : 1—91.
s of butterflies (Lepidoptera)

Farbe für die Orientierung der
3 : 81—114.
ei Bienen. Naturwiss., 25, 2 :

enenversuche mit Farbpapieren
239—250.
der Bienen auf Spektrallinien.

Farbensinn der Bienen, mit be-
tschr. vergl. Physiol., 19, 4 :

rs and combinations of charac-
to the flower-visiting habits of

different regions of the visible
of Radiations. Ed. R. Duggar,

aviolet by flowers. Journ. Opt.

n. Econ. Entom., 36, 1 : 1—17.

reflektiert mehr als 10% dieser Strahlen und nur bei 4 Arten: Adonis vernalis, Coronaria flos cuculi, Pulmonaria angustifolia und Geranium sp. wurden die Zurückstrahlungkoeffizienten der UV-Strahlen von ungefähr 40% festgestellt.

Der Unterteil der Blütenblätter der Blumenkrone absorbiert das Ultraviolett in der Regel stärker als ihr Oberteil. Die Generationteile der Blüten absorbieren das Ultraviolett auch stärker als das Oberteil des Blütenblattes. Darum existieren bei visual gleichfarbigen Blumenkronen einiger Pflanzen (zum Beispiel bei ganz gelben Blumenkronen von Potentilla anserina, Adonis vernalis, Taraxacum officinale) «verborgene» Zeichnungen, die nur im Ultraviolett gesehen werden können. Solche für uns unsichtbaren Zeichnungen können die Insekten zweifellos wahrnehmen.

Die Blätter der Krautpflanzen reflektieren im Vergleich zu ihren Blüten die UV-Strahlen weniger und zugleich gleichmässiger — in Grenzen von 2 bis 6%.

Die UV-Strahlen wirken in der Sehwahrnehmung der Insekten mit und hellen ihnen die Blumenkronen von anderen Objekten zu unterscheiden in solchem Grad wie auch die anderen von ihnen gesehenen Strahlen.

Die Merkbarkeit der Blüte wird durch eine Verschiedenheit im Reflexionsgrad der Strahlen zwischen Blüte und Blütenhintergrund bedingt, aber nicht durch den Reflexionsgrad der Strahlen an und für sich wie man oft glaubt (Lotmar, 1933; Frisch, 1955). Eine, im Durchsicht geringe, UV-Reflexion der Blüten beschränkt darum die Bedeutung dieser Strahlen für die Insekten nicht nur als Erkennmittel der blühenden Pflanzen aus, weil die Blätter und Stengel (der Blütenhintergrund) das Ultraviolett ganz verschieden und weniger als die Blumenkronen reflektieren.

---

des UV-Lichtes (für λ etwa
ır als 80 Arten der mittel-
ischen Methode bestimmt.
aller untersuchten Pflanzen
ller untersuchten Pflanzen

Академия наук СССР
Биофизика
Том IV, вып. 1, 1959 г.

Г. А. Мазохин-Поршняков

РАЗЛИЧЕНИЕ ПЧЕЛАМИ ЗЕЛЕНЫХ, ЖЕЛТЫХ И ОРАНЖЕВЫХ ОКРАСОК