

## СИСТЕМИ ФОТОРЕЦЕПТОРІВ ЯК МАРКЕРИ ОРІЄНТАЦІЇ КАШТАНОВОЇ МІНУЮЧОЇ МОЛІ В ПРОСТОРІ

І. П. ГРИГОРЮК, доктор біологічних наук

М. М. ЛІСОВИЙ, доктор сільськогосподарських наук

О. С. ПЕНТЕЛЮК, аспірант\*

**Національний університет біоресурсів і природокористування  
України**

E-mail: creadleofdeath@gmail.com

**Анотація.** Висвітлено аспекти біології каштанової мінуючої молі (КММ), зокрема пошуку, вибору рослини-живителя та орієнтації комах у просторі.

КММ є одним із найнебезпечніших, найагресивніших адвентивних і поширених видів, для якого характерна наявність достатньої кормової бази, відсутність природних ворогів і висока швидкість розселення в ареалі, що спричиняє обезводнення, пожовтіння, інфекційне усихання листків і передчасну загибель рослин гіркокаштана звичайного (*Aesculus hippocastanum* L.) у природних умовах зростання, особливо в населених пунктах. Вперше встановлено наявність фасеточної структури складного ока КММ з кришталиком, симетрично розташованим з боків голови, а також довгих, циліндричних світлочутливих омаїдів. Показано, що для метеликів КММ характерна вільна орієнтація у просторі, що є ознакою інтегрального мозку. Такий мозок здійснює кооперацію мультимодальної сенсорної інформації та виконаних рухів із залученням значних ресурсів пам'яті.

**Ключові слова:** каштанова мінуюча міль, шкідник, фоторецептори, кришталик, складні очі, адаптація.

**Актуальність.** Каштанова мінуюча міль – вид метеликів, який належить до ряду лускокрилих (*Lepidoptera*) і родини молей-строкаток (*Glacillariidea*) (рис. 1) [1]. Це типовий ксерофіл, для якого характерна наявність достатньої кормової бази, відсутність природних ворогів і висока швидкість розселення в ареалі, що спричиняє обезводнення, пожовтіння, інфекційне усихання листків і передчасну загибель рослин гіркокаштана звичайного в природних умовах зростання [2]. Найінтенсивніше розмноження фітофага виявлено в зоні Степу і Лісостепу України за умов недостатнього зволоження під час вегетаційного періоду [3].



**Рис. 1. Імаго КММ [1]**

В Україні розвиток КММ відбувається у трьох повних і четвертому факультативному поколінні [2]. Дорослі метелики (див. рис. 1) мають довжину 4мм, коричнево-білувате забарвлення і розмах крил 7-10мм. Голова, груди і тегули вохристі, з домішкою білих лусочок. Ноги білі й місцями темно-бурі. Передні крила бурувато-вохристі з трьома білими поперечними перев'язками і з домішкою темно-бурих лусочок. Торочка крила білувато-сіра, місцями бурувата [4]. Гусениці 1-3-го і 4-5-го поколінь відрізняються за способом живлення, яке відбувається на поверхні листка, де вони роблять галерею ходів з утворенням мін неправильної та плямоподібної форми. Вони здатні переходити на сусідні листки в пошуках їжі, а також утворювати звивисті та глибокі ходи. Характерною ознакою пошкодження листків рослин гіркокаштана звичайного КММ є наявність екскрементів у мінах біля вихідних отворів після вилітання дорослих метеликів. КММ може мати шосте покоління, яке не живиться, а пряде шовк і зимує у стадії лялечки в шовковистій коробочці в міні на поверхні опалих листків.

Виліт метеликів з лялечок, які перезимували, відбувається наприкінці квітня – на початку травня і збільшує інтенсивність на початку фази квітнення рослин гіркокаштана звичайного. Гусениці КММ живуть приховано і утворюють значну кількість мін, розмір яких коливається від 0,8 до 4,5-6,0мм [1].

Підраховано, що вогнища КММ трапляються переважно уздовж міських транспортних магістралей з інтенсивним рухом та високим рівнем забруднення атмосфери повітря хімічними компонентами. На крилах метеликів розташована надзвичайно розвинена торочка, яка забезпечує пасивну міграцію на значні відстані з повітряними течіями [5]. Поширення КММ відбувається за допомогою автомобільного та залізничного транспорту, коли метелики переборюють відстані в десятки й навіть сотні кілометрів і поступово розселяються з осередку популяції гіркокаштанів [6]. Метелики КММ відрізняються від дрібних лускокрилих типовим польотом, причому літають неохоче і відлітають від «рідного дерева» лише на декілька десятків метрів. Вони концентруються переважно на стовбурі гіркокаштанів і

сусідніх з ними деревах і можуть певний час сидіти в їхній кроні, траві, на ґрунті та навколишніх предметах [6]. В Україні КММ віднесено до найважливіших інвазійних видів зі статусом об'єкта зовнішнього і внутрішнього карантину. Пошкодження за типом мінування, спричинені КММ, знижують інтенсивність і спрямованість метаболічних процесів, зменшують кількість і розмір плодів гіркокаштана звичайного та погіршують їхню якість [7].

Однією з інтегральних функцій мозку метеликів КММ є їхня орієнтація в просторі, яка потребує кооперації мультимодальної сенсорної інформації, виконання рухів та залучення значних ресурсів пам'яті. Метелики координують потоки інформації з різних джерел, нервова система їх складається з головного мозку, поперечного черевного нервового ланцюга і багатожильних нейронів, що отримують і передають імпульси.

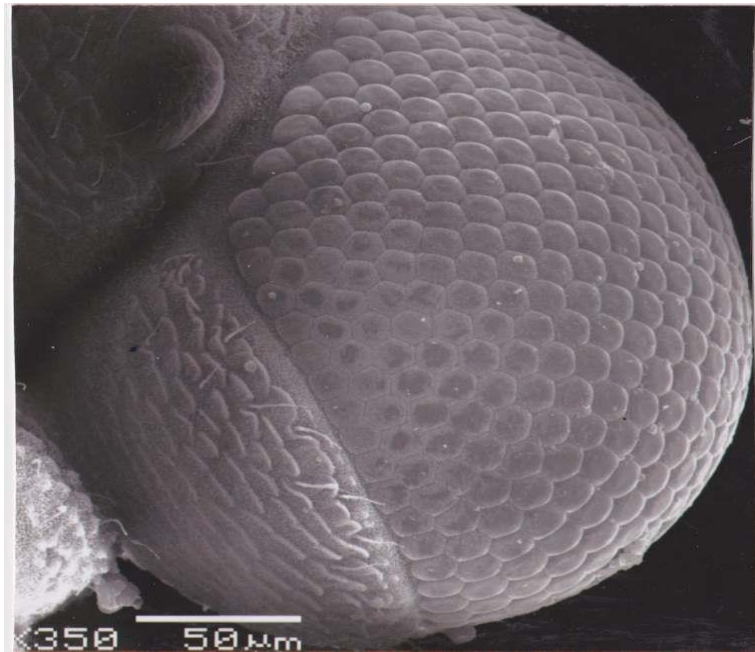
Різноманітність систем фоторецепторів як маркерів стану навколишнього середовища дає змогу імаго КММ чітко розрізняти форму предметів, їх взаєморозташування, переміщення, шлях до предметів, колір, відрізняти світло від темряви, реагувати на інтенсивність і спектральний склад сонячного світла та довжину фотоперіоду. Показано, що фоторецептори багатьох видів комах сприймають світло за допомогою пігменту, який його поглинає за певної довжини хвилі і збуджує чутливі нервові клітини. У КММ вони представлені дермальними світлочутливими утвореннями, латеральними та дорсальними оченнями й складними очима, що забезпечує його оптимальну адаптацію до умов навколишнього середовища [8, 9].

**Мета.** Дослідити фоторецептори як маркери орієнтації КММ у просторі та визначити вибір комахами рослини-живителя.

**Методи.** У процесі обстеження застосовано такі методи дослідження, як пошук, опрацювання й аналіз наявних літературних джерел щодо системи фоторецепторів у комах. Об'єктами досліджень слугували дорослі метелики КММ у період активного льоту з метою пошуку кормових ресурсів. Комах відловлювали спеціальною пасткою і ставили в безкисневий скляний вакуум. Структуру складного ока вивчали за допомогою трансмісійного електронного мікроскопа JEM – 1230 фірми «JEOL» (Японія) за кімнатної температури 22-24 °C та відносної вологості повітря 50-55%.

**Результати та обговорення.** Нами вперше встановлено наявність фасеточної структури складного ока КММ із кришталиком, симетрично розташованим з боків голови, а також довгих, циліндричних світлочутливих оматидіїв, кількість яких становить 25000 у жуків, 8000-1000 – у бджіл, 4000 – у мух і 100-1000 – у мурашок [10]. Дослідження свідчать, що фасетки складного ока впритул розташовані одна до одної, майже однакового розміру та бульбоподібної форми й захищені з боків чутливими волокнами (рис. 2, 3).

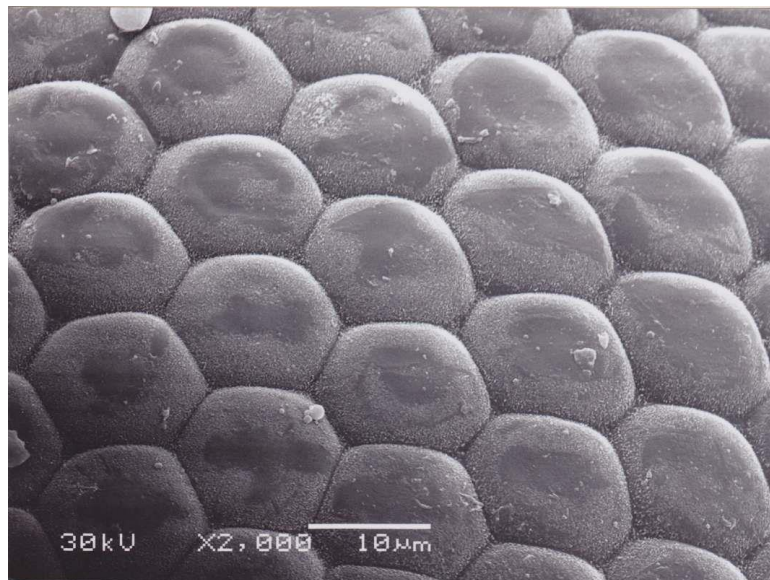
Оптичний апарат, який концентрує світло, складається зі звичайної прозорої та двоопуклої лінзи – кришталика (рогівки) (див. рис. 2), під яким розташовані кришталиковий конус і група первинних пігментних клітин. Сенсорний рецепторний апарат міститься під оптичним апаратом (кришталиком) і складається з чутливих (або рецепторних) клітин, зібраних у групи по 6-12 шт., на поверхні яких розташована значна кількість тонких нейрофібрил [11].



**Рис. 2. Електронна мікрофотографія поверхні складного ока метелика КММ у період активного льоту. Видно фасетки, які щільно вкладені у вигляді візерунка з утворенням чітко впорядкованої мозаїчної структури. У верхньому лівому куті міститься кришталік, оточений водонепроникною кутикулою (ориг.)**

Аксон від ретикулярної клітини проходить через базальну мембрану в напрямку до головного мозку. Дендрити кожної групи клітин утворюють складне світлочутливе паличкоподібне утворення – рабдом (ретинальна клітина), що містять зорові пігменти – родопсини, конфігурація молекул яких за умов потрапляння на них світла викликає зміни, що зумовлюють корекцію енергетичного стану світлочутливих клітин. Інформація щодо прояву цих змін передається через чутливі нейрони в мозок [12].

Дослідження щодо орієнтації в просторі комах і органів, які за це відповідають, проводилися вченими також на тваринах, зокрема на щурах. У головному мозку щурів вперше виявлено нервові клітини, відповідальні за навігацію. За це відкриття у 2014 р. Дж. М. О'Кіфу, М.-Б. Мозеру та Е. Мозеру присуджено Нобелівську премію з фізіології та медицини. Експериментально показано, як нейронні ланцюги мозку залучаються до виконання когнітивних функцій, а саме навігації вищих тварин і людини [13].



**Рис. 3. Збільшений фрагмент фасеточної мозаїчної структури складного ока метелика КММ у період активного льоту (ориг.)**

Доведено, що в гіпокампі щурів сконцентровано так звані просторові клітини (place-cells) – нейрони, які сигналізують про положення організму в просторі й беруть участь у процесах запам'ятовування довкілля з використанням механізмів просторової пам'яті [14]. У цьому випадку просторові клітини здатні забезпечувати функцію пам'яті про стан довкілля, яка зберігається як специфічні комбінації ансамблів активних просторових клітин [15, 16]. Так, у медіальній енторинальній корі мозку клітин, що беруть участь у навігації, автори відкриття виявили координатні нейрони (grid cells), які активуються у разі потрапляння тварин у конкретні місця навколишнього середовища [13]. Визначено, що сигнали з окремих оматидіїв надходять у мозок, де координуються, і таким чином комахи бачать предмет. Якщо інтенсивність освітлення кардинально змінюється, то характер процесів у їхніх складних очах може бути іншим. Стає очевидним, що нейронні системи головного мозку у тварин здатні здійснювати навігацію [13].

Реакція на світло у комах відбувається за допомогою двох складних і трьох простих очей. Просте око складається з прозорої лінзи, шару зорових клітин (близько 800) і зорового нерва. Показано, що на сітківці простих очей комах не формується зорове зображення, які уможливають сприймати інтенсивність, період і спектральний склад оптичного випромінювання, реагувати на сутінки або світанок і забезпечувати орієнтацію в умовах зниженої освітленості [10].

Стає очевидним, що головне призначення фоторецепторної системи тварин полягає в забезпеченні інформацією про стан навколишнього природного середовища, зокрема про інтенсивність світлового стимулу, просторові та часові характеристики, за допомогою яких організм здатний орієнтуватися відносно світла. Просторові модифікації інтенсивності й напрямку світлового потоку спричиняють зміни рухової та поведінкової активності тваринного організму [10].

**Висновки і перспективи.** Нами висловлено припущення щодо функціонування аналогічного механізму руху й орієнтації в просторі

метеликів КММ під час їх активного льоту. У цьому випадку просторові клітини-нейрони здатні функціонувати як пам'ять, і комахи завдяки наявним типам фоторецепторів вільно орієнтуються в просторі й розрізняють форму предметів, колір і рух. Отримані результати важливі для розроблення методів біоіндикації КММ у просторі за механізмами системи фоторецепторів.

### Список використаних джерел

1. <http://www.hantsmonths.org.uk/species/0366a.php>.
2. Акимов, И. А. Биология каштановой минирующей моли – *Cameraria ohridella* Deschka et Dimić (Lepidoptera: Glacillariidea) в Україні / И. А. Акимов, М. Д. Зерова, Н. Б. Нарольский и др. // Вестник зоологии. – 2006. – 40, №4. – С. 321 – 332.
3. Трибель, С. О. Каштанова мінуюча міль / С. О. Трибель, О. М. Гаманова, Я. Свентославські. – К.: Колобіг, 2008. – 72 с.
4. Зерова, М. Д. Каштановая минирующая моль в Украине / М. Д. Зерова, Г. Н. Никитенко, Н. Б. Нарольский и др. – Киев: ТОВ «Велес», 2007. – 87 с.
5. Чайка, В. М. Екологія агроєкосистем України в умовах змін клімату / В. М. Чайка, І. П. Григорюк, М. Д. Мельничук – К.: ЦП «Компринт», 2013. – 628 с.
6. Попов, Г. В. Каштановая моль и борьба с ней в Донецкой области / Г. В. Попов, С. В. Свиридов. – Донецк: 2009. – 20 с.
7. Григорюк, І. П. Фізіологічні і молекулярні основи стійкості видів рослин роду *Aesculus* L. проти каштанової мінуючої молі / І. П. Григорюк, Т. Л. Лук'яненко – К.: ЦП «Компринт», 2015. – 174 с.
8. Захваткин, Ю. А. Курс общей энтомологии / Ю. А. Захваткин. – М.: Колос, 2001. – 376 с.
9. Росс, Г. Энтомология / Г. Росс, Ч. Росс, Д. Росс. – М.: Мир, 1985. – 573 с.
10. Посудін, Ю. І. Біофізика і методи аналізу навколишнього середовища: Підручник. – К.: Видавничий центр НУБіП України, 2011. – 296 с.
11. Бей-Биенко Г. Я. Общая энтомология / Г. Я. Бей-Биенко. – М.: Высш. шк., 1980. – 416 с.
12. Шванвич, Б. Н. Курс общей энтомологии / Б. Н. Шванвич. – Л.: «Советская наука», 1949. – 900 с.
13. Прес-реліз Нобелівського комітету при Каролінському медичному інституті. – [http://www.nobelprize.org/nobel\\_prizes/medicine/lau-reates/2014/press.html](http://www.nobelprize.org/nobel_prizes/medicine/lau-reates/2014/press.html).
14. O'Keefe, J. The hippocampus as a Spatial map. Preliminary evidence from unit activity in the freely-moving rat / J. O'Keefe, S. Dastovsky // Exp. Brain Res. – 1971. – Vol. 34. – P. 171-175.
15. O'Keefe, J. Single unit activity in the rat hippocampus during a spatial memory task / S. O'Keefe, A. Speakman // Exp. Brain Res. – 1987. – Vol.68. – P. 1-27.
16. O'Keefe J. Hippocampal place units in the freely moving rat: why the fire where they fire / S. O'Keefe, DH Conway // Exp. Brain Res. – 1978. – Vol. 31. – P. 573-590.

### References

1. <http://www.hantsmonths.org.uk/species/0366a.php>.
2. Akimov, I. A., Zerova, M. D., Narol'skiy, N. B. i dr. (2006). Biologiya kashtanovoy miniruyushchey moli – *Cameraria ohridella* Deschka et Dimić (Lepidoptera: Glacillariidea) v Ukraini [Horse-chestnut leaf miner's biology - *Cameraria ohridella* Deschka et Dimić (Lepidoptera: Glacillariidea) in Ukraine]. Herald of zoology, 40 (4), 321 – 332.
3. Trybel', S. O., Gamanova, O. M., Svjentoslavski, Ja. (2008). Kashtanova minujucha mil' [Horse-chestnut leaf miner]. Kolobig, 72.

4. Zerova, M. D., Nikitenko, G. N., Napol'skiy, N. B. i dr. (2007). Kashtanovaya miniruyushchaya mol' v Ukraine [Horse-chestnut leaf miner in Ukraine]. Ltd. Veles, 87.
5. Chajka, V. M., Grygorjuk, I. P., Mel'nychuk, M. D. (2013). Ekologiya agroekosystem Ukrai'ny v umovah zmin klimatu [Ecology of Ukraine agro-ecosystems in a changing climate]. CP Kompyrnt, 628.
6. Popov, G.V., Sviridov, S. V. (2009). Kashtanovaya mol' i bor'ba s ney v Donetskoy oblasti [Horse-chestnut leaf miner and fighting with it in the Donetsk region]. Donetsk, 20.
7. Grygorjuk, I. P., Luk'janenko, T. L. (2015). Fiziologichni i molekulyarni osnovy stijkosti vydiv roslyn rodu *Aesculus* L. proty kashtanovoi' minujuchoi' moli [Physiological and molecular basis of the stability of plant genus *Aesculus* L. against horse-chestnut leaf miner]. CP Kompyrnt, 174.
8. Zakhvatkin, Yu. A. (2001). Kurs obshchey entomologii [General Entomology Course]. Moscow, Russia: Kolos, 376.
9. Ross, G., Ross, Ch., Ross, D. (1985). Entomologiya [Entomology]. Moscow, Russia: Peace, 576.
10. Posudin, Ju. I. (2011). Biofizyka i metody analizu navkolyshn'ogo seredovyshha: Pidruchnyk [Biophysics and methods of analysis of the environment: Textbook]. NULES publishing center, 296.
11. Bey-Bienko G. Ya. (1980). Obshchaya entomologiya [General Entomology]. Moscow, Russia: Higher education, 416.
12. Shvanvich, B. N. (1949). Kurs obshchey entomologii [General Entomology Course]. Lviv, Sovetskaya nauka, 900.
13. Press release of the Nobel Committee at the Karolinska Medical Institute. Available at: [http://www.nobelprize.org/nobel\\_prizes/medicine/lau-reates/2014/press.html](http://www.nobelprize.org/nobel_prizes/medicine/lau-reates/2014/press.html).
14. O'Keefe, J., Dastovsky, S. (1971). The hippocampus as a Spatial map. Preliminary evidence from unit activity in the freely-moving rat. *Exp. Brain Res.*, 34, 171-175.
15. O'Keefe, J., Speakman, A. (1987). Single unit activity in the rat hippocampus during a spatial memory task. *Exp. Brain Res.*, 68, 1-27.
16. O'Keefe J., Conway, DH (1978). Hippocampal place units in the freely moving rat: why the fire where they fire. *Exp. Brain Res.*, 31, 573-590.

## **СИСТЕМЫ ФОТОРЕЦЕПТОРОВ КАК МАРКЕРЫ ОРИЕНТАЦИИ КАШТАНОВОЙ МИНИРУЮЩЕЙ МОЛИ В ПРОСТРАНСТВЕ**

**И. А. Григорюк, Н. М. Лесовой, Е. С. Пентелюк**

**Аннотация.** Освещены аспекты биологии каштановой минирующей моли (*Cameraria ohridella* Deschka et Dimić) (КММ), в частности поиска, выбора растения-хозяина и ориентации насекомых в пространстве.

КММ является одним из самых опасных, агрессивных адвентивных и распространенных видов, для которого характерно наличие достаточной кормовой базы, отсутствие естественных врагов и высокая скорость расселения ареала, что приводит к обезвоживанию, пожелтению, инфекционному усыханию листьев и к преждевременной гибели растений каштана конского обыкновенного (*Aesculus hippocastanum* L.) в естественных условиях произрастания, особенно в населенных пунктах. Впервые установлено наличие фасеточной структуры сложного глаза КММ с хрусталиком, симметрично расположенным по бокам головы, а также длинных, цилиндрических

светочувствительных омаидиев. Показано, что бабочки КММ свободно ориентируются в пространстве благодаря интегральным функциям мозга, которые заключаются в интеграции мультимодальной сенсорной информации, выполнения движений и привлечения значительных ресурсов памяти.

**Ключевые слова:** каштановая минирующая моль, вредитель, фоторецепторы, хрусталик, сложные глаза, адаптация.

## **PHOTORECEPTOR'S SYSTEM AS MARKERS ORIENTATION FOR HORSE-CHESTNUT LEAF MINER IN SPACE**

**I. Grygoryuk, M. Lisovyy, E. Penteliuk**

**Abstract.** *There were focused aspects of biology horse-chestnut leaf miner (HCLM), including search, selection of plants-hosts, insects breadwinner and orientation in space.*

*HCLM is one of the most dangerous, aggressive and alien species spread, which is characterized by the presence of sufficient fodder, lack of natural predators and high speed resettlement area causing dehydration, yellowing, leaf drying infection and premature death of common horse-chestnut plants (*Aesculus hippocastanum* L.) in vivo growth, especially in settlements. For the first time, the presence of the facet complex structure of HCLM eye lens, which is located symmetrically on the sides of the head, and the long, cylindrical light-omatidiums. It is shown that for typical butterflies HCLM free orientation in space, which is a sign of the integral brain. Such brain makes the cooperation for multimodal sensory information and made motions involving significant memory resources.*

**Keywords:** *horse-chestnut leaf miner, pest, photoreceptors, lens, compound eyes, adaptation.*