

ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ ТАРАКАНОВ *PERIPLANETA AMERICANA* L. НА КОРОТКО- И ДЛИННОВОЛНОВЫЙ СВЕТ В ВЕТРОВОМ ТОННЕЛЕ

© 2023 г. М. И. Жуковская^{1,*}, А. В. Щеникова², О. Г. Селицкая², А. А. Мильцын²,
Е. С. Новикова¹, А. Н. Фролов²

¹ Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова РАН
194223 С.-Петербург, пр. Тореза, 44, Россия

² Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений РАН
196608 Санкт-Петербург, г. Пушкин, ш. Подбельского, д. 3, Россия

*E-mail: mzhukovskaya@rambler.ru

Поступила в редакцию 15.05.2023 г.

После доработки 29.05.2023 г.

Принята к публикации 14.06.2023 г.

В условиях ветрового тоннеля изучали поведенческие реакции американского таракана *Periplaneta americana* на излучение ультрафиолетового и зеленого светодиодов. Направленное к источнику света движение насекомых отмечалось в ответ на оба стимула, однако латентный период ответа на зеленый свет оказался существенно короче. Первоначально двигавшиеся к источнику ультрафиолета тараканы часто возвращались обратно в менее освещенное место старта, тогда как в условиях освещения зеленым светом такое поведение было нехарактерно. При ультрафиолетовом освещении тараканы нередко замирали, демонстрируя реакцию маскинга, характерную для неактивной, дневной фазы суточного цикла.

Ключевые слова: американский таракан, *Periplaneta americana*, реакция на свет, ультрафиолет, зеленый свет, фоторецепция

DOI: 10.31857/S0235009223030083, **EDN:** UGWKWM

ВВЕДЕНИЕ

Зрительная система насекомых с неполным превращением включает два типа светочувствительных органов — сложные глаза и простые глазки — оцелли. Такое устройство органов зрения рассматривается как анцестральный признак, объединяющий эту группу насекомых с первичнобескрылыми и, по-видимому, происходит от ракообразных предков насекомых (Buschbeck, Friedrich, 2008). Фасеточные глаза насекомого включают до нескольких тысяч омматидиев, каждый из которых имеет свою собственную систему линз, пигменты и световые рецепторы. Фасеточные глаза отличаются высоким разрешением, способностью обнаруживать движение, различать цвета, в том числе воспринимать ультрафиолетовую часть спектра и линейно поляризованный свет (Грибакин, 1981). Фоторецепторы сложных глаз участвуют в синхронизации внутренних часов и формировании циркадных ритмов активности. Число различных спектральных типов рецепторов варьирует в глазах насекомых от одного до шести. Хотя охватываемый фоторецепторами спектральный диапазон может сильно различаться, у ряда видов он способен достигать рекордных

значений (от <300 до >700 нм) (Briscoe, Chittka, 2001; Van Der Kooi et al., 2021). За последнее десятилетие удалось существенно продвинуться в понимании того, каким образом насекомые с их миниатюрным мозгом оказываются способными анализировать сложные зрительные стимулы (Avarguès-Weber et al., 2012).

С использованием ветрового тоннеля изучают ответы летающих видов насекомых на, главным образом, ольфакторные стимулы, такие как феромоны и аттрактанты растительного и животного происхождения (Miller, Roelofs, 1978; Baker, Linn, 1984; Deng et al., 2004; Kainoh, 2011; Knudsen et al., 2018; Subhash, Shashank, 2019; Щеникова, Селицкая, 2019; Hinze et al., 2021; Frolov et al., 2022). Однако в природных условиях поведенческие реакции насекомых так или иначе индуцируются сенсорными стимулами разных модальностей, т.е. не только сигналами химической природы, но и зрительными стимулами, причем как по отдельности, так и в различных комбинациях. Соответственно, для изучения реакций насекомых в ответ на зрительные стимулы, ветровой тоннель был оснащен системой световой стимуляции, позволяющей подавать насекомым

световые сигналы различной интенсивности и длины волны. Наш исследовательский коллектив уже много лет применяет ветровой тоннель для изучения поведенческих реакций летающих насекомых, в том числе активных в темное время суток (Щеникова, Селицкая, 2019; Frolov et al., 2022).

Таракан *Periplaneta americana* L. — ночное насекомое с большими глазами и высокой чувствительностью к свету. Сложные глаза тараканов состоят из фоторецепторов двух спектральных классов: длинноволновые (зеленочувствительные) с максимумом поглощения 560 нм и коротковолновые (ультрафиолет-чувствительные) с максимумом поглощения 365 нм (Mote, Goldsmith, 1970; Heimonen et al., 2006; Kelly, Mote, 1990a). Зрительные нервы коротковолнового оптического пути несут аксоны ко второму оптическому ганглию, медулле, а длинноволнового — к первому оптическому ганглию, ламине, причем оба пути прямо или опосредованно связаны с внутренними часами, расположенными в медулле, и способны синхронизировать ритм с режимом освещения (Page, 1982; Page, Koelling, 2003; Helfrich—Förster, 2020).

В отличие от большинства ночных насекомых, обладающих суперпозиционными глазами, сложные глаза тараканов, так же, как и у ночных пчел *Megalopta genalis* Meade-Waldo, муравьев рода *Camponotus* и некоторых ос, относятся к оппозиционному типу (Грибакин, 1981; Menzi, 1987; Warrant, 2004; Warrant et al., 2004; 2008; Greiner, 2006). В отличие от таких насекомых, как пчелы и некоторые виды чешуекрылых, обладающих истинно цветовым зрением, при котором животное различает объекты по цвету независимо от их освещенности, тараканы, мухи и саранча демонстрируют светозависимые реакции, запускаемые с фоторецепторов одного спектрального класса и зависящие от интенсивности сигнала (Menzel, 1979; Kelber, Osorio, 2010; Song, Lee, 2018; Warrant, Somanathan, 2022).

Функции оцеллей изучены хуже, у таракана они характеризуются сильной конвергенцией фоторецепторов на всего четырех нейронах второго порядка, исключительно зеленочувствительными фоторецепторами (Goldsmith, Ruck, 1958), а также высоким быстродействием (Mizunami, 1995).

Полученные ранее данные свидетельствуют о том, что тараканы усиливают двигательную активность при длинноволновом освещении и демонстрируют реакцию замирания при УФ-свете, а при подавлении экспрессии зрительных пигментов эти реакции нарушаются, хотя и не исчезают полностью (Новикова, Жуковская, 2017; Zhukovskaya et al., 2017; Жуковская и др., 2020; Новикова и др., 2021). Поскольку усиление дви-

гательной активности на свету мы наблюдали в тестовой камере небольшого размера, $150 \times 150 \times 100$ мм³, нам не удалось выяснить, с чем оно было связано и какому естественному поведению соответствовало, однако удалось квалифицировать замирания как реакцию маскинга, т.е. проявление поведения, характерного для светлой фазы суточного цикла (Mrosowsky, 1999).

Тараканы, как и многие другие ночные, а также некоторые виды дневных насекомых, прилетают ночью на свет, однако, механизмы этого явления все еще требуют изучения (Жуковская и др., 2022). Ветровой тоннель позволяет наблюдать поведение насекомого в контролируемых условиях, приближенных к естественным. Такие поведенческие реакции, как направленное движение насекомых по отношению к предъявляемым стимулам и инициация полета, трудно наблюдать в природе и невозможно в тестовых камерах, использованных ранее (Новикова и др. 2017, 2021; Жуковская и др., 2020).

Цель настоящей работы — изучить поведенческие ответы тараканов *Periplaneta americana* в ветровом тоннеле на коротковолновый и длинноволновый свет.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Животные. Эксперименты проводили на молодых имаго мужского пола таракана *Periplaneta americana* L. (Insecta: Blattodea: Blattidae). Для получения выровненной по возрасту группы, нимф с выраженными крыловыми зачатками отсаживали в пластиковый садок размером $23.5 \times 21 \times 25.2$ см (полипропилен, Есонова Бытпласт, Россия) и содержали в климатической камере Sanyo MLR-352H (Япония) при инвертированном фоторежиме 12:12 ч (свет : темнота), температуре 24–28° С и влажности 40%. В качестве источника освещения в боковых стенках камеры находились флуоресцентные лампы (5200 К, пики 450, 540, 610 нм, 3560 лм), создающие освещенность порядка 4000 люкс. Кормом для насекомых служили овсяные хлопья, хлеб, листья одуванчика и сухое молоко. Доступ к воде не ограничивали.

Для проведения экспериментов использовали ветровой тоннель из плексигласа размером $150 \times 70 \times 70$ см, в котором создавался поток воздуха с регулируемой скоростью 0.1–0.3 м/сек (Frolov et al., 2022). Внутри тоннеля располагалась подвижная труба из плексигласа диаметром 0.4 м и длиной 1 м (рис. 1, а).

Протяжка воздуха необходима, чтобы избежать накопления агрегационного феромона, который может повлиять на поведение тараканов (Жуковская, 1991; Natano et al., 2020). Нами была разработана и изготовлена конструкция светоизлучающего блока, позволяющая проводить на-

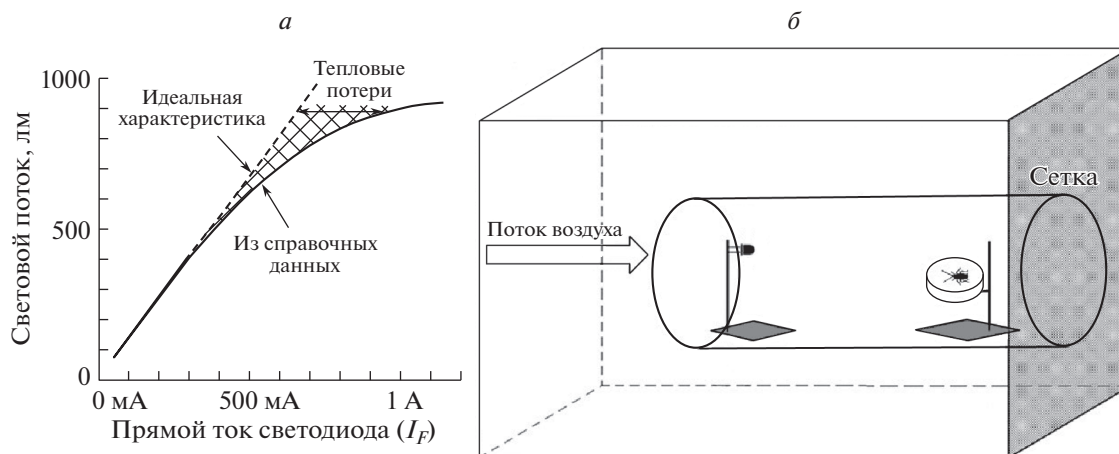


Рис. 1. Схема установки.

a — характеристики светодиода, *б* — ветровой тоннель. Размеры бокса из плексигласа $150 \times 70 \times 70$ см. Воздушный поток (air stream) создается протягиванием воздуха через сетку (mesh).

блюдения за реакцией насекомых на свет с разной длиной волны. В качестве источника света использовали светодиоды (тип 3535, 3 Вт, угол излучения 120°) (Refond, Китай). Равной освещенности стартовой площадки светодиодами с разными спектрами эмиссии добивались следующим образом (на примере одного светодиода): по заявленным производителем светодиодов характеристикам (рис. 1, б) определяли прямой ток через светодиод, при котором создаваемая ими освещенность на вертикальной поверхности в месте стартовой площадки составляла 1.5 Лк. Величину тока, определенную для каждого светодиода, контролировали в эксперименте при помощи лабораторного блока питания со стабилизацией тока и напряжения HY1503C (Mastech Precision Enterprises Co., Ltd., Китай). Освещенность раз в неделю измеряли при помощи люксметра Ю16 с фотозлементом Ф102 для каждого светодиода для контроля стабильности световой стимуляции в ходе экспериментов.

Проведено две серии экспериментов, в которых насекомым предъявляли УФ-свет с максимумом излучения 365 нм и зеленый свет — 532 нм. В день проведения экспериментов тараканов рассаживали в пластиковые чашки Петри диаметром 120 мм непосредственно перед наступлением темновой фазы суточного цикла и помещали в темноту до начала тестирования (не менее 1 ч). В начале эксперимента закрытую чашку с насекомым помещали на стартовую площадку на штативе в проксимальной части тоннеля (рис. 1, б). После периода адаптации (3 мин) верхнюю крышку чашки с насекомым медленно снимали и включали световой стимул. Наблюдения проводили при красном (650 нм) освещении около 10 люкс, температуре воздуха $28\text{--}30^\circ\text{C}$ и относительной влажности 75–80% в течение 10 мин.

Фиксировали время начала движения (с), направленное движение в сторону источника света или от него; достижение источника света. Всего было проведено 14 экспериментов с УФ-светом и 13 — с зеленым. Каждое насекомое тестировали однократно. Полученные данные статистически обрабатывали с использованием параметрических (критерий Стьюдента) и непараметрических (точный тест Фишера) методов в программе MS Excel и при помощи онлайн-калькулятора <http://vassarstats.net/>. Данные по латентному периоду ответов нормализовали по формуле $y = \sqrt{(t + 1)}$ (Roelofs, Cardé, 1977), где t — время (с).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

После того, как с чашки Петри, в которой находился таракан, снимали крышку, насекомое выходило на стартовую площадку. Время выхода было несколько большим при УФ сигнале, чем при зеленом (табл. 1, рис. 2, $p < 0.05$, Т-критерий Стьюдента для нормализованных данных). Большинство насекомых затем начинало двигаться к свету, независимо от его спектральных характеристик (рис. 3).

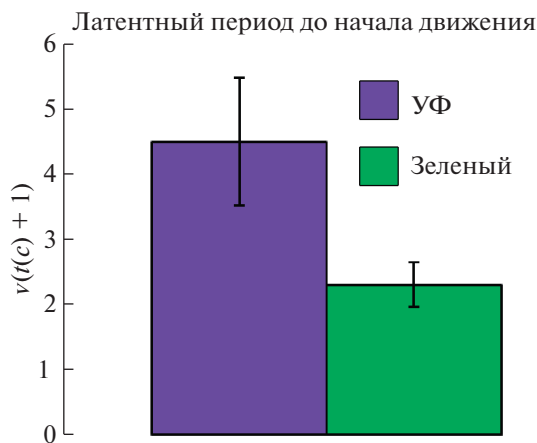
Источника света достигало менее половины протестированных особей, статистически достоверных различий между зеленым и УФ-светом не обнаружено. Значительная часть насекомых не достигала источника и меняла направление движения на противоположное, удаляясь от света (табл. 2).

Замирания, т.е. периоды полной неподвижности, описанные нами ранее (Новикова, Жуковская, 2017), наблюдались только при освещении УФ-светом, различия оказались высоко достоверными (табл. 2, $p < 0.0001$, точный тест Фишера).

Таблица 1. Латентные периоды ответов тараканов на свет

№	УФ (t, с)	Зеленый (t, с)
1	180	15
2	30	10
3	60	1
4	10	1
5	60	1
6	4	11
7	5	20
8	1	10
9	1	1
10	1	1
11	1	1
12	30	1
13	60	1
14	1	
<i>n</i>	14	13
Среднее	31.71	5.69
Ст. ошибка	13.06	1.85

Кроме того, при УФ освещении семь тараканов из 14 вернулись к месту старта, а при зеленом освещении — только один из 12. Эти различия оказались статистически достоверны (табл. 2). Один таракан во время стимуляции зеленым светом взлетел по направлению к источнику света. Груминг наблюдался у 57% тараканов при стимуляции УФ и у 77% при стимуляции зеленым светом, однако различия оказались недостоверными (точный тест Фишера, $p > 0.05$).

**Рис. 2.** Латентный период до начала движения.

По оси ординат — нормализованное время (см. Материалы и методы). Различия между сериями достоверны, $p < 0.05$, Т-критерий Стьюдента.

ОБСУЖДЕНИЕ

Тестирование имаго американского таракана *P. americana* в ветровом туннеле, оборудованном системой световой стимуляции, показало адекватность предложенного метода для изучения поведенческих реакций насекомых на свет. В сравнении с ранее полученными результатами тестирования тараканов в маленьких, равномерно освещенных камерах удалось выяснить, что повышенная локомоторная активность в ответ на зеленый свет связана не с попыткой избегания света и поисками убежища, как предполагалось ранее (Новикова, Жуковская, 2017; Zhukovskaya et al., 2017), а с движением по направлению к источнику света. Интересно отметить, что тараканы иногда прилетают в светоловушки, однако, по крайней мере, в части из них, использовали УФ-свет (Wolda, 1983; Abbas et al., 2019; Evangelista et al., 2017). Более низкая привлекательность УФ-света, возможно лишь означает, что при использовании зеленого света в ловушке было бы поймано еще больше особей. Меньший латентный период для ответов на зеленый свет также может свидетельствовать о большей эффективности этого стимула для запуска локомоторной реакции. Вероятно, использование зеленого света для привлечения синантропных *P. americana* в условиях закрытых помещений, таких как склады пищевых продуктов, семян, бумаги, оргтехники и сырья, повреждаемого этими насекомыми, окажется не менее эффективным и более безопасным, чем применяемые в настоящее время методы химического контроля (Дремова, Алешо, 2011).

Возвращение насекомых к месту их выпуска, часто наблюдавшееся нами при ответах на УФ-свет, возможно, отражает попытки вернуться в убежище, поскольку тараканы, содержащиеся в течение продолжительного времени в чашках Петри в условиях темноты и отсутствия механических и химических стимулов, выделяют агрегационный феромон, привлекающий особей всех полов и возрастов (Жуковская, 1991; Natano et al.,

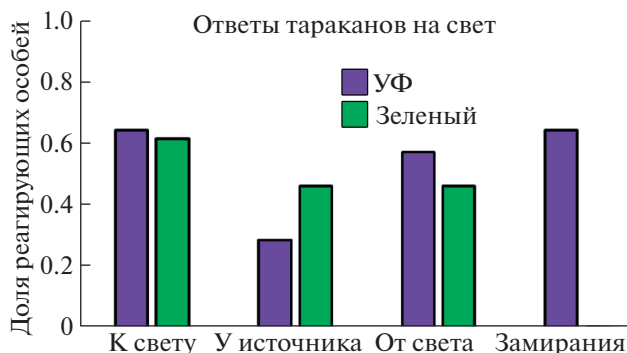
**Рис. 3.** Ответные реакции имаго таракана *Periplaneta americana* на световой сигнал в ветровом тоннеле.

Таблица 2. Моторные реакции тараканов на свет

Поведенческая реакция	Ультрафиолет	Зеленый свет	Точный тест Фишера, p
Движение по направлению к источнику			
Вернулись	7	1	0.0329
Не вернулись	7	12	
Проявление реакции маскинга			
Замирали	9	0	0.0006
Не замирали	5	13	

2020). Источник этого феромона обозначает безопасное место, в котором насекомые проводят светлую часть суток. Конечно, помимо запаха, насекомое может возвращаться к месту старта и по иным причинам (Collett et al., 2013).

Физиологические механизмы, ответственные за привлечение насекомых на свет, до сих пор непонятны (Жуковская и др., 2022). Одна из наиболее популярных гипотез (Ludwig, 1933; Горностаев, 1984; Nowinszky, 2003) предполагает, что насекомые ориентируются на точечный бесконечно удаленный источник света, такой как Солнце и Луна, поэтому поддерживают постоянный угол по отношению к нему, чтобы двигаться прямолинейно, и, в результате, приближаются к искусственному источнику света по спирали. В наших экспериментах мы не наблюдали спиралевидных траекторий, возможно, частично, вследствие конструктивных особенностей тоннеля. Теория открытого пространства (Мазохин-Поршняков, 1965) несколько более соответствует нашим данным, поскольку предполагает, что насекомое пытается выбраться из опасного места, двигаясь в сторону более светлого открытого пространства, однако она противоречит наблюдавшемуся ранее убегающему тараканов от света, с остановкой в затененном, а не освещенном месте (Kelly, Mote, 1990b; Okada, Toh, 1998).

Мы не обнаружили достоверных различий в частотах груминга, которые отражают уровень стресса (Kalueff et al., 2016; Tinbergen, 1951; Zhukovskaya et al., 2013), в противоположность обнаруженным ранее различиям в экспериментах с маленькими тестовыми камерами (Zhukovskaya et al., 2017). Вероятно, в условиях большого пространства ветрового тоннеля баланс между ориентировочно-исследовательской реакцией и стресс-реакцией смещается в сторону первого.

Работа поддержана грантом РНФ № 22-26-00199.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Горностаев Г.Н. Введение в этологию насекомых — фотоксенов (лет насекомых на искусственные источники света). *Тр. Всесоюзного Энтомол. Обще-*

ства. Т. 66 “Этология насекомых”. Л.: Наука, 1984. Т. 66. С. 101–167.

Грибакин Ф.Г. *Механизмы фоторецепции насекомых*. Ленингр. отд.-ние. Наука, 1981. 213 с.

Дремова В.П., Алешко Н.А. *Тараканы. Биология, экология, санитарно-эпидемиологическое значение, контроль численности синантропных тараканов*. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. 305 с.

Жуковская М.И. Поведенческое доказательство существования агрегационного феромона американского таракана *Periplaneta americana* (L.). *Журн. эвол. биохим. физиол.* 1991. Т. 27. № 5. С. 661–666.

Жуковская М.И., Новикова Е.С., Северина И.Ю., Исавнина И.Л. Даунрегуляция зрительных пигментов таракана с помощью метода РНК-интерференции. *Журн. эвол. биохим. физиол.* 2020. Т. 56. № 7. С. 587–597.

<https://doi.org/10.31857/S0044452920071353>

Жуковская М.И., Северина И.Ю., Новикова Е.С. Световое антропогенное загрязнение: действие на насекомых. *Биосфера*. 2022. Т. 14. № 2. С. 126–136. <https://doi.org/10.24855/biosfera.v14i2.669>

Мазохин-Поршняков Г.А. *Зрение насекомых*. М.: Наука, 1965. 264 с.

Новикова Е.С., Северина И.Ю., Исавнина И.Л., Жуковская М.И. Даунрегуляция ультрафиолет-чувствительного зрительного пигмента таракана уменьшает эффект маскинга при коротковолновом освещении. *Сенсорные системы*. 2021. Т. 35. № 1. С. 22–29.

<https://doi.org/10.31857/S0235009221010066>

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.

Щеникова А.В., Селицкая О.Г. Система лабораторного тестирования поведенческих реакций кукурузного мотылька. *Научное обеспечение развития АПК в условиях импортозамещения*. Сборник научных трудов по материалам международной научно-практической конференции “Развитие агропромышленного комплекса на основе современных научных достижений и цифровых технологий”. Санкт-Петербург — Пушкин. 2019. Ч. 1. С. 108–112.

Abbas M., Ramzan M., Hussain N., Ghaffar A., Hussain K., Abbas S., Raza A. Role of light traps in attracting, killing and biodiversity studies of insect pests in Thal. *Pakistan Journal of Agricultural Research*. 2019. V. 32 (4). P. 684–690.

<https://doi.org/10.17582/journal.pjar/2019/32.4.684.690>

- Avarguès-Weber A., Mota T., Giurfa M. New vistas on honey bee vision. *Apidologie*. 2012. V. 43. P. 244–268. <https://doi.org/10.1007/s13592-012-0124-2>
- Baker T.C., Linn C.E. Wind tunnels in pheromone research. In: H. E. Hummel, T.A. Miller (eds.). *Techniques in Pheromone Research*. New York, Springer. 1984. P. 75–110. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-5220-7_3
- Briscoe A.D., Chittka L. The evolution of color vision in insects. *Annu. Rev. Entomol.* 2001. V. 46. P. 471–510. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.46.1.471>
- Buschbeck E.K., Friedrich M. Evolution of insect eyes: tales of ancient heritage, deconstruction, reconstruction, remodeling, and recycling. *Evolution: Education and Outreach*. 2008. V. 1. P. 448–462. <https://doi.org/10.1007/s12052-008-0086-z>
- Collett M., Chittka L., and Collett T.S. Spatial memory in insect navigation. *Curr. Biol.* 2013. V. 23 (17). P. R789–R800. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.07.020>
- Deng J.Y., Wei H.Y., Huang Y.P., Du J.W. Enhancement of attraction to sex pheromones of *Spodoptera exigua* by volatile compounds produced by host plants. *J. Chem. Ecol.* 2004. V. 30 (10). P. 2037–2045. <https://doi.org/10.1023/B:JOEC.0000045593.62422.73>
- Evangelista D.A., Russell G., Russell K.N., Bourne G., Ware J.L. Evidence that dispersal barriers influence blaberoid cockroach assemblages in a neotropical savanna–forest matrix. *Insect. Conserv. Divers.* 2017. V. 10 (5). P. 425–438. <https://doi.org/10.1111/icad.12246>
- Frolov A., Shchenikova A., Selitskaya O., Grushevaya I., Zhukovskaya M., Fedoseev N., Kuzmin A., Lastushkina E., Kurenshchikov D., Kurenshchikov V., Tóth M. Asian corn borer (*Ostrinia furnacalis* Gn., Lepidoptera: Crambidae): attraction to a bisexual lure and comparison of performance with synthetic sex pheromone. *Acta Phytopathol. Entomol. Hung.* 2022. V. 57 (2). P. 148–164. <https://doi.org/10.1556/038.2022.00159>
- Goldsmith T.H., Ruck P.R. The spectral sensitivities of the dorsal ocelli of cockroaches and honeybees: an electrophysiological study. *J. Gen. Physiol.* 1958. V. 41 (6). P. 1171. <https://doi.org/10.1085/jgp.41.6.1171>
- Greiner B. Adaptations for nocturnal vision in insect apposition eyes. *International Review of Cytology*. 2006. V. 250. P. 1–46. [https://doi.org/10.1016/S0074-7696\(06\)50001-4](https://doi.org/10.1016/S0074-7696(06)50001-4)
- Hatano E., Wada-Katsumata A., Schal C. Environmental decomposition of olefinic cuticular hydrocarbons of *Periplaneta americana* generates a volatile pheromone that guides social behaviour. *Proc. Royal Soc. B*. 2020. V. 287 (1921). P. 20192466. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.2466>
- Heimonen K., Salmela I., Kontiokari P., Weckström M. Large functional variability in cockroach photoreceptors: optimization to low light levels. *J. Neurosci.* 2006. V. 26. P. 13454–13462. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3767-06.2006>
- Helfrich-Förster C. Light input pathways to the circadian clock of insects with an emphasis on the fruit fly *Drosophila melanogaster*. *J. Comp. Physiol. A*. 2020. V. 206 (2). P. 259–272. <https://doi.org/10.1007/s00359-019-01379-5>
- Hinze A., Lantz J., Hill S.R., Ignell R. Mosquito host seeking in 3D using a versatile climate-controlled wind tunnel system. *Front. Behav. Neurosci.* 2021. V. 15. P. 643693. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2021.643693>
- Kainoh Y. Wind tunnel: a tool to test the flight response to semiochemicals. In: J.C. Lerner, U. Boldes (eds.). *Wind Tunnels and Experimental Fluid Dynamics Research*. 2011. P. 89–99.
- Kalueff A.V., Stewart A.M., Song C., Berridge K.C., Graybiel A.M., Fentress J.C. Neurobiology of rodent self-grooming and its value for translational neuroscience. *Nat. Rev. Neurosci.* 2016. V. 17. P. 45–59. <https://doi.org/10.1038/nrn.2015.8>
- Kelber A., Osorio D. From spectral information to animal colour vision: experiments and concepts. *Proc. Royal Soc. B*. 2010. V. 277 (1688). P. 1617–1625. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.2118>
- Kelly K.M., Mote M.I. Electrophysiology and anatomy of medulla interneurons in the optic lobe of the cockroach, *Periplaneta americana*. *J. Comp. Physiol. A*. 1990a. V. 167. P. 745–756. <https://doi.org/10.1007/bf00189765>
- Kelly K.M., Mote M.I. Avoidance of monochromatic light by the cockroach *Periplaneta americana*. *J. Insect Physiol.* 1990b. V. 36 (4). P. 287–291. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(90\)90113-T](https://doi.org/10.1016/0022-1910(90)90113-T)
- Knudsen G.K., Tasin M., Aak A., Thöming G. A wind tunnel for odor mediated insect behavioural assays. *J. Vis. Exp.* 2018. V. 30 (141). P. e58385. <https://doi.org/10.3791/58385>
- Ludwig W. Seitenstetigkeit niederer Tiere im Ein- und Zweilichtversuche. I. Limantria dispar-Raupen. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*. 1933, Bd 144 (4). S. 469–495.
- Menzel R. Spectral sensitivity and color vision in invertebrates. *Comparative physiology and evolution of vision in invertebrates*. Berlin, Heidelberg, Springer, 1979. P. 503–580.
- Menzi U. Visual adaptation in nocturnal and diurnal ants. *J. Comp. Physiol. A*. 1987. V. 160. P. 11–21. <https://doi.org/10.1007/BF00613437>
- Miller J.R., Roelofs W.L. Sustained-flight tunnel for measuring insect responses to wind-borne sex pheromones. *J. Chem. Ecol.* 1978. V. 4 (2). P. 187–198. <https://doi.org/10.1007/BF00988054>
- Mizunami M. Neural organization of ocellar pathways in the cockroach brain. *Journal of Comparative Neurology*. 1995. V. 352 (3). P. 458–468. <https://doi.org/10.1002/cne.903520310>
- Mote M.I., Goldsmith T.H. Spectral sensitivities of color receptors in the compound eye of the cockroach *Periplaneta*. *Journal of Experimental Zoology*. 1970. V. 173 (2). P. 137–145. <https://doi.org/10.1002/jez.1401730203>
- Mrosovsky N. Masking: history, definitions, and measurement. *Chronobiol. Int.* 1999. V. 16 (4). P. 415–429. <https://doi.org/10.3109/07420529908998717>
- Nowinszky L. The orientation of insects by light—major theories. In: L. Nowinszky (ed.). *The handbook of light*

- trapping*. Szombathely, Savaria University Press. 2003. P. 15–18.
- Okada J., Toh Y. Shade response in the escape behavior of the cockroach, *Periplaneta americana*. *Zool. Sci.* 1998. V. 15 (6). P. 831–835.
<https://doi.org/10.2108/zsj.15.831>
- Page T.L. Transplantation of the cockroach circadian pacemaker. *Science*. 1982. V. 216 (4541). P. 73–75.
<https://doi.org/10.1126/science.216.4541.73>
- Page T.L., Koelling E. Circadian rhythm in olfactory response in the antennae controlled by the optic lobe in the cockroach. *J. Insect Physiol.* 2003. V. 49 (7). P. 697–707.
[https://doi.org/10.1016/S0022-1910\(03\)00071-4](https://doi.org/10.1016/S0022-1910(03)00071-4)
- Roelofs W.L., Cardé R.T. Responses of Lepidoptera to synthetic sex pheromone chemicals and their analogues. *Annu. Rev. Entomol.* 1977. V. 22 (1). P. 377–405.
<https://doi.org/10.1146/annurev.en.22.010177.002113>
- Song B.M., Lee C.H. Toward a mechanistic understanding of color vision in insects. *Fron. Neural Circuits*. 2018. V. 12. P. 16.
<https://doi.org/10.3389/fncir.2018.00016>
- Subhash S., Shashank P.R. Wind Tunnel: A tool to test the flight response of insects to semiochemicals. In: A. Kumar Chakravarthy, V. Selvanarayanan (eds.). *Experimental Techniques in Host-Plant Resistance*. Singapore, Springer. 2019. P. 65–69.
- Tinbergen N. *The study of instinct*. Oxford, Clarendon Press. 1951.
- Van Der Kooij C.J., Stavenga D.G., Arikawa K., Belušić G., Kelber A. Evolution of insect color vision: from spectral sensitivity to visual ecology. *Annu. Rev. Entomol.* 2021. V. 66. P. 435–461.
<https://doi.org/10.1146/annurev-ento-061720-071644>
- Warrant E.J. Vision in the dimmest habitats on earth. *J. Comp. Physiol. A*. 2004. V. 190. P. 765–789.
<https://doi.org/10.1007/s00359-004-0546-z>
- Warrant E. Nocturnal Vision. In: R. H. Masland, T. Albright (eds.). *The senses*. San Diego, Elsevier. 2008. P. 54–82.
- Warrant E.J., Kelber A., Gislern A., Greiner B., Ribi W., Weislo W.T. Nocturnal vision and landmark orientation in a tropical halictid bee. *Curr. Biol.* 2004. V. 14. P. 1309–1318.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2004.07.057>
- Warrant E., Somanathan H. Colour vision in nocturnal insects. *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.* 2022. V. 377 (1862). P. 20210285.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2021.0285>
- Wolda H. Diversity, diversity indices and tropical cockroaches. *Oecologia*. 1983. 58. P. 290–298.
<https://doi.org/10.1007/BF00385226>
- Zhukovskaya M., Yanagawa A., Forschler B. Grooming behavior as a mechanism of insect disease defense. *Insects*. 2013. V. 4 (4). P. 609–630.
<https://doi.org/10.3390/insects4040609>
- Zhukovskaya M., Novikova E., Saari P., Frolov R.V. Behavioral responses to visual overstimulation in the cockroach *Periplaneta americana* L. *J. Comp. Physiol. A*. 2017. V. 203 (12). P. 1007–1015.
<https://doi.org/10.1007/s00359-017-1210-8>

Behavioural responses of cockroaches *Periplaneta americana* L. to short and long wavelength light in a wind tunnel

M. I. Zhukovskaya^{a, #}, A. V. Shchenikova^b, O. G. Selitskaya^b, A. A. Miltsyn^b, E. S. Novikova^a, and A. N. Frolov^b

^a*Sechenov Institute of Evolutionary Physiology and Biochemistry, Russian Academy of Sciences
104223 St. Petersburg, Thorez Ave, 44, Russia*

^b*All-Russian Institute of Plant Protection, Russian Academy of Sciences St.
196608 St. Petersburg – Pushkin, Podbelskogo road, 3, Russia*

[#]*E-mail: mzhukovskaya@yahoo.com*

The behavioural responses of the American cockroach *Periplaneta americana* to short-wavelength and long-wavelength light were studied in a wind tunnel. Initial directional movement towards the light source was observed in response to both stimuli, but the latency in response to green light was significantly shorter. The cockroaches moving towards the UV light often returned to the less illuminated starting point, while this behaviour was not typical under green light. UV light often initiated masking, the behavior characteristic of the inactive, diurnal phase of the 24-hour cycle.

Key words: American cockroach, *Periplaneta americana*, light response, UV-light, green light, photoreception

REFERENCES

- Abbas M., Ramzan M., Hussain N., Ghaffar A., Hussain K., Abbas S., Raza A. Role of light traps in attracting, killing and biodiversity studies of insect pests in Thal. *Pakistan Journal of Agricultural Research*. 2019. V. 32 (4). P. 684–690.
<https://doi.org/10.17582/journal.pjar/2019/32.4.684.690>
- Avarguès-Weber A., Mota T., Giurfa M. New vistas on honey bee vision. *Apidologie*. 2012. V. 43. P. 244–268.
<https://doi.org/10.1007/s13592-012-0124-2>

- Baker T.C., Linn C.E. Wind tunnels in pheromone research. In: H.E. Hummel, T.A. Miller (eds.). *Techniques in Pheromone Research*. New York, Springer. 1984. P. 75–110.
https://doi.org/10.1007/978-1-4612-5220-7_3
- Briscoe A.D., Chittka L. The evolution of color vision in insects. *Annu. Rev. Entomol.* 2001. V. 46. P. 471–510.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ento.46.1.471>
- Buschbeck E.K., Friedrich M. Evolution of insect eyes: tales of ancient heritage, deconstruction, reconstruction, remodeling, and recycling. *Evolution: Education and Outreach*. 2008. V. 1. P. 448–462.
<https://doi.org/10.1007/s12052-008-0086-z>
- Collett M., Chittka L., and Collett T.S. Spatial memory in insect navigation. *Curr. Biol.* 2013. V. 23 (17), pp. R789–R800.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.07.020>
- Deng J.Y., Wei H.Y., Huang Y.P., Du J.W. Enhancement of attraction to sex pheromones of *Spodoptera exigua* by volatile compounds produced by host plants. *J. Chem. Ecol.* 2004. V. 30 (10). P. 2037–2045.
<https://doi.org/10.1023/B:JOEC.0000045593.62422.73>
- Dremova V.P., Alesho N.A. *Tarakany. Biologiya, jekologiya, sanitarno-jepidemiologicheskoe znachenie, kontrol'chislennosti sinantropnyh tarakanov* [Cockroaches. Biology, ecology, sanitary and epidemiological significance, control of the number of synanthropic cockroaches]. Moscow. KMK Scientific Press Ltd., 2011. 305 p. (in Russian).
- Evangelista D.A., Russell G., Russell K.N., Bourne G., Ware J.L. Evidence that dispersal barriers influence blaberoid cockroach assemblages in a neotropical savanna–forest matrix. *Insect. Conserv. Divers.* 2017. V. 10 (5). P. 425–438.
<https://doi.org/10.1111/icad.12246>
- Frolov A., Shchenikova A., Selitskaya O., Grushevaya I., Zhukovskaya M., Fedoseev N., Kuzmin A., Lastushkina E., Kurenshchikov D., Kurenshchikov V., Tóth M. Asian corn borer (*Ostrinia furnacalis* Gn., Lepidoptera: Crambidae): attraction to a bisexual lure and comparison of performance with synthetic sex pheromone. *Acta Phytopathol. Entomol. Hung.* 2022. V. 57 (2). P. 148–164.
<https://doi.org/10.1556/038.2022.00159>
- Goldsmith T.H., Ruck P.R. The spectral sensitivities of the dorsal ocelli of cockroaches and honeybees: an electrophysiological study. *J. Gen. Physiol.* 1958. V. 41 (6). P. 1171.
<https://doi.org/10.1085/jgp.41.6.1171>
- Gornostaev G.N. Vvedenie v etologiju nasekomykh-fotoksenov (let nasekomykh na iskusstvennye istochniki sveta). Introduction to Ethology of Photoxenic Insects (Flight of Insects towards Artificial Sources of Light), in Etologiya nasekomykh (Ethology of Insects), Leningrad: Nauka, 1984, vol. 66, pp. 101–167.
- Greiner B. Adaptations for nocturnal vision in insect apposition eyes. *International Review of Cytology*. 2006. V. 250. P. 1–46.
[https://doi.org/10.1016/S0074-7696\(06\)50001-4](https://doi.org/10.1016/S0074-7696(06)50001-4)
- Gribakin F.G. *Mehanizmy fotorecepcii nasekomykh* [Mechanisms of photoreception in insects]. Leningrad. Nauka, 1981. 213 p. (in Russian).
- Hatano E., Wada-Katsumata A., Schal C. Environmental decomposition of olefinic cuticular hydrocarbons of *Periplaneta americana* generates a volatile pheromone that guides social behaviour. *Proc. Royal Soc. B.* 2020. V. 287 (1921). P. 20192466.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2019.2466>
- Heimonen K., Salmela I., Kontiokari P., Weckström M. Large functional variability in cockroach photoreceptors: optimization to low light levels. *J. Neurosci.* 2006. V. 26. P. 13454–13462.
<https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3767-06.2006>
- Helfrich-Förster C. Light input pathways to the circadian clock of insects with an emphasis on the fruit fly *Drosophila melanogaster*. *J. Comp. Physiol. A.* 2020. V. 206 (2). P. 259–272.
<https://doi.org/10.1007/s00359-019-01379-5>
- Hinze A., Lantz J., Hill S.R., Ignell R. Mosquito host seeking in 3D using a versatile climate-controlled wind tunnel system. *Front. Behav. Neurosci.* 2021. V. 15. P. 643693.
<https://doi.org/10.3389/fnbeh.2021.643693>
- Kainoh Y. Wind tunnel: a tool to test the flight response to semiochemicals. In: J.C. Lerner, U. Boldes (eds.). *Wind Tunnels and Experimental Fluid Dynamics Research*. 2011. P. 89–99.
- Kalueff A.V., Stewart A.M., Song C., Berridge K.C., Graybiel A.M., Fentress J.C. Neurobiology of rodent self-grooming and its value for translational neuroscience. *Nat. Rev. Neurosci.* 2016. V. 17. P. 45–59.
<https://doi.org/10.1038/nrn.2015.8>
- Kelber A., Osorio D. From spectral information to animal colour vision: experiments and concepts. *Proc. Royal Soc. B.* 2010. V. 277 (1688). P. 1617–1625.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2009.2118>
- Kelly K.M., Mote M.I. Electrophysiology and anatomy of medulla interneurons in the optic lobe of the cockroach, *Periplaneta americana*. *J. Comp. Physiol. A.* 1990a. V. 167. P. 745–756.
<https://doi.org/10.1007/bf00189765>
- Kelly K.M., Mote M.I. Avoidance of monochromatic light by the cockroach *Periplaneta americana*. *J. Insect Physiol.* 1990b. V. 36 (4). P. 287–291.
[https://doi.org/10.1016/0022-1910\(90\)90113-T](https://doi.org/10.1016/0022-1910(90)90113-T)
- Knudsen G.K., Tasin M., Aak A., Thüming G. A wind tunnel for odor mediated insect behavioural assays. *J. Vis. Exp.* 2018. V. 30 (141). P. e58385.
<https://doi.org/10.3791/58385>
- Mazokhin-Porshnyakov G.A. *Zrenie nasekomykh* [Insect vision]. Moscow. Nauka, 1965. 264 p. (in Russian).
- Menzel R. Spectral sensitivity and color vision in invertebrates. *Comparative physiology and evolution of vision in invertebrates*. Berlin, Heidelberg, Springer, 1979. P. 503–580.
- Menzi U. Visual adaptation in nocturnal and diurnal ants. *J. Comp. Physiol. A.* 1987. V. 160. P. 11–21.
<https://doi.org/10.1007/BF00613437>
- Miller J.R., Roelofs W.L. Sustained-flight tunnel for measuring insect responses to wind-borne sex pheromones. *Journal of Chemical Ecology*. 1978. V. 4 (2). P. 187–198.
<https://doi.org/10.1007/BF00988054>
- Mizunami M. Neural organization of ocellar pathways in the cockroach brain. *Journal of Comparative Neurology*.

1995. V. 352 (3). P. 458–468.
<https://doi.org/10.1002/cne.903520310>
- Mote M.I., Goldsmith T.H. Spectral sensitivities of color receptors in the compound eye of the cockroach *Periplaneta*. *Journal of Experimental Zoology*. 1970. V. 173 (2). P. 137–145.
<https://doi.org/10.1002/jez.1401730203>
- Mrosovsky N. Masking: history, definitions, and measurement. *Chronobiol. Int.* 1999. V. 16 (4). P. 415–429.
<https://doi.org/10.3109/07420529908998717>
- Novikova E.S., Severina I.Y., Isavnina I.L., Zhukovskaya M.I. Down-regulation of the ultraviolet-sensitive visual pigment of the cockroach decreases the masking effect in short-wavelength illumination. *Neurosci. Behav. Physiol.* 2021. V. 51 (7). P. 1002–1007.
<https://doi.org/10.1007/s11055-021-01158-3>
- Novikova E.S., Zhukovskaya M.I. Bright light induced freezing behavior in American cockroach, *Periplaneta americana*. *Sensornye sistemy* [Sensory systems]. 2017. V. 31 (1). P. 44–50 (in Russian).
- Nowinszky L. The orientation of insects by light—major theories. In: L. Nowinszky (ed.) *The handbook of light trapping*. Szombathely, Savaria University Press. 2003. P. 15–18.
- Okada J., Toh Y. Shade response in the escape behavior of the cockroach, *Periplaneta americana*. *Zool. Sci.* 1998. V. 15 (6). P. 831–835.
<https://doi.org/10.2108/zsj.15.831>
- Page T.L. Transplantation of the cockroach circadian pacemaker. *Science*. 1982. V. 216 (4541), P. 73–75.
<https://doi.org/10.1126/science.216.4541.73>
- Page T.L., Koelling E. Circadian rhythm in olfactory response in the antennae controlled by the optic lobe in the cockroach. *Journal of Insect Physiology*. 2003. V. 49 (7). P. 697–707.
[https://doi.org/10.1016/S0022-1910\(03\)00071-4](https://doi.org/10.1016/S0022-1910(03)00071-4)
- Roelofs W.L., Cardé R.T. Responses of Lepidoptera to synthetic sex pheromone chemicals and their analogues. *Annu. Rev. Entomol.* 1977. V. 22 (1). P. 377–405.
<https://doi.org/10.1146/annurev.en.22.010177.002113>
- Song B.M., Lee C.H. Toward a mechanistic understanding of color vision in insects. *Front. in Neural Circuits*. 2018. V. 12. P. 16.
<https://doi.org/10.3389/fncir.2018.00016>
- Shchenikova A.V., Selitskaya O.G. *Sistema laboratornogo testirovaniya povedencheskih reakcij kukuruznogo motyl'ka* [Behavioral test system for corn borer]. *Nauchnoe obespechenie razvitiya APK v usloviyah importozamesheniya*. Sbornik nauchnyh trudov po materialam mezhdunarodnoj nauchno-prakticheskoy konferencii “Razvitie agropromyshlennogo kompleksa na osnove sovremennyh nauchnyh dostizhenij i cifrovyyh tehnologij” [Scientific support for the development of the agro-industrial complex in the context of import substitution. Collection of scientific papers based on the materials of the international scientific and practical conference “Development of the agro-industrial complex based on modern scientific achievements and digital technologies”]. Saint-Petersburg — Pushkin. 2019. V. 1. P. 108–112 (in Russian).
- Subhash S., Shashank P.R. Wind Tunnel: A tool to test the flight response of insects to semiochemicals. In: A. Kumar Chakravarthy, V. Selvanarayanan (eds.). *Experimental Techniques in Host-Plant Resistance*. Singapore, Springer. 2019. P. 65–69.
- Tinbergen N. *The study of instinct*. Oxford, Clarendon Press. 1951.
- Van Der Kooij C.J., Stavenga D.G., Arikawa K., Belušić G., Kelber A. Evolution of insect color vision: from spectral sensitivity to visual ecology. *Annu. Rev. Entomol.* 2021. V. 66. P. 435–461.
<https://doi.org/10.1146/annurev-ento-061720-071644>
- Warrant E.J. Vision in the dimmest habitats on earth. *J. Comp. Physiol. A*. 2004. V. 190. P. 765–789.
<https://doi.org/10.1007/s00359-004-0546-z>
- Warrant E. Nocturnal Vision. In: R. H. Masland, T. Albright (eds.). *The senses*. San Diego, Elsevier. 2008. P. 54–82.
- Warrant E.J., Kelber A., Gislern A., Greiner B., Ribi W., Weislo W.T. Nocturnal vision and landmark orientation in a tropical halictid bee. *Curr. Biol.* 2004. V. 14. P. 1309–1318.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2004.07.057>
- Warrant E., Somanathan H. Colour vision in nocturnal insects. *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.* 2022. V. 377 (1862). P. 20210285.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2021.0285>
- Wolda H. Diversity, diversity indices and tropical cockroaches. *Oecologia*. 1983. 58. P. 290–298.
<https://doi.org/10.1007/BF00385226>
- Zhukovskaya M., Yanagawa A., Forschler B. Grooming behavior as a mechanism of insect disease defense. *Insects*. 2013. V. 4 (4). P. 609–630.
<https://doi.org/10.3390/insects4040609>
- Zhukovskaya M., Novikova E., Saari P., Frolov R.V. Behavioral responses to visual overstimulation in the cockroach *Periplaneta americana* L. *J. Comp. Physiol. A*. 2017. V. 203 (12). P. 1007–1015.
<https://doi.org/10.1007/s00359-017-1210-8>
- Zhukovskaya M.I. Behavioral evidence for a cockroach (*Periplaneta americana*) aggregation pheromone. *J. Evol. Biochem. Physiol.* 1991. V. 27 (5). P. 496–500 (in Russian).
- Zhukovskaya M.I., Novikova E.S., Severina I.Y., Isavnina I.L. *Daunreguljacija zritel'nyh pigmentov tarakana s pomoshh'ju metoda RNK-interferencii* [Downregulation of cockroach visual pigments by RNA interference]. *J. Evol. Biochem. Physiol.* 2020. V. 56 (7). P. 587–597.
<https://doi.org/10.31857/S0044452920071353> (in Russian).
- Zhukovskaya M.I., Severina I.Yu., Novikova Ye.S. Anthropogenic light pollution: impact on insects. *Biosfera*. 2022. V. 14 (2). P. 126–136.
<https://doi.org/10.24855/biosfera.v14i2.669> (in Russian).