

**Jerzy Andrzej Chmurzyński**

# **REAKCJE FOTYCZNE U MUCH**

**WARSZAWA 1973**

**INSTYTUT BIOLOGII DOŚWIADCZALNEJ  
IM. MARCELEGO NENCKIEGO P A N**



**Jerzy Andrzej Chmurzyński**

# **REAKCJE FOTYCZNE U MUCH**

**WARSZAWA 1973**

**INSTYTUT BIOLOGII DOŚWIADCZALNEJ  
IM. MARCELEGO NENCKIEGO P A N**

Przygotowano do druku  
w Dziale Wydawniczo-Poligraficznym "Unizet-Mex", A-86  
Warszawa, ul. Senatorska 6

**ŻONIE -**

*której wyrozumiała cierpliwość  
umożliwiła powstanie tej pracy*



# T R E Ś Ć

|  | str. |
|--|------|
| I. WRODZONE REAKCJE OWADÓW NA ŚWIATŁO – ICH ROLA BIOLOGICZNA I WYKORZYSTANIE DIAGNOSTYCZNE ..... | 7    |
| 1. Kinezy – taksje – elazje .....  | 7    |
| 2. Reakcje fotyczne .....  | 11   |
| 3. Zakres omawianych badań .....   | 13   |
| II. WYBÓR PODWÓJNY W LABIRYNCIE BIAŁYCH ŚWIATEŁ O RÓŻNYM NATĘŻENIU .....                         | 17   |
| 1. Test "dwóch światel" a wybór w labiryncie .....   | 17   |
| 2. Zależność grupowego wyboru przez owady światel w labiryncie Y od stosunku ich natężeń .....   | 22   |
| 3. Wpływ eksperymentalnych warunków .....  | 30   |
| 4. Lunarna fazowość foto-elatycznego wyboru światel .....  | 33   |
| 5. Rola wieku much .....   | 38   |
| III. FOTOPREFERENDUM I KINEZY .....  | 41   |
| 1. Zagadnienia .....   | 41   |
| 2. Fotopreferendum .....   | 42   |
| 3. Zachowanie się indywidualnych much w gradiencie oświetlenia ...                               | 46   |
| 4. Nawiązanie do zachowania się much w labiryncie .....  | 49   |
| 5. Behawioralny mechanizm osiągnięcia fotopreferendum i przebywania w nim .....                  | 50   |
| 6. Klinokineza .....   | 56   |
| 7. "Czysta" ortokineza .....   | 59   |
| 8. "Ortokineza podstawowa" elazji .....  | 63   |
| IV. UWAGI KOŃCOWE .....  | 67   |
| 1. Podsumowanie .....  | 67   |
| 2. Konsekwencje praktyczne .....   | 71   |
| PRZYPISY .....   | 73   |
| CYTOWANE PIŚMIENICTWO .....  | 89   |

# TRZĘC

|    |  |
|----|--|
| 46 | I. WROTKI SZKICU GWADY NA ŚWIATŁO - ICH ROLA |
| 7  | II. BIOLOGICZNA I WYBRANE DIAGNOSTYCZNE      |
| 7  | 1. Kolor - kolor - kolor - kolor             |
| 11 | 2. Kolorowa forma                            |
| 13 | 3. Kolorowa forma                            |
|    | III. WYBÓR FOTOWY W LABIRYNTACH ŚWIATŁA      |
| 17 | D. RÓŻNICE WYBÓR                             |
| 17 | 1. "Widok światła" w wybrzeżach              |
| 23 | 2. Kolorowa forma                            |
| 23 | 3. Kolorowa forma                            |
| 23 | 4. Kolorowa forma                            |
| 23 | 5. Kolorowa forma                            |
| 41 | III. FOTOPEREMOŻNIWOŚĆ I KINETY              |
| 41 | 1. Zmiana                                    |
| 42 | 2. Zmiana                                    |
| 43 | 3. Zmiana                                    |
| 43 | 4. Zmiana                                    |
| 43 | 5. Zmiana                                    |
| 43 | 6. Zmiana                                    |
| 43 | 7. Zmiana                                    |
| 43 | 8. Zmiana                                    |
| 43 | 9. Zmiana                                    |
| 43 | 10. Zmiana                                   |
| 43 | 11. Zmiana                                   |
| 43 | 12. Zmiana                                   |
| 43 | 13. Zmiana                                   |
| 43 | 14. Zmiana                                   |
| 43 | 15. Zmiana                                   |
| 43 | 16. Zmiana                                   |
| 43 | 17. Zmiana                                   |
| 43 | 18. Zmiana                                   |
| 43 | 19. Zmiana                                   |
| 43 | 20. Zmiana                                   |
| 43 | 21. Zmiana                                   |
| 43 | 22. Zmiana                                   |
| 43 | 23. Zmiana                                   |
| 43 | 24. Zmiana                                   |
| 43 | 25. Zmiana                                   |
| 43 | 26. Zmiana                                   |
| 43 | 27. Zmiana                                   |
| 43 | 28. Zmiana                                   |
| 43 | 29. Zmiana                                   |
| 43 | 30. Zmiana                                   |
| 43 | 31. Zmiana                                   |
| 43 | 32. Zmiana                                   |
| 43 | 33. Zmiana                                   |
| 43 | 34. Zmiana                                   |
| 43 | 35. Zmiana                                   |
| 43 | 36. Zmiana                                   |
| 43 | 37. Zmiana                                   |
| 43 | 38. Zmiana                                   |
| 43 | 39. Zmiana                                   |
| 43 | 40. Zmiana                                   |
| 43 | 41. Zmiana                                   |
| 43 | 42. Zmiana                                   |
| 43 | 43. Zmiana                                   |
| 43 | 44. Zmiana                                   |
| 43 | 45. Zmiana                                   |
| 43 | 46. Zmiana                                   |
| 43 | 47. Zmiana                                   |
| 43 | 48. Zmiana                                   |
| 43 | 49. Zmiana                                   |
| 43 | 50. Zmiana                                   |
| 43 | 51. Zmiana                                   |
| 43 | 52. Zmiana                                   |
| 43 | 53. Zmiana                                   |
| 43 | 54. Zmiana                                   |
| 43 | 55. Zmiana                                   |
| 43 | 56. Zmiana                                   |
| 43 | 57. Zmiana                                   |
| 43 | 58. Zmiana                                   |
| 43 | 59. Zmiana                                   |
| 43 | 60. Zmiana                                   |
| 43 | 61. Zmiana                                   |
| 43 | 62. Zmiana                                   |
| 43 | 63. Zmiana                                   |
| 43 | 64. Zmiana                                   |
| 43 | 65. Zmiana                                   |
| 43 | 66. Zmiana                                   |
| 43 | 67. Zmiana                                   |
| 43 | 68. Zmiana                                   |
| 43 | 69. Zmiana                                   |
| 43 | 70. Zmiana                                   |
| 43 | 71. Zmiana                                   |
| 43 | 72. Zmiana                                   |
| 43 | 73. Zmiana                                   |
| 43 | 74. Zmiana                                   |
| 43 | 75. Zmiana                                   |
| 43 | 76. Zmiana                                   |
| 43 | 77. Zmiana                                   |
| 43 | 78. Zmiana                                   |
| 43 | 79. Zmiana                                   |
| 43 | 80. Zmiana                                   |
| 43 | 81. Zmiana                                   |
| 43 | 82. Zmiana                                   |
| 43 | 83. Zmiana                                   |
| 43 | 84. Zmiana                                   |
| 43 | 85. Zmiana                                   |
| 43 | 86. Zmiana                                   |
| 43 | 87. Zmiana                                   |
| 43 | 88. Zmiana                                   |
| 43 | 89. Zmiana                                   |
| 43 | 90. Zmiana                                   |
| 43 | 91. Zmiana                                   |
| 43 | 92. Zmiana                                   |
| 43 | 93. Zmiana                                   |
| 43 | 94. Zmiana                                   |
| 43 | 95. Zmiana                                   |
| 43 | 96. Zmiana                                   |
| 43 | 97. Zmiana                                   |
| 43 | 98. Zmiana                                   |
| 43 | 99. Zmiana                                   |
| 43 | 100. Zmiana                                  |



## I. WRODZONE REAKCJE OWADÓW NA ŚWIATŁO – ICH ROLA BIOLOGICZNA I WYKORZYSTANIE DIAGNOSTYCZNE

Do zadań życiowych o podstawowym znaczeniu, bo warunkujących wypełnianie większości szczegółowych funkcji biologicznych [62]\* należy przebywanie organizmu w optimum środowiskowym [68, 160]. Organizmom swobodnie poruszającym się wypełnienie tego wymogu zapewniają dwa spośród elementarnych rodzajów wrodzonego zachowania się: kinezy i zachowanie się tropotaktyczne [3, 84, 136, 150].

### I. Kinezy – taksje – elazje

Kinezy – są to nie zorientowane względem źródła zewnętrznego prostego bodźca odruchowe, wrodzone przejawy lokomotorycznej ruchliwości osobnika, zależne tylko od natężenia bodźca. Mogą je wywoływać bodźce nie tylko bezkierunkowe, ale nawet pozbawione gradientu natężenia. Kierunek ruchu lub jego zmiany są w reakcjach kinetycznych przypadkowe. Rozróżnia się dwa zasadnicze typy kinez. W ortokinezie zależność od bodźca dotyczy występowania ruchu postępowego osobnika lub jego prędkości. Klinokinez jest natomiast statystyczną zależnością od bodźca przypadkowych zmian kierunku ruchu osobnika, tj. prędkości zmiany kierunku [4, 137, 138, 176]. Oba te typy kinez prowadzą do przebywania organizmu w preferendum czyli w wybieranym przez siebie przedziale natężeń zewnętrznego czynnika. Mechanizm tego może być różny.

Ortokineza zachodzi albo pod wpływem niekorzystnego czynnika, albo też w jego niekorzystnym natężeniu. Wobec tego organizm poruszając się prostoliniowo ma szansę trafienia przez przypadek do strefy sprzyjających warunków. Tam zaś reakcja maleje albo nawet zupełnie zanika: osobnik zatrzymuje się.

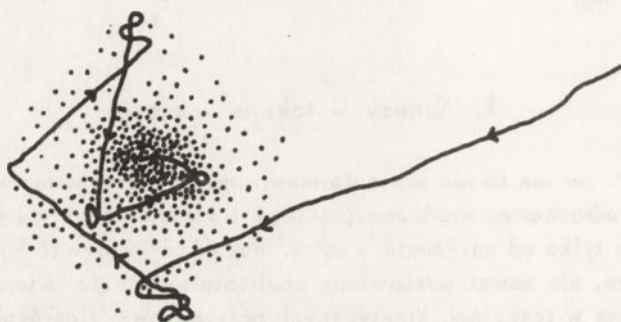
---

\* Liczby w nawiasach odsyłają do piśmiennictwa cytowanego na końcu artykułu. Obok prac oryginalnych i opracowań syntetycznych uwzględniono w nim także niektóre pozycje bardziej popularne, wydane w języku polskim – a to wówczas, gdy stanowią jedyne źródło terminologii albo omawiają sprawy ważne dla zrozumienia poruszanych zagadnień.

Z tym sposobem zachowania się zazwyczaj współdziała drugi typ kinez, klinokineza. Swą rolę może odgrywać w dwojaki sposób.

Gdy reakcje klinokinetyczne czyli zwroty ruchu lokomocyjnego osobnika pojawiają się w kontakcie z warunkami niekorzystnymi (jako tzw. dawniej *reakcje unikania*, *szo-kowe* lub *fobotaksja*), ma on szansę utrzymać się w obrębie strefy preferowanej, gdzie reakcje takie nie zachodzą i ruch ma charakter prostoliniowy dzięki ortokinezie (rys.1). Łatwo wszakże zauważyć, iż taki mechanizm może być groźny w skutkach – gdyby osobnik w wyniku tych, przypadkowych przecieży, ruchów zabłąkał się do strefy niekorzystnej. Wówczas bowiem znalazłby się w śmiertelnej pułapce, którą najłatwiej mógłby opuścić jedynie nie skręcając, a więc na drodze ortokinezy. Istotnie, występujący u pewnych gatunków zwierząt opisany rodzaj skłonności do reakcji klinokinetycznej – w przeciwieństwie do ortokinezy – podlega adaptacji, to znaczy zanika po dłuższym przebywaniu przez organizm w obecności niekorzystnego bodźca.

Inaczej dzieje się u innych organizmów, u których silna reakcja klinokinetyczna pojawia się właśnie w warunkach optymalnych, wywoływana przez czynnik korzystny. Taka tendencja zapobiega oczywiście wydostaniu się z takiej strefy i u form reagujących w ten sposób skłonność klinokinetyczna nie podlega adaptacji.



Rys. 1. Hipotetyczna trasa owada zbliżającego się do środka rozproszonego korzystnego czynnika. Klinokineza pojawia się w kontakcie z czynnikiem niekorzystnym; nie ujawnia się jednak na początku trasy – wskutek adaptacji po dłuższym w nim przebywaniu (z WIGGLES-WORTHa [187]).

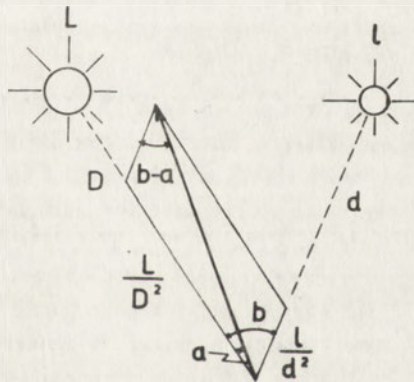
Kinezy odgrywają ważną rolę już u *Protista* i niższych, swobodnie poruszających się roślin oraz u gamet. U zwierząt – zwłaszcza bezkręgowych – ważniejszym rodzajem wrodzonego zachowania się prowadzącym osobnika do optymalnych warunków ekologicznych jest bardziej złożone zachowanie się o charakterze elazji czyli tzw. zachowanie się taktyczne.

Zachowanie się taktyczne [150] albo krócej elazja (od gr. ἡ ἔλασις, *elasis* – pędzenie, np. bydła [53b]) są to nazwy określające we współczesnej etologii [61a,b] rodzaj zachowania się, który w latach 30-tych obecnego wieku nazywano taksją (lub rzadziej taktyzmem) [3, 41], a jeszcze wcześniej – starą LOEBowską nazwą *tropizm*. (Termin "tropizm" jest obecnie używany na określenie

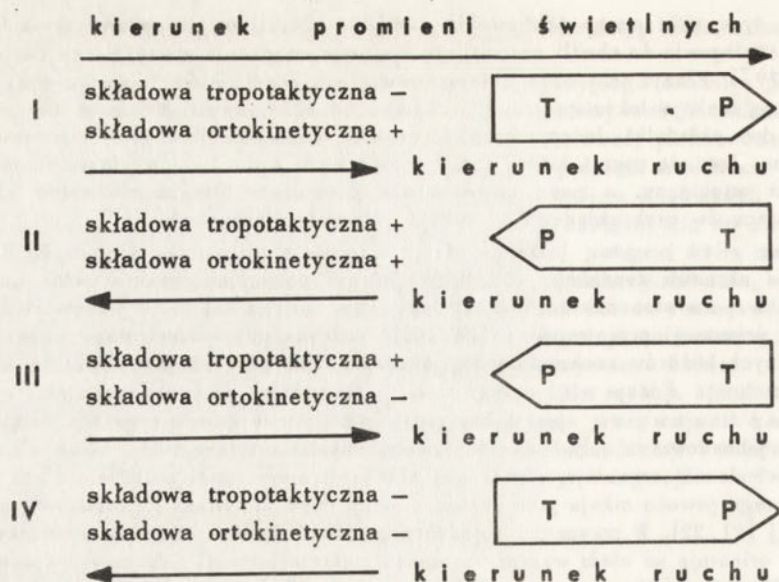
innego typu wrodzonego zachowania się [84, 124, 168]; jednakże szkoła francuska i protozoologowie do chwili obecnej stosują go w znaczeniu naszej elazji [43, 83, 152, 177, 179]). Elazja jest więc ukierunkowaną względem zewnętrznego prostego bodźca wrodzoną reakcją lokomotoryczną o charakterze odruchowym. Można w niej zatem wyróżnić dwa składniki. Jeden z nich, to czynnik ruchu postępowego – składowa lokomotoryczna. Jest nią tzw. kinezja podstawowa – analogiczna do omówionej już ortokinezy, a może nawet z nią identyczna. Drugim elementem elazji jest orientująca ów ruch składowa – taksja (w ścisłym znaczeniu).

Przez taksję rozumie się tu, zgodnie z pierwotnym ujęciem KÜHNowskim [107] i aktualną tendencją [58, 103] jedynie pozycyjne reakcje całego organizmu zorientowane w stosunku do bodźca. Jako takie zalicza się je do przejawów tzw. pierwotnej orientacji przestrzennej [84, 109], podczas gdy zorientowane wobec eksteroceptywnych bodźców zachowanie się lokomotoryczne jest przejawem wtórnej orientacji przestrzennej. Elazje więc należy zaklasyfikować już do tych ostatnich.

Tropotaksja jest takim typem taksji, przy którym organizm osiąga równoczesne jednakowo silne pobudzenie symetrycznych eksteroceptorów. Brak takiej równowagi pobudzenia wywołuje więc u osobnika odruchowy zwrot położenia ciała o pewien kąt. Z tego powodu taksja jako składnik elazji bywa nazywana też składową prędkości kątowej [21, 22]. W przypadku pojedynczego źródła bodźca organizm w wyniku takiego zwrotu orientuje oś ciała wzdłuż kierunku działania bodźca. Gdy przy tym ustawia się ku bodźcowi, taksję nazywamy dodatnią, gdy zaś odwraca się od bodźca – ujemną. Wobec tego, co powiedziano, staje się zrozumiałe, że pod wpływem dwóch źródeł światła osobnik ustawi się wzdłuż siecznej kąta widzenia obu światła ( $b$ , na rys. 2). Kątowy kierunek zaś tej siecznej w stosunku do osi widzenia jednego ze światła ( $a$ ) jest w przybliżeniu zgodny z tzw. regułą równoległoboku [84].



Rys. 2. Schemat orientacji foto-tropotaktycznej światłolubnego zwierzęcia w doświadczeniu z dwoma światłami –  $l$  i czterokrotnie jaśniejszym  $L$  – znajdującymi się w odległości odpowiednio  $d$  i  $D$  od jego oczu. Cienkimi liniami ciągłymi przedstawiono wektory siły bodźców  $l/d^2$  i  $L/D^2$  działających na zwierzę, grubą linią – wypadkowy wektor orientacji osi zwierzęcia według reguły równoległoboku.



Rys. 3. Schemat czterech teoretycznych typów foto-tropo-elazji (wg BLUMa [21]). P - przód, T - tył.

Kineza podstawowa, składowa prędkości liniowej elazji, może - podobnie jak tropotaksja - cechować się znakiem dodatnim (ruch do przodu) lub ujemnym (cofanie się osobnika tyłem). W konsekwencji można więc rozróżniać cztery teoretyczne rodzaje tropo-elazji (rys. 3): osobnik może zarówno przodem jak i tyłem podążać do bodźca lub oddalać się od niego. W naszym artykule wszakże będziemy mieli do czynienia tylko z jednym z omówionych rodzajów elazji - i ten *typ odpowiadający II przykładowi z rys. 3 będziemy krótko nazywali dodatnią tropo-elazją*.

Niezależnie od rodzaju, *tropo-elazja* jest elementarnym rodzajem wrodzonego zachowania się, który w zasadzie prowadzi osobnika do ekstremum działania czynnika zewnętrznego. Dzięki niej zwierzę może dążyć do maksimum natężenia bodźca lub też wydostać się spod jego wpływu. VIAUD [177, 179, 180, 181] zwrócił uwagę na diametralnie odmienne biologiczne konsekwencje obu tych rodzajów zachowania się tropotaktycznego. O ile dążenie *ad maximum* może organizm ślepo zaprowadzić do warunków pozaoptimalnych, niekiedy nawet zupełnie szkodliwych [por. 116], nie ma więc charakteru przystosowawczego - to tropo-elazja ujemna ma charakter przystosowawczy (i dlatego wraz z kinezami VIAUD zalicza ją do tzw. *patii*).

Zachowanie się tropotaktyczne nierzadko może doprowadzać organizmy do przebywania w strefie korzystnego natężenia zewnętrznego bodźca. Zależy to od "położenia" preferendum w skali natężenia bodźca, od adaptacji reakcji taktycznej i zmian jej znaku. Pewną rolę odgrywa przy tym również progowa wartość bodźca wywołującego elazję.

Taksja – podobnie jak wchodząca wraz z nią w skład elazji kineza podstawowa – wywoływana jest przez bodziec o natężeniu ponadprogowym [43]. Znaczy to, że przy natężeniu niższym organizm może ewentualnie poruszać się kinetycznie, ale będą to ruchy w kierunkach przypadkowych. Wyobraźmy sobie teraz zwierzę cieniophilne (*foto-negatywne*). Gdy wskutek takich chaotycznych ruchów dostałoby się ono w strefę działania ponadprogowego bodźca świetlnego, wystąpi u niego ujemna foto-elazja, zacznie się więc oddalać od światła – i w ten sposób powróci do obszaru biologicznie optymalnego.

Jednakże organizm dodatnio tropo-elatyczny, na przykład światłophilny (*fotopozytywny*) również nie zawsze musi być narażony na niebezpieczeństwo wynikłe z dążenia do światła. Pod wpływem stałego działania bodźca siła obrotowa reakcji taktycznej u wielu gatunków maleje dzięki procesowi adaptacyjnemu [84]. W efekcie osobnik coraz częściej może przybrać przypadkowe – skośne lub poprzeczne – położenie w stosunku do wiązki światła i wreszcie, zwłaszcza w warunkach naturalnych, trafić do strefy optymalnej. Gdyby to zresztą nie nastąpiło, w przypadku przekroczenia pewnych granic natężenia bodźca może zachodzić rewersja znaku taksji [41, 103, 116, 152] – tak, że np. w wysokim natężeniu oświetlenia zasadniczo światłophilne organizmy przejściowo stają się fotofobnymi (fotonegatywnymi), a znow *vice versa*, cieniophilne w zupełnej ciemności zaczynają wykazywać dodatnią foto-elazję. Takie gatunki (choć trzeba to podkreślić, że nie wszystkie) w szerokim gradiencie natężeń bodźca – dzięki samej tylko specyfice reakcji elatycznej – będą przebywały w jego zakresie zawierającym się pomiędzy wartością progową, wywołującą taksję i drugą, ekstremalną, poza którą zachodzi rewersja znaku taksji.

Jak więc widzimy, nawet pod wpływem samych tylko elazji zwierzę może przebywać w preferowanych granicach natężenia danego czynnika nie leżących w ekstremum. Jest natomiast interesujące, na ile powszechne w świecie zwierzęcym jest takie zgodne działanie *ad praeferendum* kinez i elazji.

## 2. Reakcje fotyczne

Kinezy zachodzą pod wpływem bodźców prostych czyli nie upostaciowanych. Takie bodźce VIAUD [181] nazywa *bodźcami-czynnikami*. Pojęcie taksji współcześnie ogranicza się również [103] tylko do reakcji na takie bodźce. Funkcjonalnie bodźce-czynniki wywołują reakcje w podobny sposób, jak są wywoływane odruchy bezwarunkowe na bodźce eksteroceptywne. Reakcje wywoływane zachodzą mianowicie dopóty, dopóki działa bodziec – w przeciwieństwie do wyzwalanych przejawów zachowania się, opartych na wewnętrznej motywacji. W przypadku bodźców wywołujących kinezy, mogą nimi być – jak wiemy – czynniki bezkierunkowe i pozbawione gradientu natężenia: na przykład równomierna temperatura, wilgotność powietrza, a nawet (choć z pewnymi zastrzeżeniami) rozproszone światło. *Światło jako bodziec-czynnik* wywołujący taksję może być zarówno białe, jak i stanowiące inną mieszaninę promieniowań lub wreszcie – czyste promieniowanie monochromatyczne. Musi być tylko oczywiście percypowane przez dany organizm. Winno też odznaczać

się albo gradientem natężenia (w wiązce rozbieżnej lub zbieżnej), albo kierunkowością (w wiązce równoległej). Światło jako bodziec-czynnik nie może się natomiast odznaczać wzorem – ani przestrzennym (kształtem), ani też czasowym (migotaniem). O świetlnych bodźcach-czynnikach mówi się, że wywołują reakcje fetyczne (nie zaś "wzrokowe"; te bowiem zachodzą pod wpływem upostaciowanych bodźców, zwanych *perceptywnymi* [160, 181]).

Nie bez powodu posłużyliśmy się przykładem światła.

Przed wszystkim światło jako kanał informacji przewyższa pozostałe czynniki psychologicznego, abiotycznego środowiska zwierzęcia [por. 160]. Stąd tak rozpowszechniona w królestwie zwierząt wrażliwość na światło, często rozpowszechniona w postaci rozwiniętego analizatora wzrokowego [35, 132]. Dlatego też światło jest czynnikiem, na który w odpowiedzi można uzyskać wszystkie odmiany elementarnych rodzajów zachowania się taktycznego i kinetycznego [84]. To jeden powód, "metodyczny", wykorzystywania bodźców fetycznych przez badaczy tych reakcji.

Dzięki korelacjom fizycznych cech naturalnego środowiska na Ziemi światło bywa znakiem ("znacznikiem" [130]): w normalnych warunkach informuje o innych cechach środowiska. Cień zwykle jest dodatnio skorelowany z większą wilgotnością atmosfery i z niższą temperaturą. Dniem – [białe] światło przeważnie sygnalizuje otwartą przestrzeń w przeciwieństwie do ciemności. Ta ostatnia zaś – nory, szczeliny i inne zakamarki. Najczęściej też czynnik świetlny jest związany jednoznacznie z kierunkami góra-dół. Dlatego też ruchowe reakcje wywoływane przez czynniki fetyczne pełnią ważną biologiczną rolę utrzymania postawy, zachowania bezpieczeństwa czy wreszcie służą przebywaniu w optimum klimatycznym, a więc w efekcie ostatecznym – zachowaniu przez zwierzę homeostazy czyli inaczej stanu ustalonego [130] ("stacjonarnego"), *sine qua non* warunku życia wszelkich organizmów. Dodac należy, iż światło jest też regulatorem (tzw. przez Niemców "Zeitgeber") rytmicznych procesów fizjologicznych – tak o rytmie słonecznej (okołodobowej i rocznej), jak i lunarnej (miesięcznej i dwutygodniowej) [27, 31, 32, 82, 85, 163]. To drugi wzgląd uzasadniający wybór reakcji fetycznych przed innymi. Chodzi przy tym o białe światło jako bodziec.

*Upostaciowane bodźce wzrokowe* leżą u podstaw tak ważnych przejawów wtórnej orientacji przestrzennej [84, 109], jak odnajdywanie miejsca i drogi przez zwierzęta [por. 44, 46, 48, 49, 51, 52, 53a, b, 56, 60, 189]. Wśród nich można odnaleźć mechanizmy analogiczne do taksji [47, 53b]. Tutaj niepoślednią rolę wśród bodźców kierujących mogą odgrywać barwne znaki orientacyjne [45]. Barwa jest też ważnym czynnikiem przy odnajdywaniu pokarmu i reakcjach seksualnych, zwłaszcza u ptaków i owadów [41, 43, 166, 188].

W badaniu zmysłu barw bezkręgowców, kompletną rolę do metody elektrofizjologicznej pełnią eksperymenty behawioralne [35, 37, 43, 69]. Wśród nich obok tresurowych stosuje się inne, oparte na badaniu spontanicznych reakcji zwierząt na bodźce barwne – w tym na kinezach i tropo-elazji.

Wykorzystuje się więc tzw. *chromokinezy* [zob. 132] czyli porównuje kinezy zachodzące pod wpływem światła o różnych barwach, a jednakowych pod względem energii lub względnej liczby kwantów. Oczywiście, gdy nie znamy widmowej wrażliwości oczu badanych zwierząt — konieczna jest dobra znajomość zależności reakcji kinetycznej od natężenia oświetlenia. To pozwala rozstrzygnąć, czy różnice kinezy pod wpływem różnych promieniowań są po prostu wynikiem ich względnej subiektywnej jasności, ale właśnie przejawem chromokinezy — innymi słowy: że zachodzą pod wpływem wrażliwości na odcień barwny (*chroma*), nie zaś po prostu jako odpowiedź na zmiany percypowanego natężenia światła. Trzeba zatem rozpocząć od badania zależności kinez od natężenia białego światła.

W badaniach na owadach szczególnie często bywa wykorzystywana ich tropo-elazja, badana w labiryncie do wyboru podwójnego (por. rys. 7 i 12). Oświetlając jedno ramię labiryntu różnymi światłami monochromatycznymi przy drugim zaciemnionym — można określać granice widmowej wrażliwości badanych zwierząt. Gdy bowiem nie rozróżniają one jakiegoś promieniowania od ciemności, ich rozproszenie w labiryncie będzie przypadkowe. Ominą zaś ramię ciemne grupując się w oświetlonym jedynie wówczas, gdy użyte światło wywoła u nich wrażenie fotyczne.

Stosowanie w takim labiryncie par światła barwnych pozwala na badanie zmysłu barw zwierząt — w pierwszym rzędzie na ustalanie ich preferencji do barw (*chromotaksji* [69, 121, 195]). Podobnie jak przy wykorzystywaniu chromokinezy, trzeba jednak wówczas uwzględniać wpływ na preferencję względnej subiektywnej jasności stosowanych światła. I znów — w przypadku, gdy nie jest znana widmowa wrażliwość oczu badanych form, konieczne jest operowanie zmianami natężeń badanych światła w bardzo dużym zakresie [98, 194, 196]. Zastosowanie niezbędnej, a zarazem wystarczającej rozpiętości tych natężeń — warunek ekonomii działania eksperymentalnego — wymaga znajomości charakteru fenomenologicznej zależności foto-elatycznego wyboru światła od ich względnych natężeń. Innymi słowy konieczna jest tu znajomość związku między proporcją (*P*) zwierząt danego gatunku wybierających określone światło od jego natężenia w stosunku do natężenia [nie różniącego się barwą] drugiego światła (czyli  $I = \frac{e}{e_0}$ , gdzie *e* — bezwzględne natężenie jednego światła, przyciągającego *P* zwierząt, *e*<sub>0</sub> zaś — natężenie drugiego światła). Najprostsze jest rozpoczęcie poznania tego związku w odniesieniu do białego światła. Poznanie przy tym takiej zależności — obok wskazanego znaczenia praktycznego — jest oczywiście interesujące samo w sobie.

### 3. Zakres omawianych badań

Wybór odpowiedniego gatunku owadów do badań ich reakcji fotycznych ma istotne znaczenie.

Ze względów metodycznych takie badania są pociągające na zwierzętach, u których zmysł barw poznano na innej drodze, np. elektrofizjologicznej. W przypadku wykorzystania tych reakcji do badań ze światłami barwnymi umożliwi to porównanie skuteczności obu tych metod, ponadto — naświetli problem praktycznego wykorzystywania w zachowaniu się przez zwierzę jego potencjalnych zdolności zmysłowych, odsłaniających metodami neurofizjologicznymi. Warto mieć też na uwadze przy doborze obiektu doświadczalnego ewentualny związek tej właściwości etologicznej, jaką stanowi zmysł barw, z trybem życia i środowiskiem ekologicznym badanych form [41, 45, 166, 188], ściślej — z ich tzw. *światem otaczającym* [175].

W świecie zwierząt wymagania te spełniają najlepiej owady i ptaki. Pośród owadów zaś — *imagines* muchówek (*Diptera*), zwłaszcza z podrzędu łękorzysych, *Cyclorhapha* [167]. Zmysł barw motyli — chociaż te nasuwałyby się przede wszystkim — nie został jeszcze dobrze poznany na drodze elektrofizjologicznej [37]. W przypadku wielu gatunków muchówek z tej grupy elektoretinograficzna krzywa wrażliwości oczu złożonych jest natomiast stosunkowo dobrze znana [6, 8, 37, 69, 77, 165, 183]. Pewne z nich są w naturze związane z barwnymi składnikami środowiska, z kwiatami [166].

Nie jest też bez znaczenia fakt, że muchy jako owady synantropijne stanowią formy zasługujące na szczególnie dokładne poznanie.

Te powody zdecydowały, że do niniejszego syntetycznego szkicu mającego na celu omówienie reakcji fotycznych, leżących u podstaw przebywania przez owady w optimum środowiskowym oraz wykorzystywanych w behawioralnych badaniach zmysłu barw wybraliśmy jako obiekt muchy.

Nawet tak drastyczne ograniczenie treści opracowania nie pozwoliłoby na jej wyczerpanie w oparciu o istniejącą literaturę przedmiotu — mającego wszak wiekową tradycję [por. 84, 116, 152]. Konieczne okazało się wypełnienie luk poprzez wykonanie własnych badań w tym zakresie, które też zostały przeprowadzone w okresie lat 1965—1970 w Pracowni Etologii Zwierząt Zakładu Biologii Instytutu Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego PAN w Warszawie [54, 55]). Ich wyniki — zarówno opublikowane [57, 59, 63], jak i przygotowywane do druku — zostały tu wykorzystane na równi z innymi z naszej Pracowni [111] oraz z Zakładu [83, 88] oraz danymi z piśmiennictwa. Informacje o badaniach jeszcze nie opublikowanych mają tym samym charakter doniesienia tymczasowego (czy tzw. *preprintu*), obejmując zarazem niezbędne szczegóły dla zrozumienia toku wywodów.

Dla umożliwienia oceny stopnia specyficzności systematycznej badanych przez autora reakcji, posłużono się nie spokrewnionymi gatunkami much — muchą domową (*Musca domestica* L.) z rodziny *Muscidae* i plujką mięsną (*Calliphora erythrocephala* MEIG.); sporadycznie używano również plujki rybnicy (*Protophormia terrae-novae* R.—D.) z rodziny *Calliphoridae*.

W realizacji przedstawionego zamiaru, artykułu syntetycznego, musieliśmy się liczyć z ograniczeniem jego objętości. Z tego powodu trzeba było zrezygnować z próby przedstawienia neurofizjologicznych podstaw reakcji taktycznych u owadów [36, 100, 156, 171], podobnie jak ich ujęcia cybernetycznego [25, 105].

Pominięto również jako elementarną i przez to dostatecznie spopularyzowaną [3, 41, 43, 84, 187] sprawę fototaktycznych reakcji normalnych i jednostronnie oślepionych indywidualnych *imagines* much.

Ograniczono się też do dyskusji jednego tylko typu taksji — tropotaksji.



Zadania zatem niniejszego opracowania są według naszego założenia następujące.

- (1) Ustalenie charakteru światłolubności much, a zwłaszcza czy owady te odznaczają się preferencją określonych natężeń oświetlenia białego światła, a więc czy mają tzw. fotopreferendum; jeśli zaś tak – to jaki jest jego zakres.
- (2) Jeśli okazałoby się, że muchy mają preferowany obszar natężeń oświetlenia – wyjaśnienie, jakie są behawioralne mechanizmy jego osiągnięcia i przebywania w nim, a zwłaszcza –
- (3) ustalenie zależności klino- i ortokinezy muchy od natężenia oświetlenia oraz wpływu na nie innych czynników; a także wyjaśnienie wzajemnego stosunku tzw. ortokinezy podstawowej foto-elazji do samodzielnej, "czystej" foto-ortokinezy.
- (4) Wyjaśnienie, czy u much zachowanie się foto-tropotaktyczne (czyli foto-tropo-elazja) współdziała z kinezami – a to dzięki zmianom znaku taksji (*ad praeferendum*), bądź prowadząc *ad maximum*, jeśli by fotopreferendum leżało w maksimum natężenia oświetlenia – czy też przeciwnie: foto-tropo-elazja kieruje owady odmiennie od kinez.
- (5) Przedstawienie zależności foto-tropo-elatycznego wyboru przez populacje owadów w labiryncie Y ramion oświetlonych przez wiązki białego światła od ich względnych natężeń oraz od innych czynników.
- (6) Wyjaśnienie kinetyki wyboru podwójnego światła w labiryncie przez muchy, a przy tym – związku między jednorazowym wyborem w tych warunkach przez całą grupę owadów a wielokrotnym wyborem przez jednego osobnika.
- (7) Ustalenie praktycznych konsekwencji otrzymanych wniosków dla wykorzystania kinez i wyboru podwójnego w labiryncie w badaniach zmysłu barw u owadów.

Omówione w niniejszej analizie eksperymentalne badania autora były wykonane podczas jego pracy w Zakładzie Biologii Instytutu. Za życzliwe umożliwienie tych badań autor pragnie wyrazić głęboką wdzięczność jego kierownikowi, Panu Profesorowi dr Stanisławowi DRYLOWI. Wyrazy wdzięczności należą się również Panu Profesorowi dr Jerzemu KONORSKIEMU za stworzenie sprzyjających warunków dla przygotowania tej syntezy podczas pracy autora w Zakładzie Neurofizjologii Instytutu.

Autor dziękuje Koleżance Bożenie BEDELEK-GROSZYŃSKIEJ za prowadzenie hodowli much i jej pełną oddania pomoc w żmudnych i czasochłonnych eksperymentach, zaś Pani dr Alicji KRZEMIŃSKIEJ z Państwowego Zakładu Higieny w Warszawie za udzielenie wyjściowego materiału do hodowli owadów doświadczalnych. Ze szczególną wdzięcznością wspomina autor pomoc Pana doc. dr Roberta BARTOŚZYŃSKIEGO z Instytutu Matematycznego PAN w Warszawie za jego wskazówki do opracowania statystycznego wyników oraz za sformułowanie funkcji opisującej prawidłowości

wyboru foto-elatycznego dwóch światła w labiryncie przez populację owadów; podobnie — Pana doc. dr Macieja BIELICKIEGO z Obserwatorium Astronomicznego Uniwersytetu Warszawskiego, który zwrócił autorowi uwagę na możliwość powiązania rytmiki lunarnej badanych zjawisk ze wzniesieniem Księżyca i zechciał przeczytać odnośną część maszynopisu. Za krytyczne przeczytanie całego artykułu należy się podziękowanie Panu dr Piotrowi KORDZIE. Wiele zawdzięcza autor również dyskusji zagadnienia fototaksji w gronie: Kolegów etologów oraz pracowników Zakładu Neurofizjologii.

## II. WYBÓR PODWÓJNY W LABIRYNCIE BIAŁYCH ŚWIATEŁ O RÓŻNYM NATĘŻENIU

### 1. Test "dwóch światła" a wybór w labiryncie

Ze względu na fakt, że wszystkie postawione zagadnienia wiążą się pośrednio lub bezpośrednio z reakcjami much w labiryncie, dyskusję badań nad reakcjami fotycznymi u much rozpoczniemy od tej właśnie sprawy.

Sprawa wyboru podwójnego w labiryncie białych światła o różnym natężeniu przez populację owadów wydaje się być zagadnieniem pozornym, skoro znane są zasady zachowania się pojedynczych osobników wobec dwóch źródeł światła poza labiryntem.

Światłolubne zwierzę w warunkach, gdy jednocześnie widzi pod kątem  $b$  dwa światła białe o natężeniach  $L$  i  $l$  w tzw. teście "dwóch światła", orientuje swe ciało w stosunku do nich foto-tropotaktycznie zgodnie ze wspomnianą już regułą równoległoboku. W przypadku, gdy tej taksji towarzyszy ruch postępowy, czyli kineza podstawowa – w każdym punkcie toru swego ruchu zwierzę to będzie się ustawiało zgodnie z tą regułą w stosunku do promieni biegnących od obu źródeł światła.

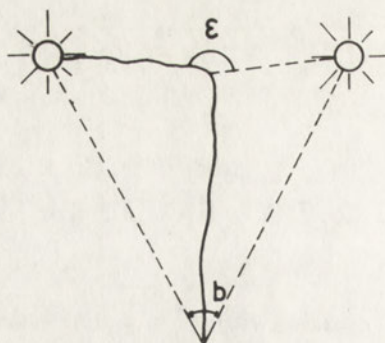
Ta prosta zasada prowadzi jednakże do odmiennych praktycznych konsekwencji w zależności od okoliczności. Ponieważ ma to istotne znaczenie dla naszych dalszych rozważań, rozpatrzmy po krótko wszystkie trzy możliwości zachowania się foto-tropo-elatycznego zwierzęcia.

1) Gdy takie zwierzę znajduje się pod wpływem dwóch punktowych źródeł światła o jednakowym natężeniu, a więc takich, z których do niego dochodzą rozbieżne wiązki promieni – typowy tor jego ruchu (czyli trajektoria) jest zbliżony do przedstawionego na rys. 4. Początkowo podąża ono po dwusiecznej kąta  $b$  aż do punktu decyzji, w którym to punkcie wybór jednego ze światła następuje pod kątem  $\epsilon$ .

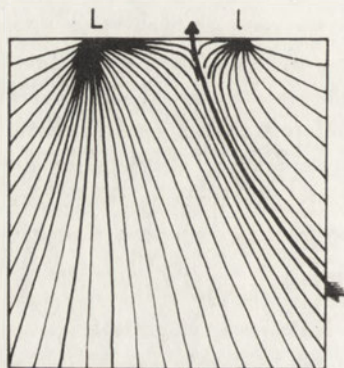
2) Gdy takie dwa światła – cechujące się rozbieżnymi promieniami, a co za tym idzie, również gradientem natężenia oświetlenia – pochodzą ze źródeł o różnej światłości [135], wówczas trasa ruchu osobnika jest krzywoliniowa. Zależy ona przy tym w istotny sposób od punktu startu (rys. 5), a to dlatego, że w każdym punkcie trasy przekątna równoległoboku sił, na której zwierzę się ustawia, zależy nie tylko od kąta  $b$  i światłości źródeł ( $L$  i  $l$ ), ale też od ich odległości ( $D$  i  $d$ ) od foto-receptorów zwierzęcia (por. rys. 2 oraz Przypis I\*).

---

\* Przypisy znajdują się na końcu pracy.

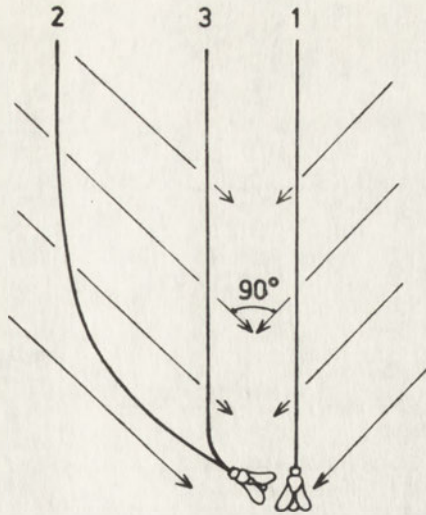


Rys. 4. Typowa trajektoria ruchu światłolubnego zwierzęcia pod wpływem foto-tropo-elazji II typu w obecności dwóch źródeł światła o jednakowym natężeniu i odległości katowej  $b$ ;  $\epsilon$  – kąt decyzji (wg VIAUDA [179], zmienione).



Rys. 5. Teoretyczne trasy zwierzęcia dodatnio foto-tropo-elatycznego w obecności dwóch punktowych źródeł światła o niejednakowym natężeniu ( $L$  czterokrotnie jaśniejsze od  $l$ ) w zależności od różnych punktów startu (wg LUDWIGA [113], zmienione). Strzałką zaznaczono trajektorię, biegnącą wzdłuż symetrycznej równowagi oświetleń.

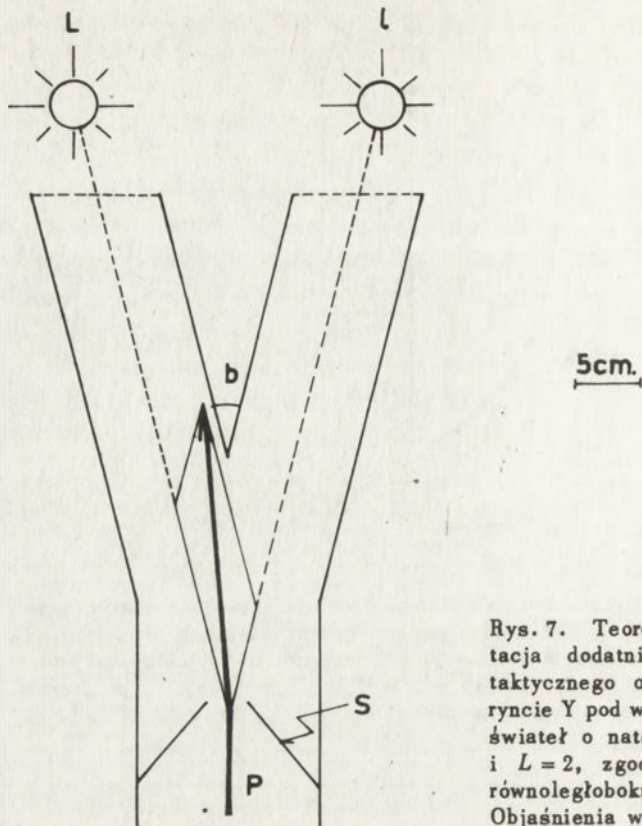
3) Pod wpływem dwóch równoległych wiązek światła nawet o różnych strumieniach świetlnych [135], przecinających się pod dowolnym kątem – trasa ruchu foto-tropo-elatycznego będzie przybierała przebieg prostoliniowy (rys. 6). Początkowy jej odcinek może być krzywoliniowy, jeśli zwierzę początkowo nie było symetrycznie oświetlone przez oba światła. Promień krzywizny tego odcinka toru ruchu zależy od siły reakcji taktycznej czyli od prędkości katowej i od prędkości liniowej (kinezy podstawowej) zwierzęcia.



Rys. 6. Teoretyczne trasy zwierzęcia dodatnio foto-tropo-elastycznego w skrzyżowanych pod kątem prostym dwóch wiązkach równoległego światła o jednakowym natężeniu w zależności od wyjściowego położenia zwierzęcia (1, 2) oraz wartości siły obrotowej (tj. prędkości kątowej) – przy tej samej prędkości liniowej (2, 3) (wg BLUMa [22], zmienione).

Można by więc sądzić, że  $1^{\circ}$  foto-elastyczny wybór dwóch światel przez populację będzie tym samym, co suma takich wyborów przez składające się na nią osobniki oraz, że  $2^{\circ}$  taki wybór dokonujący się w labiryncie typu Y czy T powinien dawać tylko jeden skutek, a to mianowicie taki, że przy minimalnej dostrzeganej przez badane zwierzęta różnicy natężeń obu światel w s z y s t - k i e powinny iść do jaśniejszego i zbierać się w odpowiednim ramieniu labiryntu. Na rys. 7 przedstawiono schemat używanego w przeważającej liczbie naszych doświadczeń labiryntu Y o kącie rozwarcia ramion ( $b$ )  $30^{\circ}$ . Jak widać z wrysowanego równoległoboku sił działania obu światel – przy założeniu, że użyto wiązek równoległych – już przy dwukrotnej różnicy strumieni świetlnych można oczekiwać, że każdy owad, o ile w mechaniczny sposób podlegałby regule równoległoboku, powinien trafić do ramienia jaśniejszego.

Doświadczenia wykonane w takim labiryncie na populacjach owadów zaprzeczyły tym oczekiwaniom. Proporcja owadów wybierających w labiryncie jedno ze światel zależy od jego względnego natężenia w sposób ciągły. P r z y r ó ż n y c h ś w i a t ł a c h nie ma więc wyboru "wszystko albo nic", chociaż oczywiście owady zbierają się po połowie w ramionach oświetlonych j e d n a k o w y m i światłami.



Rys. 7. Teoretyczna orientacja dodatnio foto-tropotaktycznego owada w labiryncie Y pod wpływem dwóch światel o natężeniach  $l = 1$  i  $L = 2$ , zgodnie z regułą równoległoboku. Objaśnienia w tekście.

Te rozbieżności wyników z oczekiwaniami wywodzą się zapewne z kilku źródeł. Co ważne, pewne podstawowe przyczyny ujawniają się natychmiast przy dokładniejszym porównaniu warunków eksperymentowania na owadach w labiryncie z tymi, które panują w czasie doświadczeń dotyczących zachowania się osobników wobec dwóch światel bez ograniczeń toru ruchu. Oto one.

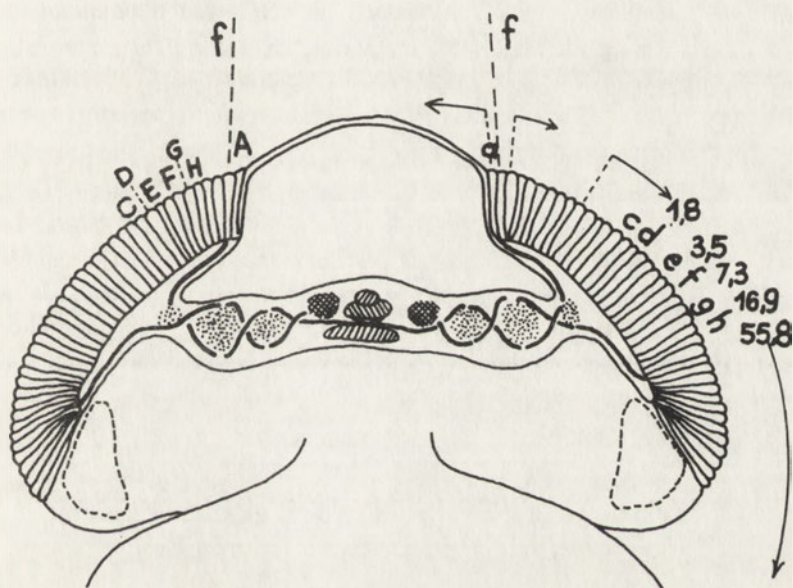
1) W ogromnej większości tego typu prac labiryntowych (nie wyłączając naszych) użyte światła miały charakter dość rozbieżnych wiązek – czasem wręcz pochodzących bezpośrednio z żarówek. Nigdy zaś nie były to wiązki dokładnie równoległe: chodziło bowiem o stosunkowo duże średnice ich przekroju, dochodzące do 50 mm, czego nie można jeszcze otrzymać z lasera. To zaś każe się poważnie liczyć z krzywoliniowością toru ruchu osobników zilustrowaną na rys. 5.

2) W czasie eksperymentu owad wchodzi pod wpływem foto-tropo-elazji z przedsionka (P) przez szczelinę między przegrodami (S). Pomimo tego wszakże, iż ma ona z założenia służyć temu, by owady w momencie startu były poddane symetrycznemu działaniu obu światel, postulat ten rzadko jest ściśle

spełniony. Szczelina ta musi bowiem jednocześnie posiadać odpowiednio dużą szerokość, aby sporej grupie owadów (kilkudziesięciu do kilkuset) umożliwić łatwe i szybkie przedostanie się przez nią. To zaś pociąga za sobą konsekwencję, że jedne owady startują nieco bliżej lewej krawędzi szczeliny, inne – bliżej prawej. Wpływ takich różnic znamy z tegoż rys. 5.

3) Do tego trzeba dodać nieuniknione fluktuacje zorientowania długiej osi ciała różnych osobników w tym miejscu startowym, po minięciu szczeliny. To, jak już wiemy, prowadzi do przebiegu zwierząt po różnych torach – nawet pod wpływem idealnie równoległych wiązek światła (rys. 6).

4) Prędkości liniowe ruchu owadów różnią się między sobą. Wiadomo o tym choćby stąd, że część z nich posuwa się po dnie labiryntu, część zaś leci. Różni się też prędkość kątowna poszczególnych owadów. Wiadomo bowiem, że siła reakcji taktycznej (obrotowej) zależy od aktualnie pobudzonych ommatidiów [76, 112] (rys. 8). Stwierdziliśmy już zaś, że trzeba się poważnie liczyć z możliwością różnic zorientowania owadów po przejściu za szczelinę.



Rys. 8. Schematyczny przekrój głowy owada w płaszczyźnie grzbieto-brzusznej. Zakropkowano płyty wzrokowe, skośnie w lewo zakreskowane ciało środkowe, w prawo – most, zaś w kratkę ciała brzuszne mózgu.

Pary liter wskazują ommatidia pobudzone wiązkami światła przeciwnymi się pod kątem prostym. Liczby określają względną wartość "obrotowej efektywności" ommatidiów prawego oka w stosunku do równomiernych z drugiego oka gnojki, *Eristalis tenax* (wg DOLLEYA i WIERDY [76]), natomiast strzałki ukazują różnice wartości i kierunku wektorów tej efektywności wywołanej jednostronnym oświetleniem po obu stronach linii dwuczynnej fiksacji (f) owada (wg LÜDTKE [112], zmienione).

5) Do tej listy można oczywiście dodać niezmiernie prawdopodobne indywidualne różnice – mające przy tym być może charakter różnic "chwilowych" – w sile, a nawet znaku, tak reakcji taktycznej (obrotowej), jak i kinetycznej (ruchu postępowego) poszczególnych osobników.

Zmiany takie mogą występować zarówno w s p ó ł c z e s n i e u różnych osobników populacji, jak i w c z a s i e u poszczególnych indywiduów [5, 20, 41, 84, 103, 109, 116, 123, 136, 152, 160]. Wielokrotnie opisywano u różnych zwierząt krótko-terminową *wielofazowość* (czyli częstą zmianę znaku) foto-taksji u poszczególnych osobników [88, 151, 154, 179]. Znane są też doraźne zmiany reakcji fotokinetycznych lub fototaktycznych pod wpływem bodźców dotykowych [198, 199]. Ich źródłem w doświadczeniach na populacjach owadów mogą oczywiście być same osobniki badane.

To wszystko prowadzi do tego, że obecnie dalecy jesteśmy jeszcze od tego, by móc przewidzieć zachowanie się foto-tropo-taktyczne owada w labiryncie Y czy T na podstawie znajomości budowy tego labiryntu, warunków jego oświetlenia i zasadniczego sposobu reagowania na światło tego gatunku zwierząt, nawet w regulowanych, stałych warunkach. To zaś, co do niedawna można było z całą pewnością twierdzić o tego rodzaju wyborze, można by streścić lapidarnie w sposób następujący: z dwóch promieniowań o jednakowym składzie widmowym światłolubne owady wybierają na drodze foto-tropo-elazji zazwyczaj jaśniejsze. W odniesieniu zaś do populacji można odnieść słowa MAZUCHINA–PORSZNIAKOWA [121]: "Im jaśniejsze źródło światła, tym więcej owadów do niego się zlatuje".

Na tak ogólnikowej informacji nie można było oczywiście oprzeć żadnej analizy danych eksperymentalnych dotyczących wpływu *odcienia barwnego* (inaczej: *tonu* barwy [200] lub *jakości chromatycznej*) na grupowy wybór światła monochromatycznych. Mimo to wszakże specjalne badania nad zależnością wyboru światła od ich względnego natężenia były dotychczas podejmowane bardzo rzadko, chociaż – jak zobaczymy – wyniki ich wcale nie były jednoznaczne i nie dawały podstaw do uważania problemu za rozwiązany.

## 2. Zależność grupowego wyboru przez owady światła w labiryncie Y od stosunku ich natężeń

Bodaj że pierwszym, który szukał matematycznego, ilościowego opisu zależności proporcji owadów wybierających w labiryncie jedno z dwóch światła od jego względnego natężenia był BERTHOLF [18]. Tego rodzaju doświadczalną analizą poprzedził on pracę nad reakcjami pszczoły miodonośnej, *Apis mellifera* L. na światła barwne. Do prostokątnej kamery (65.25.4 cm) z dwiema nieznacznie rozbieżnymi wiązkami światła przecinającymi się pod kątem ok. 170°\* wpuszczał on jednorazowo po 10 owadów. W każdych warunkach oświetlenia powtarzał na nich tę procedurę ok. 15 razy. Jedno ze światła, wzorcowe, dawało na wejściu do owego "labiryntu" natężenie oświetlenia\*

---

\* Wartości obliczone na podstawie danych z pracy BERTHOLFA [18].



ok. 85–90 luksów\*. Chodziło więc o *widzenie fotopcyjne (fotopowe)* [23, 200]. BERTHOLF doszedł do wniosku, że stosunek ( $R$ ) liczby owadów przyciąganych przez światło o zmienianym względnym natężeniu ( $I$ ) do liczby owadów dokonujących wyboru światła wzorcowego (tzn. o zawsze jednakowym bezwzględnym natężeniu) – spełnia warunki funkcji

$$\log R = m \log I + b, \quad (1)$$

(gdzie  $I = e/e_{\text{stand}}$ ,  $e$  – wartość bezwzględnego natężenia oświetlenia uzyskiwanego ze światła zmienianego,  $e_{\text{stand}}$  – natężenie oświetlenia ze światła wzorcowego,  $m$  i  $b$  są stałymi współczynnikami). Gdy zaś zamiast  $R$  zastosować – naszym zdaniem wygodniejszą ze statystycznych względów – miarę proporcji ( $P$ ) owadów wybierających światło zmieniane, najbezpieczniejsze wydało się nam [57] potraktowanie tej poszukiwanej zależności

$$P = f(I) \quad (2)$$

jako paraboli.

W pracy na wywilźni *vel* wywilżance owocowej, *Drosophila melanogaster* L., BERTHOLF otrzymał [19] liniową zależność proporcji wyboru ( $P$ ) białego światła – zmienianego w granicach od 1 lx do 320 lx – od logarytmu stosunku jego natężenia do natężenia stałego światła; (te ostatnie były tu monochromatyczne). (Doświadczenia prowadził tym razem w labiryncie  $Y$  o długości ok. 10 cm i o kącie  $b$  między światłami ok.  $23^\circ$ , jak można obliczyć z rysunku. Testy powtarzał 4–8-krotnie na populacjach 50 do 100 much. Analizował tylko ok.  $2/3$  wszystkich owadów wpuszczanych do labiryntu, te mianowicie, które dokonały wyboru między światłami w określonym czasie. Tę ich liczbę przyjmował za 100% do obliczania proporcji,  $P$ ).

Gdy zastosować ten sam rodzaj obliczenia do wspomnianych poprzednio wyników BERTHOLFA [18] na pszczołach, okazują się zbliżone. Jedne i drugie można by opisać wzorem

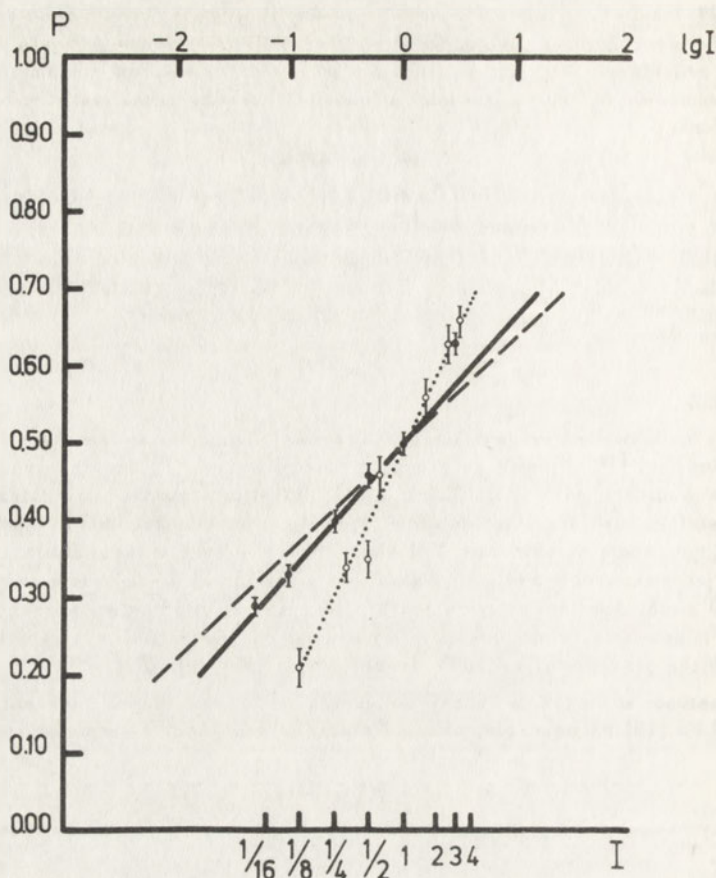
$$P = k \log I + c, \quad (3)$$

stanowiącym szczególną postać poszukiwanej zależności (2). Różne są tylko parametry  $k$  oraz  $c$ .

Wzór ten potwierdzają również przeliczone na proporcje i potraktowane łącznie dla obu płci wyniki CAMERONA [39] z badań na muchach domowych, *Musca domestica*, jak to widać na rys. 9; (względne natężenie światła zmienianego zostało zlogarytmowane). Autor ten stosował labirynt  $Y$  wmontowany w kamerę typu BERTHOLFA [18] w seriach doświadczeń na muchach jednej płci, przy czym światło wzorcowe – jak można obliczyć – dawało natężenie oświetlenia ok. 147 lx; były to więc również fotopcyjne warunki widzenia. W jednym teście przeprowadzał on po 10 biegów z wyborem na 20 p o j e d y n c z y c h osobnikach. W obliczeniach uwzględniał tylko muchy dokonujące wyboru wszystkie 10 razy. Dla każdej pary światel doświadczenie powtarzał 2–6 razy na różnych grupach much.

Wobec takiej różnorodności wyników podjęliśmy w naszej pracowni badania w labiryncie  $Y$  (rys. 7) o kącie rozwarcia ( $b$ )  $30^\circ$  ramion długich na 40 cm, na tymże gatunku, *Musca domestica*. Użyte owady ze szczepowej populacji zamkniętej pochodziły z tzw. szczepu "moskiewskiego" otrzymanego z Państwowego Zakładu Higieny w Warszawie. Hodowane były w kamerze z automatycznie regulowanym dobowym cyklem sztucznego oświetlenia o wyrównanej, 16-godzinnej długości dnia. Przed eksperymentami – prowadzonymi w ciemni optycznej – muchy były przez godzinę adaptowane do ciemności.

\* W naszej poprzedniej pracy [57] omyłkowo wydrukowano 0,85 lx.



Rys. 9. Półlogarytmiczny wykres zależności proporcji ( $P$ ) owadów wybierających w labiryncie Y jedno z dwóch światłał od jego względnego natężenia ( $I$ ); odcinkami pionowymi zaznaczono błąd standardowy proporcji.

*Linia ciągła* – wyniki BERTHOLFA [18] na pszczołach; *linia kreskowana* – jego [19] wyniki na wywilżni owocowej; *linia kropkowana* – wyniki CAMERONA [39] na musze domowej (opracowanie własne).

Stosowaliśmy nieco rozbieżne wiązki białego światła, bez nadfioletu i podczerwieni. W grupowych doświadczeniach na mieszanych populacjach obu płci otrzymaliśmy początkowo [57] wyniki zbliżone do BERTHOLFA [18] na pszczołach. Sugerowały one, że przy natężeniu światła wzorcowego 147 lx (dobranego do wartości stosowanej przez CAMERONA [39]) paraboliczna krzywa zależności proporcji wyboru światła zmienianego od jego względnego natężenia rosła bardziej stromo niż przy natężeniu dwukrotnie wyższym. W tym ostatnim przypadku można było sądzić, że zmierza ona do asymptoty. Zdawały się to potwierdzać również nasze wyniki [111] otrzymane w toku rozszerzania dawniejszych badań [63] na plujce mięsnej, *Calliphora erythrocephala* przy czterokrotnie silniejszym świetle wzorcowym (tj. 900 lx). Te muchy, hodowane

w naszej pracowni w identycznych do tamtych warunkach, pochodziły z wyjściowej dzikiej populacji złowionej w Warszawie. Warunki eksperymentowania na nich były takie same, jak na musze domowej.

Z powodu tych rozbieżności stało się konieczne przeprowadzenie eksperymentów krzyżowych w skrajnych warunkach oświetlenia – tj. przy największej osiągalnej w naszej pracowni intensywności światła wzorcowego (28800 lx) i jej wartości minimalnej czyli przy jednym ramieniu labiryntu ciemnym (tj. 0 lx).

W ten sposób uzupełniono doświadczenia na *Calliphora*. Dodatkowo przeprowadzono na niej inne serie doświadczeń ze światłami wzorcowymi o natężeniach stanowiących wielokrotności lub podwielokrotności wartości 112,5 lx – zbliżonej do zastosowanej przez CAMERONa [39] – a mianowicie: 14 lx, 225 lx, 14400 lx i uzupełnienie serii 900 lx [59]. Takie doświadczenia – z wyjątkiem serii 14400 lx – przeprowadziliśmy również (nieopubl.) na musze domowej, *Musca domestica*.

W a r u n k i naszych eksperymentów labiryntowych można podzielić na trzy grupy czynników: 1) stałych, 2) zmiennych nie kontrolowanych oraz 3) zmiennych lecz kontrolowanych. Mówiąc o czynnikach "zmiennych" stale mamy na uwadze warunki, które były różne w różnych doświadczeniach (biegach). Podczas każdego testu warunki były w miarę możliwości niezienne.

D o s t a ł y c h w a r u n k ó w we wszystkich naszych eksperymentach labiryntowych prowadzonych w ciągu 5 lat należały: pora dnia, w której przeprowadzano doświadczenia oraz zorientowanie labiryntu względem stron świata (w tym samym pomieszczeniu laboratoryjnym). W dyskutowanych teraz wynikach używano również tego samego, omówionego wyżej labiryntu.

Jak też już zaznaczono, używane do testów osobniki *Musca domestica* pochodziły zawsze z tej samej szczepowej populacji zamkniętej. Były one zawsze karmione według tej samej diety – przy czym pokarm był zawsze dostępny bez ograniczeń, podobnie jak woda. Te okoliczności mogą mieć stabilizujące znaczenie dla wyników otrzymywanych w doświadczeniach. Znak reakcji fototaktycznej może bowiem zależeć od czynników dziedzicznych i od warunków wychowu owadów [10, 90, 91, 125]. Wiadomo również, że reakcje fotyczne owadów zależą od pobudzenia osobników, ich stanu fizjologicznego – w tym także od nasycenia pokarmowego. Stwierdzono również wpływ diety pokarmowej [10].

Wobec stosunkowo licznych populacji much testowanych jednorazowo w naszych eksperymentach, stosunek ilościowy obu płci w każdym doświadczeniu był losowy, tj. bliski 1:1. To również jest ważne. Wiadomo bowiem z badań CAMERONa [39], że reakcje fototaktyczne u obu płci much różnią się nieco.

R ó ż n e w sposób niesystematyczny, nie kontrolowane (tj. nie we wszystkich doświadczeniach mierzone) były parametry warunków mikroklimatycznych panujących w pracowni.

Temperatura powietrza w różnych dniach różniła się w wąskich granicach – od 22° do 24°C. Można mieć nadzieję, że wpływ tej różnicy na reakcje fototaktyczne, znany u wielu much [3], nie zdołał się ujawnić. Wilgotność względna powietrza (mierzona higrometrem wielowłosowym) wahała się w dużo szerszych granicach, od 47% do 67%, zaś ciśnienie atmosferyczne – od 745 do 757 mm Hg. Z tego zaś wynika, że zmienna

była, związana z nimi w sposób funkcjonalny, prężność pary wodnej w powietrzu – ważny czynnik ekologiczny [9, 160].

Do warunków zmiennych lecz kontrolowanych należały czynniki badane – natężenia światła i gatunki much (w dalszych doświadczeniach, o których będzie mowa później – także typ labiryntu) – oraz wiek much i faza Księżycy.

Analiza wyboru przez muchy w labiryncie Y światła w zależności od ich względnych natężeń (z pominięciem ewentualnego wpływu wieku much i faz Księżycy) doprowadziła nas do wykrycia następujących prawidłowości. Dotyczy one zarówno *Musca domestica* (*Muscidae*), jak i odległych od niej pod względem systematycznym przedstawicieli *Diptera-Cyclorhapha*, z rodziny *Calliphoridae*: *Calliphora erythrocephala* i (badanej fragmentarycznie) *Protophormia terrae-novae*.

Niezależnie od natężenia światła wzorcowego ( $e_{\text{stand}} \geq 14 \text{ lx}$ ) i sumy obu światła, w pewnym przedziale względnej intensywności światła zmiennego między wartościami krytycznymi ( $I_{\text{kryt min}}$  oraz  $I_{\text{kryt maks}}$ ) proporcja much wybierających światło zależy od logarytmu względnego jego natężenia – w przybliżeniu według wzoru (3) (gdzie  $k$  i  $c$  są stałymi współczynnikami, specyficznymi dla danego gatunku owadów, w tym samym typie labiryntu i w jednakowych warunkach doświadczalnych). Poza tym przedziałem natężeń stwierdzono stały wybór światła, niezależny już od ich natężeń. W pierwszym więc przybliżeniu cały obraz wyboru przez muchy w labiryncie Y światła w zależności od logarytmu ich względnych natężeń można wyrazić [59] linią łamaną (kreskowaną na rys. 10).

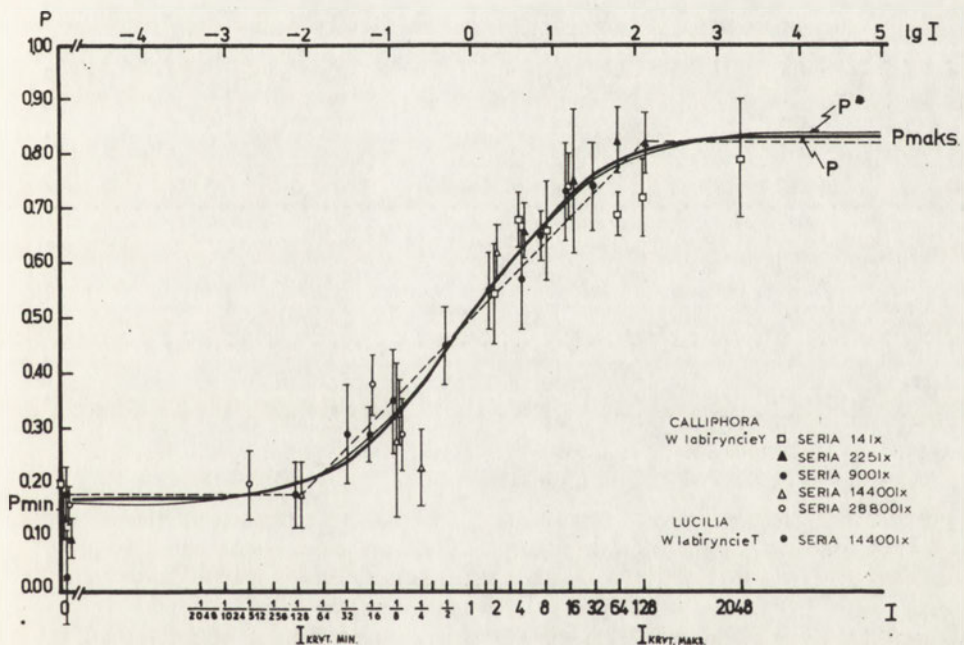
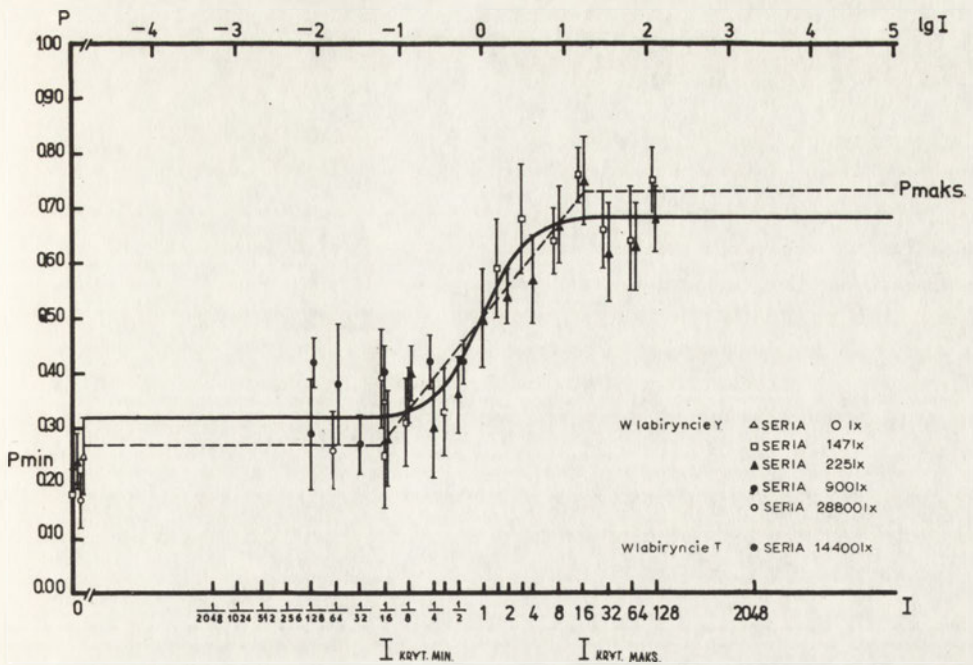
Proporcjonalność wyboru światła do ich natężeń zależy od gatunku owadów – w przypadku naszych badań: od gatunku much. Przejawia się to w dwojaki sposób. Jak widać z rys. 10 a i b, różne są 1) wartości  $P_{\text{maks}}$  i  $P_{\text{min}}$ , oraz 2) krytyczne natężenia.

Interesujące, że w przedziale proporcjonalnej zależności  $P$  od  $\log I$ , mieszczącym się w granicach specyficznych gatunkowo natężeń krytycznych, dolnego ( $I_{\text{kryt min}}$ ) i górnego ( $I_{\text{kryt maks}}$ ) – u *Musca*  $1/16 \leq I \leq 16$ , zaś u *Calliphora*  $1/128 \leq I \leq 128$  – zależność ta przypomina prawo WEBERA–FECHNERA w jego postaci [200].

$$W = K \ln I + C, \quad (3a)$$

(gdzie  $W$  – intensywność wrażenia odpowiadająca bodźcowi o natężeniu  $I$ ). Odnosi się ono do wyboru podwójnego różnych rodzajów bodźców jednocześnie porównywanych przez organizmy. Oto WRIGHT [193] stwierdził, że spośród liczby wszystkich wywilżni badanej grupy ( $N$ ) liczbę osobników ( $n$ ) *Drosophila* wybierających w olfaktometrze atraktant chemiczny o stężeniu  $C$  – w porównaniu z wybierającymi jego stężenie progo (oznaczone przez  $C_0$ ) – określa wzór

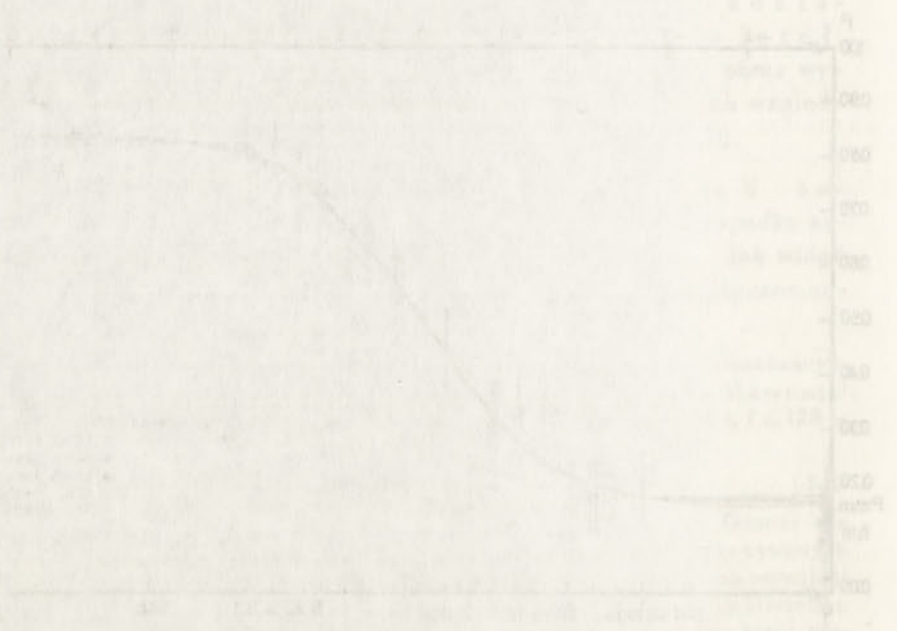
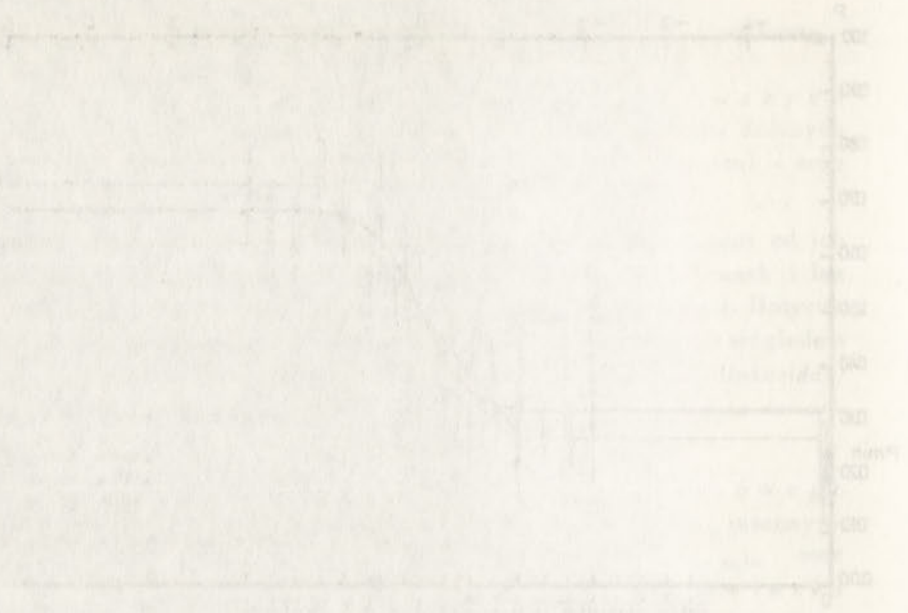
$$n = a_1 \cdot a_2 \cdot N \cdot \log \left( \frac{C}{C_0} \right), \quad (3b)$$



Rys. 10. Półlogarytmiczne wykresy proporcji ( $P$ ) much gromadzących się w warunkach wyboru podwójnego w labiryncie Y przy jednym ze światła w zależności od jego względnego natężenia ( $I$ ):

- a) przez muchę domową, *Musca domestica*,
- b) przez muchy z rodziny *Calliphoridae*.

Podano przedziały ufnosci dla poziomu  $p = 0,001$ .



(gdzie  $a_1$  i  $a_2$  są współczynnikami, które w danych warunkach doświadczalnych można uważać za stałe, a więc wolno przyjąć, że

$$a_1 \cdot a_2 = \text{const.} = k;$$

$n/N$  to oczywiście proporcja ( $P$ ) owadów wybierających stężenie zmieniane, badane; zaś  $C/C_0$  to nic innego, jak względne natężenie siły zmienianego bodźca wobec standardowego (czyli  $I$ ); zatem wzór (3b) wolno przedstawić w znanej już nam postaci (3).

Wybór zmienianego światła, słabszego od jego dolnego krytycznego względnego natężenia ( $I \leq I_{\text{kryt min}}$ ), zdawał się w naszych wynikach osiągać *plateau* wartości minimalnej ( $P_{\text{min}}$ ). U plujki mięsnej na przykład nie widać istotnej statystycznie różnicy między wyborem światła o natężeniach względnych ( $I$ ) równych 1/128, 1/512 ani 1/2048 (tj. o bezwzględnych natężeniach,  $e$ , 225 lx, 56 lx i 14 lx, przy standardzie  $e_{\text{stand}} = 28800$  lx), a także ciemnego ramienia (tj. 0 lx). Podobnie jest u muchy domowej.

Symetrycznie – w stosowanych przez nas warunkach doświadczalnych wybór światła poczawszy od górnego krytycznego względnego natężenia ( $I \geq I_{\text{kryt maks}}$ ) aż po najsilniejsze rozporządźalne w pracowni ( $e = 28800$  lx) osiągał wartość maksymalną ( $P_{\text{maks}}$ ), również w postaci *plateau*. Przy tym  $P_{\text{maks}} = 1 - P_{\text{min}}$ .

Tę samą wartość maksymalną otrzymaliśmy dla światła zmienianego o różnych natężeniach bezwzględnych  $e \geq 1$  lx, przeciwstawianego ciemnemu ramieniu labiryntu (czyli  $e_{\text{stand}} = 0$  lx). Niestety, ze względu na możliwości pomiarowe pracowni nie mogliśmy zbadać proggu reakcji foto-elatycznej ( $e_{\text{pr}}$ ), który ani u *Musca*, ani też u *Calliphoridae* nie jest znany. Z tego samego powodu nie zbadano u much w warunkach oświetleń *skotoptycznych* – w pobliżu 0 lx – tzw. przez autorów francuskich [por. 122] *s t o p y r e a k c j i*. Terminem tym określa się proporcję zwierząt wybierających oświetlone ramię labiryntu, gdy drugie ramię jest ciemne.

Jest prawdopodobne, że – jeśli przez  $e_t$  oznaczymy bezwzględną wartość natężenia oświetlenia w ramieniu jasnym, przy której stopa reakcji osiąga wartość maksymalną,  $P_{\text{maks}}$  – to w obszarze  $e_{\text{pr}} \leq e \leq e_t$  charakter zależności

$$P = f(e) \tag{4}$$

będzie miał przebieg krzywoliniowy (linia kropkowana na rys. 11), gdy zamiast  $e$  użyjemy logarytmu natężenia oświetlenia:

$$P = f(\log e) \tag{4a}$$

Wprawdzie bowiem DUFAY [78] w takiej sytuacji znalazł u nocnych motyli, sówek (*Noctuidae*) – rolnicy tasiemki (*Agrotis s. Triphaena pronuba*) i ogłodanki krokiewki (*Phlogophora meticulosa*) – liniowy wzrost stopy reakcji w zależności od logarytmu bezwzględnego natężenia oświetlenia (naznaczony linią przerywaną na rys. 11; przy czym dla *Triphaena*  $e_{\text{pr}} = 0,02 \cdot 10^{-3}$  lx, dla *Phlogophora* zaś  $e_{\text{pr}} = 0,04 \cdot 10^{-3}$  lx). Trudno jednak zrozumieć nagłe, dramatyczne załamanie się tej linii po osiągnięciu przez  $e$  wartości  $e_t$ . Spodziewać się należy raczej przebiegu zależności (4a) takiego, jaki otrzymali BROWN i HALL [33] na *Drosophila melanogaster* (por. rys. 11 – linia kropkowana). (Dawali oni po 3–4 razy do wyboru 30 osobnikom wywilżni ciemne i oświetlone ramię labiryntu. Eksperyment ten powtarzali 4-krotnie, by otrzymać wyniki

z 400–500 wyborów). Uzyskaną krzywą zależności (4a) określili sami jako górną, połowę zapewne sigmoidalnej krzywej. Jej przebieg przypomina wykres funkcji

$$P = a \sqrt[n]{I_{kr} e} \quad (4b)$$

(gdzie  $e$  jest oczywiście, jak wszędzie w tym kontekście, wielkością bezwzględnego natężenia oświetlenia, nie zaś podstawą logarytmów naturalnych,  $n$  jest niewielką nieparzystą liczbą naturalną większą od 1 (np. 3 lub 5), zaś  $a$  – współczynnikiem proporcjonalności). W tym przypadku wartość  $e_{pr}$  oszacowano na ok.  $1,1 \cdot 10^{-3}$  lx (woryginalie,  $10^{-4}$  f.c. czyli stopoświecie), zaś  $e_t = 10,76$  lx (tj. 1,0 f.c.).

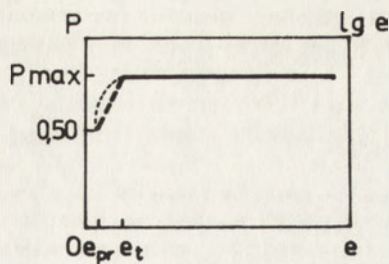
Jak stwierdziliśmy w badaniach na plujkach, a także w próbach na musze domowej ze światłami monochromatycznymi przeciwstawianymi w labiryncie ramieniu ciemnemu, maksymalna stopa reakcji jest zawsze równa proporcji wyboru światła jaśniejszego przy dostatecznie dużej różnicy natężeń przeciwstawianych światel (tj. gdy  $e_{stand} \geq I_{kryt\ maks}$ ) i nie zależy od długości fali ( $\lambda$ ). (Na *Calliphora* stosowano światła o  $\lambda$  478 nm, 535 nm i 695 nm; na *Musca* zaś – 478 nm). Jak wykazały doświadczenia na *Calliphora*, wybór światel monochromatycznych w tych warunkach nie zależy też od uprzedniej adaptacji much do ciemności lub też do światła barwnego (pomarańczowego, zielonożółtego albo niebieskiego).

Nasze eksperymenty z bodźcami *wzrokowymi* w labiryncie Y – a więc dotyczące już nie elazji lecz tzw. *agogii* (od gr. ἄγωγη, *agogē* – kierowanie [47, 53b]) dały wynik analogiczny. Muchy domowe wybierają w takiej samej proporcji,  $P_{maks}$ , ramię labiryntu oświetlone migoczącym 10 razy na sekundę światłem białym (o natężeniu 14400 lx). Wiadomo zaś, że przerywane światło wywiera silniejszy wpływ elatyczny od światła ciągłego [72, 73, 80, 81, 86, 88, 94, 117, 132, 149, 162, 190, 191, 192]. (Reakcję obrotową, *agogię*, na taki bodziec wzrokowy zaproponowaliśmy nazywać *marmaro-agogią*, od gr. μάρμαρεος, *marmáreos* – migotliw [47, 53b]).

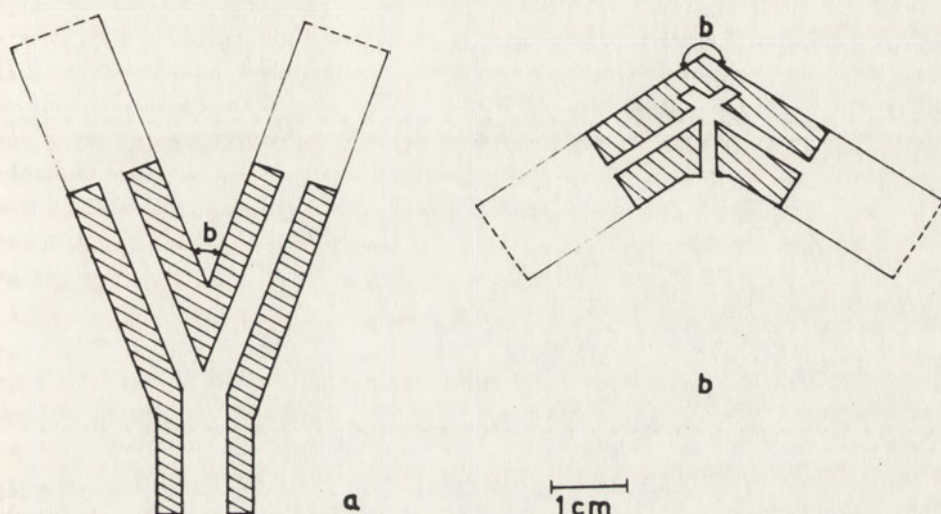
Z biologicznego punktu widzenia, jak wspomnieliśmy, nie do przyjęcia wydaje się traktowanie zależności stopy reakcji foto–tropo–elatycznej od logarytmu natężenia oświetlenia w jasnym ramieniu labiryntu Y jako linii łamanej (rys. 11, linia kreskowana i ciągła). Podobnie wykresy *zależności* (2) wartości  $P$  od  $\log I$ , przedstawione linią kreskowaną na rys. 10 w postaci linii łamanej w punktach osobliwych (przy odciętych  $I_{kryt}$ ), nie są zadawalające. Należy raczej sądzić, że statystyczne zjawiska leżące u podstaw reprezentowanej przez nie zależności mają taki charakter, iż *sugerowałyby* wygładzenie tych wykresów w postać *sigmoidalną* – jak to uwzględniono linią ciągłą na rys. 10. (Dodajmy, że rys. 10a powstał w oparciu o 65 biegów ok. 5000 osobników *Musca*, zaś rys. 10b – 120 biegów ok. 6500 osobników *Calliphora* oraz 12 biegów ok. 800 osobników *Protophormia*).

Tak wygładzone wykresy na rys. 10 przypominają zależność wyboru przez wywilżnię owocową światel monochromatycznych od ich natężeń wykrytą przez WEHNERA i SCHÜMPERLIEGO [185]. Zdradzają zaś zbyt daleko idące podobieństwo do dystrybuanty rozkładu normalnego [139b], by ono było czysto przypadkowe.





Rys. 11. Hipotetyczny wykres tzw. stopy reakcji foto-elastycznej owadów w labiryncie Y (tzn. gdy jedno ramię jest ciemne, w drugim zaś panuje natężenie oświetlenia  $e$ ). Linia kreskowana – wg DUFAYa [78], kropkowana – wg BROWNa i HALLa [33].



Rys. 12. Schematyczny przekrój przez a) mały labirynt Y AUTORA oraz b) labirynt T ZABŁOCKIEJ [194, 195].

Możliwe, że owo wygładzenie, tak jak wysoka wartość  $P_{min}$  w naszych doświadczeniach na musze domowej – odmienna od uzyskanej przez CAMERONA [39] (choć seria z  $e_{stand} = 147$  lx była analogiczna do przeprowadzonej przez niego) – wiąże się chociaż częściowo z faktem, że w naszych eksperymentach zliczaliśmy wybór niemal wszystkich wpuszczonych do labiryntu much, i to dokonany w ciągu kilkogodzinnego doświadczenia, natomiast w testach BERTHOLFA [18, 19], a zwłaszcza CAMERONA [39] do analizy wykorzystano tylko wyniki uzyskane w krótkim czasie na owadach stanowiących frakcję najbardziej reaktywnych foto-elastycznie. Nasze testy na *Musca* trwały na ogół ok. 4 godziny; na *Calliphora* zaś – ok. 2,5 godzin. Długotrwałość ta miała wszakże zapobiec zakłóceniom wyników wnikłym z ewentualnej proporcjonal-

ności okresu latencji reakcji foto-elatycznej do natężenia oświetlenia [por. 42]. Chodziło nam też o uchwycenie dynamiki reakcji w całej populacji owadów, a nie tylko ich wyselekcjonowanej frakcji.

Na dyskutowaną tu różnicę wyników mógł też mieć wpływ tzw. efekt grupy, na który zwrócił uwagę MÉDIONI [122]. Chodzi tu o doświadczenia szkoły GRASSE'go [87] wskazujące, że szarańcze w grupie ponad 50 osobników zachowują się inaczej niż osobniki pojedyncze: podjęcie ruchu przez jedno pobudza do niego inne, nieruchome. Nasuwa się jednak zasadnicza wątpliwość, czy można te spostrzeżenia przenosić na owady samotne, jakimi są badane gatunki muchówek. Nie można natomiast wykluczyć istotnego znaczenia możliwości wpływania jednych osobników na reakcję fototaktyczną innych poprzez ich wzajemne dotykanie – o czym już była mowa.

### 3. Wpływ eksperymentalnych warunków

Esowaty przebieg krzywej  $P = f(\lg I)$  wynika najprawdopodobniej z kilku przyczyn o charakterze statystycznym. Analogiczną krzywą uzyskali ostatnio DAW i PEARLMAN [67] jako ilustrację wyboru podwójnego przez koty barwnych światła o zmieniającym się wzajemnym natężeniu. Tutaj, podobnie jak w niektórych cytowanych poprzednio pracach [18, 39], proporcje częściowo odnosiły się do różnych osobników, a częściowo do różnych, kolejnych biegów. Są to więc dwa źródła zmienności, jak widać działające w zasadzie w tym samym kierunku, skoro dały podobny rezultat do uzyskanego przez nas w niewielu jednorazowych biegach wielu osobników.

Te nasze doświadczenia pozwalają przypuszczać, że różnice między reaktywnością foto-elatyczną – a zatem fototaktyczną i fotokinetyczną – osobników mogą mieć charakter chwilowy.

Na podstawie tego przyjęliśmy dla celu opracowania statystycznego obserwowanej charakterystyki wyboru podwójnego światła w labiryncie pewne formalne, modelowe założenia, mające zastąpić rzeczywiste stosunki. (Te ostatnie są, jak wiemy bardziej złożone. Wystarczy przypomnieć zależność wyboru od prędkości kątownej owada i jego prędkości liniowej – a więc tym samym od jego położenia w chwili startu – dalej zaś stan fizjologiczny owadów. Do tego zagadnienia wrócimy jeszcze dalej, podobnie jak do sprawy wpływu ubocznych czynników zewnętrznych oraz znaczenia architektoniki labiryntu). Oto przyjęte założenia.

1° Każdy owad, którego pobudzenie foto-tropo-elatyczne osiągnęło wartość progową i który rozróżnia natężenia obu światła, idzie do jaśniejszego ramienia labiryntu (por. rys. 7).

2° Badane owady są chwilowo zróżnicowane zgodnie z rozkładem normalnym według progu ich aktualnej wrażliwości różnicowej na logarytm stosunku natężeń porównywanych światła – analogicznie jak przypuszczalnie [132] wśród ommatidiów oka złożonego owada ma miejsce normalny rozkład ich wrażliwości zgodnej z prawem WEBERA-FECHNERA (tj. proporcjonalnej do logarytmu porównywanych w czasie światła).

Dlatego też przy danych natężeniach światła obok tych osobników, które już będą reagowały wyborem, znajdują się inne – stanowiące resztę populacji – z różnych względów niereaktywne. Wśród tych ostatnich znajdują się osobniki bądź to 1) nie reagujące foto-elatycznie i mogące trafiać przypadkowo do ramion labiryntu dzięki bezkierunkowemu kinezom, 2) bądź też kierujące się do światła lecz jeszcze nie zdolne do rozróżnienia natężeń światła, ewentualnie też 3) inne, nie reagujące wskutek jakichś cech labiryntu tak, jak można by oczekiwać według pierwszego założenia.

3° Owady określone wyżej mianem "niereaktywnych" wybierają każde z ramion labiryntu losowo z prawdopodobieństwem  $\frac{1}{2}$ , wchodząc do nich dzięki foto-elazji bez rozróżniania światła, albo nawet dzięki samej fotokinezie. W tym ostatnim przypadku, część oczywiście trafi do przedsionka labiryntu, który wszak jest trójdzielny. Jednakże do obliczeń jest wykorzystywana tylko populacja much schwytna w obu ramionach, które można by nazwać "eksperymentalnymi".

Gdy względne natężenie światła zmienianego jest minimalne (tj.  $I \leq I_{\text{kryt min}}$ ) – wówczas podpopulacja owadów nie reagujących na różnice oświetleń ramion labiryntu według pierwszego założenia ma liczebność  $a$  i do ciemnego ramienia idzie oczywiście  $a/2$  osobników. Ta liczba stanowi znaną nam z wyników eksperymentalnych (rys. 10) proporcję  $P_{\text{min}}$  osobników schwytnych w ramieniu nie oświetlonym lub oświetlonym słabo.

W oparciu o te dwa założenia i punkt trzeci stanowiący ich następstwo można wprowadzić funkcję (4c) opisującą w sposób teoretyczny proporcję owadów światłolubnych wybierających ramię labiryntu podwójnego oświetlone światłem zmienianym w zależności od względnego natężenia tego światła, a której wykres przedstawiono linią grubą na rys. 10 (por. Przypis II).

Statystyczny charakter wspomnianej chwilowej zmienności reaktywności much sprawdziliśmy puszczając ponownie do tego samego labiryntu i przy takich samych światłach w zmienionym ich ułożeniu muchy, które bezpośrednio przedtem wybrały jasne ramię w teście 0 lx : 14400 lx. Zarówno *Musca*, jak i *Calliphora* ponownie wybrały oba światła w tej samej, co za pierwszym razem, proporcji. U *Musca* ten sam wynik dały nadto owady zebrane po pierwszym eksperymencie z ciemnego ramienia. Jest to więc zjawisko głęboko analogiczne do znanej reakcji geo-elatycznej pantofelków (*Paramecium caudatum* EHRBG) [83]. Gdy mianowicie w danych warunkach określona część populacji pantofelków grupuje się u góry naczynia z ich hodowlą – zjawisko to przebiega zasadniczo w taki sam pod względem ilościowym sposób bez względu na to, czy część ich przeniesiemy do drugiego naczynia z tego skupienia geo-elatycznego, czy też zaczerpnijemy je z frakcji rozproszonej w dolnej części naczynia.

Nasze wyniki z powtarzaniem tego samego testu na tych samych muchach podważyły oczywiście celowość prowadzenia przed doświadczeniem godzinnej adaptacji do ciemności, którą stosowaliśmy wzorując się na innych badaczach. W przypadku istotnego znaczenia takiej adaptacji powtórny wybór przez muchy złapane z ramienia jasnego naczynia po eksperymencie poprzednim różniłby się od wyników tamtego. Wszak w ramieniu tym przy jego dystalnym końcu panowało bardzo wysokie

natężenie oświetlenia (14400 lx), wielokrotnie przewyższające panujące w cieniu podczas słonecznego dnia (tj. rzędu 1000 lx [164]).

Można by wszakże poddawać w wątpliwość słuszność naszej konkluzji z tego powodu, że jest ona oparta na naszych eksperymentach, o których już pisaliśmy, że trwały długo. W tym zaś czasie mógł się oczywiście zatrzeć początkowy wpływ uprzedniej adaptacji much do ciemności. Dla bezpieczniejszego wnioskowania konieczne więc było lepsze prześledzenie dynamiki eksperymentu z wyborem światła w czasie.

W tym celu zamykaliśmy co 10 minut przegrody prowadzące z korytarza do ramion labiryntu (nie zaznaczone na schematycznym rys. 7), wylapywaliśmy z ramion muchy, które dokonały wyboru i znowu przywracaliśmy warunki doświadczalne. (W praktyce okazało się, że po trzykrotnym przeprowadzeniu tego zabiegu liczba much pozostałych w korytarzu wejściowym była znikoma). I oto w drugiej i trzeciej dekadzie eksperymentu muchy wybierały światło w porównaniu z ciemnym ramieniem labiryntu w takiej samej proporcji, jak w pierwszych 10 minutach. To jest dowodem wystarczającym.

Nawet w 10-minutowym eksperymencie nie ujawnia się wpływ adaptacji much do ciemności.

Z tego oczywiście wypływa drugi wniosek, iż w warunkach doświadczalnych takich, że powrót do przedśionka owadów, które dokonały już wyboru, jest uniemożliwiony (tak, jak to właśnie było w naszych doświadczeniach [por. 57]) – czas trwania eksperymentu nie ma znaczenia dla jego wyniku, w każdym razie powyżej 10 minut.

Zauważmy przy tym interesujący dla dalszych rozważań fakt, iż frakcja much *Calliphora erythrocephala* dokonujących wyboru w labiryncie wynosiła (na poziomie ufności  $p < 0,05$ ): w I etapie 10-minutowym  $52,1 \pm 17,4\%$ , w II etapie  $28,8 \pm 14,6\%$ , zaś w III etapie tylko  $19,1 \pm 17,6\%$  – gdy za 100% przyjąć wszystkie osobniki zebrane z obu ramion labiryntu w ciągu całego trzyetapowego doświadczenia.

Zajmijmy się teraz wpływem cech labiryntu na podwójny wybór w nim białych światła o różnych względnych natężeniach.

Wpływ zmiany średnicy korytarza i punktu wyboru na preferencję oświetlonych ramion zbadano przy użyciu innego niż poprzedni – pleksiglasowego labiryntu z drewnianym trzonem (rys. 12a). Średnica jego korytarzy wynosiła 1,5 cm i owady miały stosunkowo ograniczone miejsce, w którym dokonywały orientacji tropo-taktycznej pod wpływem równoczesnego działania obu światła. W poprzednim, znanym nam już, drewnianym labiryncie wysokość korytarzy wynosiła 10 cm, zaś szczelina w przegrodach przedśionka – po której minięciu owady dostawały się pod wpływem dobiegających z obu stron strumieni światła – 3 cm. Jak już wspominaliśmy, owady wówczas mogły dokonywać wyboru daleko za tą szczeliną – nawet w odległości ok. 15 cm (rys. 7). (W obu labiryntach różniła się też długość ramion – patrz rysunki – co wszakże wydaje się być szczegółem bez znaczenia). Pomimo tych różnic w budowie labiryntów wyniki próbnego testu (tj. przeciwstawiającego ciemne ramię labiryntu, 0 lx, drugiemu oświetlonemu z natężeniem 14400 lx) nie różniły się w sposób istotny. W czasie wyboru przez populację much różnica średnicy ko-

rytarza i punktu wyboru nie ma znaczenia na preferencję porównywanych światel.

Inaczej rzecz się ma z kątem rozwarcia (*b*) ramion labiryntu. Choć bowiem przeprowadzony przez nas na *Calliphora* próbny test w labiryncie T wg ZABŁOCKIEJ (rys. 12b) dał wynik identyczny z otrzymanymi przez nas w obu opisanych labiryncach Y, to na *Musca* ten różny kąt rozwarcia ramion wpływa istotnie na wyniki. Liczbowy stosunek owadów wybierających oba ramiona był w labiryncie T o wiele bliższy losowego (zob. rys. 10a) niż to miało miejsce w labiryncie Y. Jest to oczywiście cechą niekorzystną.

Ten wynik doświadczeń na musze domowej w labiryncie T wskazuje na jego niższą "czułość" od labiryntu Y. Znaczy to, iż przy takim samym stosunku natężeń przeciwstawianych światel stosunek liczebności much grupujących się w odpowiednich ramionach będzie jaskrawiej różnił się w labiryncie Y niż w T.

Od razu też trzeba powiedzieć, że jest to niezgodne z tym, czego należałoby oczekiwać teoretycznie. Przy konstrukcji ZABŁOCKIEJ labiryntu T muchy są bowiem zmuszone dokonywać wyboru w tym samym punkcie, a więc w jednakowym – symetrycznym względem obu wiązek światła – położeniu. Co więcej, te wiązki światła pobudzają w jej labiryncie ommatidia cechujące się największą efektywnością obrotową (por. rys. 8). Ponadto wszystkie muchy muszą w nim poruszać się w jednakowy sposób – mianowicie pieszko. Z badań RAMACHANDRA RAO [147] wiadomo zaś, że komary wykazują różny znak fototaksji w zależności od sposobu lokomocji. Można wprawdzie wysunąć przypuszczenie, iż jego interpretacja nie jest właściwa i powód leżał w pozbawieniu tych owadów skrzydeł. Tym ostatnim próbują bowiem niektórzy przypisywać rolę fotorecepcyjną [2]. Jednakże wpływ sposobu poruszania się na wybór foto-elatyczny wydaje się możliwy. RICHARD [149] na przykład zaobserwował u termitów zależność reakcji na światła różnych barw od sposobu ich lokomocji.

W naszych rozważaniach nad podwójnym wyborem foto-elatycznym światel pomijamy rolę przyoczek. Interesująca nas reakcja zależy wprawdzie od stymulatorów [12], a przyoczek do nich należą [7]. Jednakże chociaż u wywilżni owocowej wykazano powiązania nerwów ocellarnych ze szlakami wzrokowymi idącymi z oczu złożonych [24], to nie można tego spostrzeżenia rozciągać na badane przez nas gatunki much. W odniesieniu do muchy domowej brak w tym względzie nowszych danych [36]. U plujek zaś nie stwierdzono występowania takiego anatomicznego powiązania przyoczek z oczami [156]. Nie można wszakże wykluczyć, że u tych much przyoczek mogą mieć połączenia z ciałami brzuszными mózgu (*corpora ventralia*) i tą drogą ewentualnie mogłyby wpływać na reakcje lokomotoryczne.

#### 4. Lunarna fazowość foto-elatycznego wyboru światel

Otrzymane przez nas wyniki na tym samym gatunku much, badanym w tym samym labiryncie (typu Y), przy tych samych bodźcach fotycznych ale

w różnych dniach — wykazują z reguły bardzo znaczny rozrzut\*.

Podjmując próbę wyjaśnienia przyczyn tego zjawiska musimy zwrócić uwagę na dotychczas nie dyskutowane bliżej elementy warunków doświadczalnych: okoliczności związane z czasem eksperymentowania i na wiek much. Najpierw zajmiemy się pierwszą z tych spraw.

Doświadczenia rozpoczynano zawsze rano, pomiędzy godz. 9,45 a 10,15, a więc średnio o godz. 10 czasu śr.—europ. (CSE). Tej godzinie odpowiada godz. 10 min. 24 miejscowego czasu warszawskiego (MCW).

Wobec długotrwałości poszczególnych testów, o czym była już mowa — jednego dnia przeprowadzano jeden test. Z tego oczywiście wynika, że owe ok. 200 biegów populacji 3 gatunków much w labiryncie przeprowadzono w ciągu tyluż dni — do tego, jak to napisaliśmy wyżej — w okresie 5 lat. Doświadczenia te wypadały w różnych okresach roku. Jednym więc z czynników związanych z czasem, który zmieniał się podczas tego okresu było położenie na niebie Księżyca i wyswietlane przez niego fazy. Wobec tego, że pora przeprowadzania doświadczeń była w dużym przybliżeniu stała — oba wymienione parametry, położenie Księżyca i jego fazy, były ze sobą skorelowane. (Podstawowe informacje dotyczące ruchów Księżyca wokół Ziemi i zarazem wokół Słońca — niezbędne do rozumienia toku wywodów zamieszczono w Przypisie III). Z tego też powodu na ogół będziemy rozważać jeden z nich, mianowicie drugi, a dopiero od niego przejdziemy do sprawy położenia Księżyca na niebie — gdy to będzie potrzebne.

W czasie każdego testu była więc stała faza Księżyca. Zgodnie z astronomiczną praktyką w tym względzie zamiast tego terminu będziemy się posługiwali innym, bardziej precyzyjnym — lunacji lub skorelowanym z nią tzw. *wiekami Księżyca*. Wartość tego ostatniego parametru określa się w dniach (<sup>d</sup>), które upłynęły od początku miesiąca synodycznego czyli nowiu, traktowanego jako wartość 0<sup>d</sup>00. Ponieważ wiek Księżyca jest funkcją okresową czasu (przybiera mianowicie tylko wartości od 0<sup>d</sup>00 do 29<sup>d</sup>53), zdarzało się, że poszczególne testy przeprowadzane w różnych dniach przypadały na ten sam wiek, co umożliwiało następnie statystyczną analizę wpływu tego czynnika na wyniki.

Poszukując ewentualnego wpływu jakiegoś czynnika o fazowości lunarnej na wybór światła badaliśmy odchylenia ( $\delta$ ) stwierdzonych eksperymentalnie proporcji ( $P_{\text{eksp}}$ ) wyboru światła od wartości teoretycznych ( $P$ ) obliczonych z funkcji (4c) przedstawionej w Przypisie II. W obliczeniu tych odchyleń ze wzoru

$$\delta = P_{\text{eksp}} - P \quad (5)$$

uwzględniano zawsze ramię oświetlone jaśniej od drugiego (lub tak samo), a więc stosowano go dla  $P \geq 0,50$ .

---

\* Np. wartość średniej proporcji osobników *Calliphora erythrocephala* wybierających w 13 biegach ramię oświetlone z natężeniem 28800 lx przy drugim ramieniu ciemnym (tj. 0 lx) wynosiła  $P_{\text{eksp}} \pm 2\sigma = 0,84 \pm 0,16$ .

Hipotezy, że średnie odchylenie,  $\bar{\delta}$ , jest stałe i nie zależy od wieku Księżyca ( $L$ ) w przypadku *Calliphora* nie da się utrzymać\*. Z drugiej znów strony – wobec okresowego charakteru wartości tej zmiennej, będącej argumentem poszukiwanej przez nas funkcji

$$\delta^* = f(L) \quad (6)$$

– nie może zachodzić liniowa regresja korelacji tych odchyżeń z wiekiem Księżyca. Z natury rzeczy wchodzi więc w rachubę hipoteza, iż zależność wyboru światła przez muchy plujki od wieku Księżyca ma charakter funkcji okresowej,

$$\delta^* = f(\sin L).$$

Za HECKERTEM [96] przeprowadziliśmy analizę zależności sinusoidalnej [139a], która potwierdziła to przypuszczenie (zob. Przypis IV). Wykres obliczonych wartości takiej funkcji (6a) przedstawia rys. 13.

Sinusoidalną ewaluacją funkcji  $\delta^* = f(L)$  posłużyliśmy się dla prostoty, jako najprostszą postacią funkcji okresowej, chociaż cykloida mogłaby być bliższa wynikiem doświadczalnym [26]. Ten ostatni pogląd uzasadnia fakt, że stwierdzono analogiczny obraz zmian wrażliwości rybki, gubika (*Lebistes reticulatus*), na barwę żółtą, w zależności od lunacji, podobnie jak odchyżeń fotycznej orientacji wypławka *Dugesia dorotocephala*. Niemniej przyjęcie modelu sinusoidalnego nie zniekształca najistotniejszych dla nas informacji dotyczących 1) okresu funkcji – który wynosi tyle co miesiąc synodyczny – ani też 2) lunacji, przy których występują ekstrema tej funkcji.

W przypadku *Calliphora* – maksimum funkcji (6a) występuje przy wieku Księżyca ( $L$ )  $26^d_5$ , a więc, jak widać z rys. 13, okrążyło na 3 dni przed nowiem. Wówczas zaś, jak można wykazać (por. Przypis III), Księżyc góruje właśnie w czasie poprzedzającym rozpoczęcie eksperymentów.

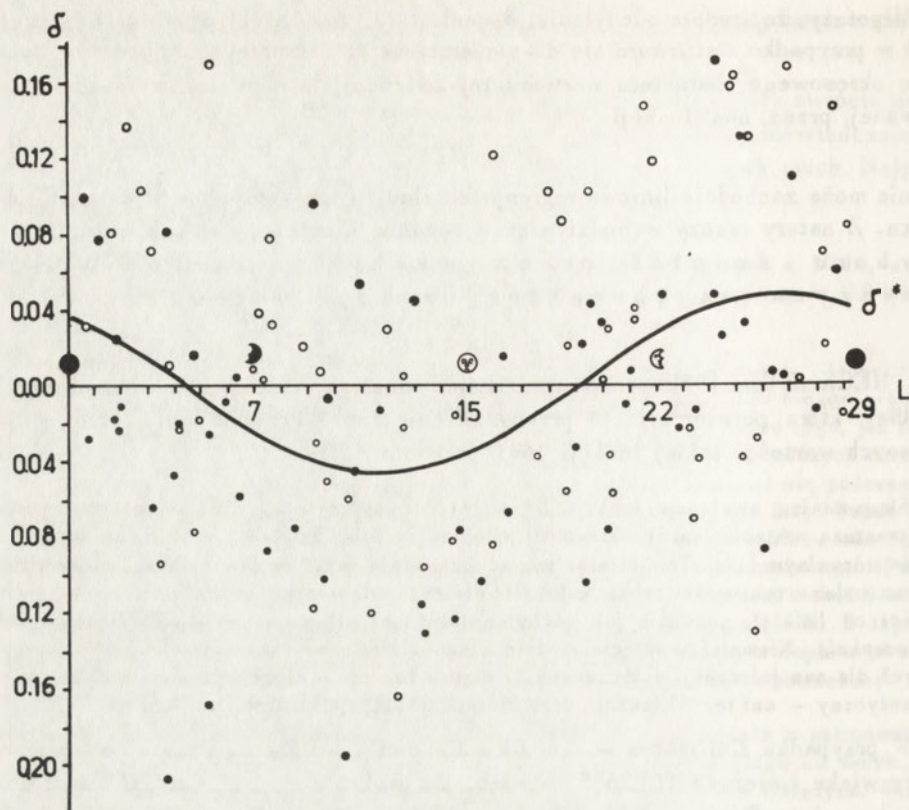
U *Musca domestica* związek odchyżeń z wiekiem Księżyca nie jest istotny statystycznie; funkcję zaś (6a) cechują odmienne parametry.

W dzisiejszym stanie wiedzy nie jest niestety możliwe zaproponowanie jednoznacznej interpretacji tego rodzaju związku reakcji zwierząt z okresowością lunarną. W przypadku naszych doświadczeń – prowadzonych w tym samym miejscu Ziemi i zasadniczo o tej samej porze – występuje bowiem korelacja między wiekiem Księżyca, lunacją (fazą Księżyca), wysokością Księżyca nad horyzontem i azymutem odchylenia jego od osi labiryntu. Pomimo to jest możliwe dyskusowanie z osobna wpływu tych czynników na muchy.

Najprostsze tłumaczenie – że odgrywa tu rolę światło Księżyca – musimy *a priori* odrzucić. Muchy bowiem nie miały okazji nawet pośrednio widzieć światła księżycowego: hodowano je w sztucznych warunkach oświetlenia, a doświadczenia przeprowadzano w ciemni.

---

\* Wstępna analiza z tablicy czterodzielnej dla dwóch tylko wartości przedziałów wartości wieku Księżyca: 1)  $4^d_4 - 19^d_1$ , oraz 2)  $19^d_2 - 4^d_3$  wykazała zależność  $\delta$  od  $L$  istotną na poziomie  $p = 0,01$ .



Rys. 13. Wykres funkcji (7a) aproksymującej zależność odchylen  $\delta$  (czyli różnic wartości eksperymentalnych  $P_{\text{eksp}}$  i teoretycznych  $P$  z funkcji (6) – przedstawionych na rys. 10b) od wieku Księżyca ( $L$ ) liczonego od nowiu – u plujki, *Calliphora erythrocephala*. Odchylenia w poszczególnych testach przedstawiono kółkami: pełnymi – gdy więcej much niż przewidywano zebrało się w lewym ramieniu labiryntu, pustymi zaś – gdy w prawym.

Także wpływ grawitacyjny, mimo sugestii istnienia u owadów odpowiedniej wrażliwości [158, 163] – wydaje się mało prawdopodobny. Gdyby bowiem zachodził, należałoby oczekiwać zależności wyboru światła nie tylko od wysokości Księżyca nad horyzontem, ale także od jego azymutu w stosunku do osi labiryntu. W taki właśnie sposób od położenia Księżyca wydaje się zależeć fototaktyczny skręt wypławka [34]. Natomiast w przypadku naszych eksperymentów labiryntowych na muchach tego rodzaju związek nie wystąpił. We wszystkich tych doświadczeniach labirynt był tak zorientowany, że światła znajdowały się  $5^\circ$  na południe od kierunku zachodniego, a więc praktycznie był on ustawiony na W. Gdyby zatem istniał dodatni kierunkowy wpływ grawitacyjny Księżyca na wybór światła przez muchy, badane przez nas odchylenia powinny być mieć niesymetryczny charakter: oczekivalibyśmy bowiem największych dodatnich odchylen podczas maksymalnej wysokości Księżyca i zarazem jego największego odchy-



lenia od osi labiryntu — czyli azymutu  $90^\circ$ . Taka zaś sytuacja istnieje, gdy Księżyc na 3–2 dni przed nowiem (tj. przy wieku Księżyca  $26^d_5 - 27^d_5$ ) znajduje się na południowej stronie nieba — a więc na lewo od labiryntu. Liczebność odchylen na lewo, które na rys. 13 oznaczyliśmy pełnymi kółkami, powinna w tych dniach różnić się w sposób istotny od liczebności odchylen w prawo (puste kółka). Takich różnic jednak nie obserwujemy.

Należy dodać, że założenie wpływów gravitacyjnych stawiałoby sprawę w kategoriach rytmiki pływowej, zależnej jednocześnie od Księżyca i Słońca. Wówczas maksimum wpływów wystąpiłoby dokładnie podczas nowiu, a więc w 3 dni po faktycznym ujawnieniu się maksymalnego odchylenia dodatniego od wartości średniej proporcji wyboru przez *Calliphoridae* jaśniejszego światła.

Inna próba wyjaśnienia wpływu wysokości Księżyca na fototaktyczny wybór światła rozbija się o tę samą niezgodność dat. Gdyby przyjąć, że Księżyc oddziaływa poprzez ekranowanie wpływu Słońca [128] — na przykład osłaniając Ziemię przed pochodzącym z plam słonecznych promieniowaniem korpuskularnym [145, 163] — najsilniej wpływałby oczywiście znajdując się na jednej linii z Ziemią i Słońcem (w tzw. syzygium), pomiędzy tymi ciałami niebieskimi — a więc znów podczas nowiu.

Chociaż więc wyniki na *Calliphora* przemawiają za wpływem wysokości Księżyca, to jednak w braku możliwości przekonującego wyjaśnienia mechanizmu takiego wpływu rozsądnie będzie rozważać wykrytą fazowość odchylen wyboru fototaktycznego światła od średnich proporcji dla danych światła w kategoriach czysto biologicznej lunarnej rytmiki. W przypadku much z tego rodzaju rytm ten jest przypadkowo dość zbliżony z rytmem wysokości Księżyca nad horyzontem. Można zaś przypuszczać, iż sam Księżyc odgrywa tylko rolę synchronizatora ("Zeitgeber" [163]). Może przy tym oddziaływać bezpośrednio (np. swym światłem) lub pośrednio. W tym ostatnim przypadku — na przykład poprzez minimalne różnice ciśnienia atmosferycznego [27] lub modulując pierwotne promieniowanie kosmiczne [28]. Pozorną sprzeczność tego ze stwierdzonym uprzednio faktem izolowania much doświadczalnych od wpływu światła Księżyca należy wyjaśnić w ten sposób, że synchronizacja może mieć przedłużone działanie — i utrzymywać się w ciągu kilku kolejnych pokoleń. Tłumaczyłoby to zanik tej synchronizacji w szczepie *Musca* prowadzonym w hodowli izolowanej w ciągu kilkudziesięciu pokoleń, a nie zaledwie kilku — jak to było najwyżej w hodowli plujek.

Gdyby nawet ostatnia interpretacja nie była słuszna, brak bezpośredniego powiązania reakcji foto-elatycznych much z Księżycem, a przyjęcie jedynie ich lunarnej, biologicznej fazowości może tłumaczyć ową ogromną — bo sięgającą ok. pół fazy — rozbieżność wyników otrzymanych przez nas na obu gatunkach much. Gdy u *Calliphora* maksimum (dodatniego) odchylenia występuje na 3 dni przed wiekiem Księżyca  $0^d_0$  (ok.  $26^d_5$ ), to u *Musca* minimum (ujemnego) odchylenia  $\delta^*$  wypada przy wieku ok.  $0^d_8$ .

Nie można oczywiście wykluczyć też innej — dalej idącej — interpretacji. Oto może być, iż fototaksja *Calliphora* i *Musca* w sposób wręcz przeciwny zależy od rytmu lunarne-go: gdy maksimum krzywej zależności  $\delta^*$  ( $L$ ) u pierwszej przypada na now (lub maksymalną wysokość Księżyca), to u drugiej w tym samym czasie ujawnia się minimum. Natomiast rozbieżność pomiędzy empirycznymi wartościami ekstremów krzywych u obu tych gatunków,  $26^d_5$  i  $0^d_8$ , może być wynikiem albo "rozregulowania" rytmów wskutek długotrwałego braku ich synchronizacji z fazowością Księżyca (o czym była mowa wyżej), albo też różnej długotrwałości eksperymentów na obu gatunkach. W wieku  $0^d_8$  Księżyc góruje ok. godz. 12,40 czasu miejscowego, MCW (czyli 12,16 czasu śr.—europ. CSE). Wtedy zaś biegi *Musca* w labiryncie — jak wiemy — jeszcze trwały, podczas gdy doświadczenia na *Calliphora* były zwykle zakończone.

Można by oczywiście całą sprawę uważać za zwykły lapsus statystyki. Zapewne takie było podłoże stwierdzenia [170] rzekomej zależności trzęsień ziemi od położenia Urana na niebie [por. 197]. Przed takim jednak postawieniem sprawy powstrzymuje nas fakt bezspornego istnienia biologicznych rytmów lunarnych, których lista jest długa [29, 71, 82, 93, 96, 106, 163]. Znane są przy tym zmiany reakcji fotycznych zwierząt zgodne z takimi rytmami o długości fazy 14,7<sup>d</sup> lub 29,5<sup>d</sup>.

W czasie księżycowych nocy, to jest gdy Księżyc jest w pełni lub w ostatniej kwadrze – obniża się np. fotoelacyjny przyłot owadów do pułapek świetlnych, co na ogół bywa interpretowane jako hamujący efekt światła Księżycy [78, 79, 121, 131, 149]. Bywają jednak przypadki braku takiego wpływu [92]. Najbliższy obserwowanego przez nas zjawiska jest fakt zmiany przez niektóre owady znaku fototaksji w zależności od czynnika lunarnego. Tak np. u wołka zbożowego (*Calandra granaria* L.) minimum fotonegatywności przypada właśnie na sytuację, gdy Księżyc w nowiu góruje [20].

Z drugiej znów strony wiadomo, że możliwe jest reagowanie organizmów zwierzęcych i roślinnych zarówno na czynniki kosmiczne [30, 31, 163], jak i geograficzne [29] – np. w postaci pola elektrostatycznego i magnetycznego, które znów podlegają rytmicznym zmianom pod wpływem Słońca i Księżycy [14, 15, 32, 101, 110, 118, 145, 157, 163, 184, 186]. Znany jest wpływ takich czynników na reakcje fotyczne [5, 34]. Nie wykluczona jest tu rola jonizacji powietrza jako czynnika pośredniczącego – z jednej strony zależnego od czynników kosmicznych i geograficznych, z drugiej zaś percypowanego przez różne gatunki zwierząt [97, 118, 160, 163].

Organizmy żywe są również zdolne do reagowania na drobne zmiany ciśnienia atmosferycznego i inne czynniki meteorologiczne [159, 160], które znów podlegają wpływowi Księżycy [27, 82].

W obecnym etapie badań możemy więc stwierdzić, iż o ile fakt lunarnej fazowości reakcji fototaktycznych co najmniej niektórych gatunków much nie może budzić wątpliwości, to ustalenie mechanizmu tej rytmiki wymagałoby specjalnych badań – aczkolwiek nasuwa się wiele możliwych synchronizatorów, które mogłyby być odpowiedzialne za jej zgodność z ruchami Księżycy wokół Ziemi.

Posługując się funkcją (6a) jako aproksymacją lunarnej rytmiki odchyień  $\delta^*$  foto-elacyjnej reakcji much w sytuacji wyboru podwójnego światła w labiryncie Y – wprowadziliśmy ich teoretyczne wartości do wartości eksperymentalnych  $P$  w postaci poprawek. Z tak otrzymanych wartości  $P^*(I, L)$  ponownie obliczyliśmy parametry tej funkcji. Jej wykres uwzględniono cienką linią na rys. 10b. Jak widać, różnice są niewielkie w porównaniu z wykresem funkcji wyjściowej, opartej na bezpośrednich danych eksperymentalnych (linia gruba). To skłania do przypuszczenia, że w i ę k s z o ś ć odchyień obserwowanych  $P_{\text{eksp}}$  od  $P$  – czyli  $\delta$  – ma charakter niesystematyczny.

## 5. Rola wieku much

Wiek używanych do doświadczeń much wahał się z zamierzenia w granicach od 3 do 28 dni, przy czym w każdej grupie wieku były muchy, które wyszły z poczwarek w okresie trzydniowym.

Tym zmiennym elementem warunków doświadczalnych operowano w ten sposób, że starano się, by każdy bieg (tj. jednostkowe doświadczenie) poszczególnych testów z parami światła o określonych względnych natężeniach oświetlenia odbywały muchy o różnym wieku. Można więc było oczekiwać, że właśnie wiek much ponosił odpowiedzialność za ową niesystematyczną zmienność odchyłań obserwowanych  $\delta$  w stosunku do jej oczekiwanej wartości  $\delta^*$  na podstawie funkcji (6a).

Jednakże analiza statystyczna wykazała brak istotnego wpływu wieku much na wybór światła.

Trzeba przyznać, że tego rodzaju wynik nie zgadza się z oczekiwaniem. Pomińmy już fakt, że w warunkach doświadczalnych wykazano [16] zależność znaku fototaksji owadów od wprowadzonego do ich ciała ekdyzonu lub neoteniny – co pośrednio wyjaśniałoby obserwowaną również wielokrotnie ontogenetyczną fazowość reakcji fotycznych owadów związaną z przeobrażeniami. Wiadomo jednak, że reakcje te w wielu przypadkach zależą od wieku owadów doskonałych [17, 114, 153, 182].

Spśród bardziej prawdopodobnych pozostaje zatem przypuszczenie, iż odchylenia wyboru światła od wartości średnich są wynikiem czynników meteorologicznych.

U wielu gatunków zwierząt stwierdzono bowiem zależność reakcji fotokinetycznych lub znaku reakcji fototaktycznej od wpływu takich czynników meteorologicznych, jak pogoda [65], temperatura [74, 75, 129], wilgotność powietrza [89] – i idące w ślad za nimi odwodnienie organizmu [140].

Można przy okazji dodać, że reakcje takie mogą zmieniać się również w zależności od mechanicznych wstrząsów [13, 40, 73], zapachów i – w przypadku zwierząt wodnych – od zmian chemizmu środowiska. Gdy zaś badano zachowanie względem bodźców optycznych, ujawnił się wpływ albedo tła [136].

Te możliwości wpływu czynników klimatycznych na zachowanie się much w labiryncie skłoniły nas do zwrócenia uwagi na ich rolę w prowadzonych na tych owadach dalszych badaniach, mających na celu wyjaśnienie mechanizmu tego zachowania się. Były to badania kinez, do których omówienia obecnie przejdziemy.



### III. FOTOPREFERENDUM I KINEZY

#### 1. Zagadnienia

Po stwierdzeniu wykazywania przez muchy dodatniej tendencji foto-elatycznej prowadzącej je do maksimum natężenia oświetlenia (w granicach stosowanych w dotychczasowych doświadczeniach – tj. od 1 lx do 28800 lx) pozostały do wyjaśnienia problemy pokrewne.

Jest interesujące, czy takie zachowanie się foto-tropotaktyczne jest u tych owadów jednofazowe – tzn. czy znak taksji lub podstawowej ortokinezy przez cały czas biegu muchy pod wpływem światła nawet o tak silnym natężeniu nie ulega rewersji. Jak wiemy może ona zachodzić pod wpływem różnych czynników zewnętrznych lub wewnętrznych. Można oczekiwać wystąpienia ujemnej fototaksji pod wpływem bardzo wysokiego natężenia oświetlenia. Nie można było też *a priori* wykluczyć tzw. wielofazowości taksji – fenomenologicznie będącej funkcją czasu poddawania zwierząt wpływowi bodźca fotycznego [179].

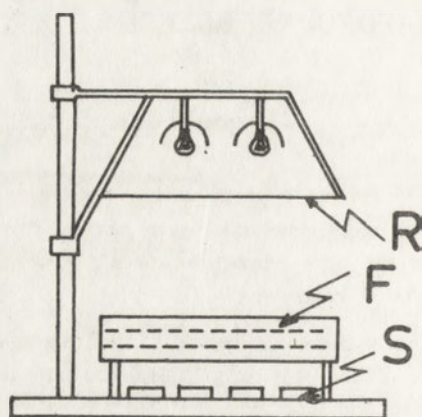
Należało wyjaśnić, czy badane muchy posiadają fotopreferendum. Jeśli zaś odpowiedź byłaby twierdząca – ustalić mechanizm jego osiągnięcia i przebywania w nim.

Podjęcie tych problemów stanowiło zarazem próbę wyjaśnienia sprawy zachowania się much w labiryncie pod wpływem światła. Temu celowi służyło też przeprowadzone przez nas badanie zależności orto- i klinokinezy od natężenia światła i innych czynników wraz z przeprowadzeniem porównania zachowania czysto kinetycznego ze wzmiankowaną już przez nas wyżej ortokinezyzną składową elazji.

Niezależnie od problemu, jaki kinezy stanowią same w sobie, poznanie ich zależności od natężenia oświetlenia w danych warunkach eksperymentalnych może mieć znaczenie dla badania zmysłu barw metodą tzw. *widma aktywności* [69] – analogicznie jak znajomość takiej zależności w przypadku foto-elazji.

Stosowana przez nas metodyka badań oparta była na wykorzystaniu dwóch urządzeń. Pierwszym z nich była pozioma rura szklana o średnicy 6 cm i długości 90 cm. Różniła się ona więc od tzw. rury VIAUDA badaczy francuskich [122, 178] brakiem otworu wejściowego w połowie jej długości. Była natomiast zbliżona do naczynia użytego do podobnych badań przez BAUERSA [11], z tym że jego naczynie było graniastosłupem o innych wymiarach (por. rys. 15). Tę samą rurę szklaną umocowaną pionowo wykorzystano również do naszych badań nad wpływem światła i innych czynników na geo-elazję.

Do badań fotokinez używano też szalek PETRIego umieszczonych poziomo w warunkach jednorodnego oświetlenia (por. rys. 14) – co było układem wzorowanym na pracy MEDIONiego [126].



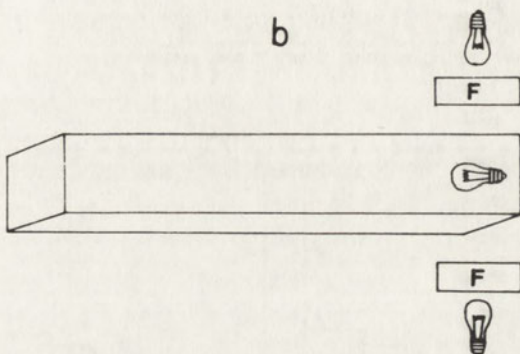
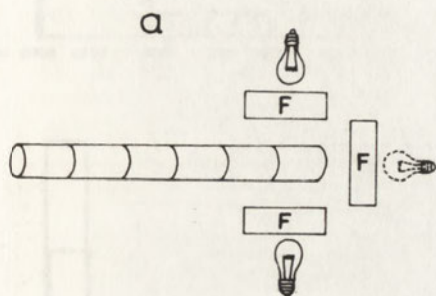
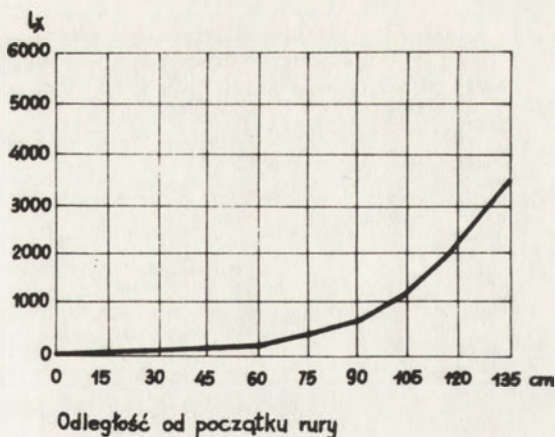
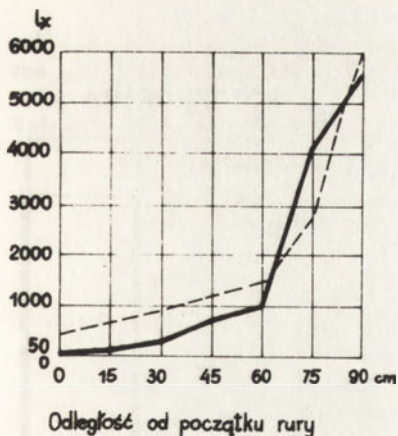
Rys. 14. Schemat urządzenia do badania indywidualnej fotokinezy w szalkach PETRIego (S); widok z boku. R – folia plastikowa rozpraszająca światło lamp, F – filtr ciepłny.

## 2. Fotopreferendum

Grupowe fotopreferendum badaliśmy u *Musca domestica* i *Protophormia terrae-novae*.

Część eksperymentów przeprowadzono według schematu zastosowanego przez BAUERSa [11] w jego doświadczeniach na *Calliphora erythrocephala* i *Musca domestica*: rura była oświetlona z boków rozproszonym białym światłem pozbawionym podczerwieni. Różnicę gradientu natężenia oświetlenia w naszym układzie i w układzie BAUERSa ilustruje wykres ciągłą linią na rys. 15 a i b.

We wszystkich tych doświadczeniach jednorazowo wpuszczano do rury 20 much, po czym co 2 min. notowano ich liczebność w poszczególnych 15-centymetrowych odcinkach rury o powierzchni  $283 \text{ cm}^2$  każdy (z wyjątkiem dwóch końcowych, większych o powierzchnie zamykające końce rury, równe  $28 \text{ cm}^2$  każda). Liczebności te sumowano w ciągu całego, 30-minutowego testu osobno dla każdego przedziału oświetlenia (czyli odcinka rury). Proporcje zaś tych sum w odniesieniu do sumy wszystkich obserwacji – tj. 20 much x 15 obserwacji (u BAUERSa było po 14 obserwacji) – obliczone ze wszystkich  $N$  doświadczeń w danej serii, przedstawiono na rys. 16.

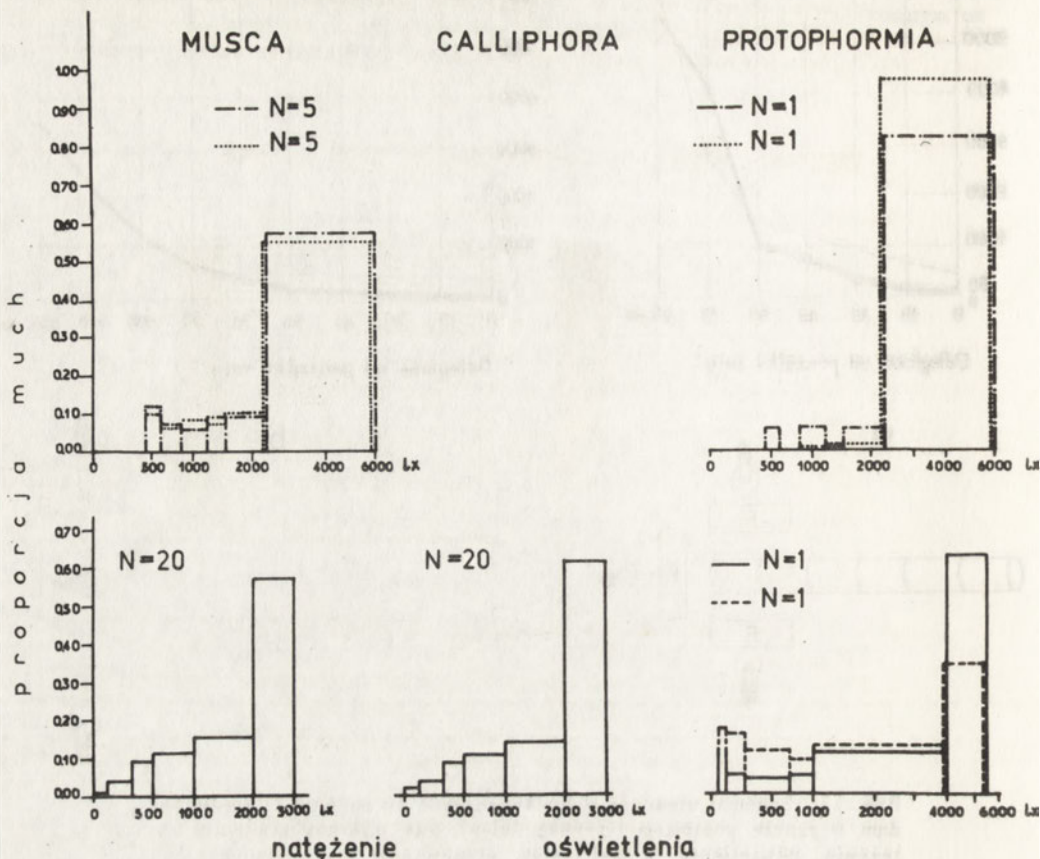


Rys. 15. Schemat urządzeń doświadczalnych do badania fotopreferendum w rzucie poziomym (rysunki dolne) oraz wykresy gradientu natężenia oświetlenia w (a) rurze stosowanej w doświadczeniach WŁASNYCH – przy oświetleniu tylko z boków (*linia ciągła*) oraz przy dodatkowym oświetleniu z końca rury (*linia przerywana*), (b) w naczyniu używanym w tym celu przez BAUERSa (11) – przy jednoczesnym oświetleniu z boków i z góry. F – filtry wodne pochłaniające promieniowanie podczerwone.

W 1 serii doświadczalnej muchy były przed rozpoczęciem doświadczenia równomiernie rozproszone w naczyniu doświadczalnym, tak jak to praktykował BAUERS. W tych warunkach mechanizmem osiągnięcia ewentualnego fotopreferendum mogły być oczywiście wyłącznie kinezy.

W 2 serii doświadczeń, prowadzonej w tych samych warunkach oświetlenia, muchy wpuszczano od ciemniejszego końca rury. Tę serię przeprowadziliśmy wyłącznie na *Protophormia*.

Pozostałe dwie serie doświadczalne przeprowadzono w warunkach oświetlenia pośrednich między czystym gradientem rozproszonego światła (jak w poprzednich seriach) a samym kierunkowym oświetleniem, bez gradientu (jak to stosuje się w czystych doświadczeniach foto-elatycznych). Tutaj do poprzedniego oświetlenia dodano nowe –



Rys. 16. Sumaryczne proporcje much obserwowanych co 2 min. w 30-minutowych doświadczeniach na fotopreferendum grupowe w równopowierzchniowych przedziałach naczyń eksperymentalnych o różnym natężeniu oświetlenia (patrz rys. 14).

Objaśnienia; diagramy dolne:

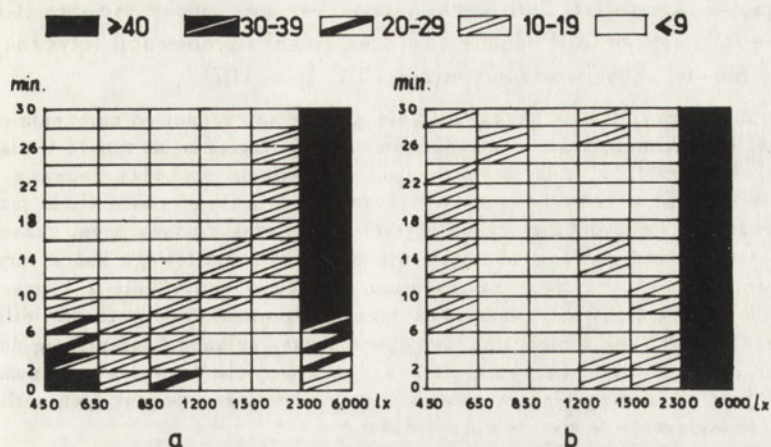
———— wyniki BAUERSA oraz WŁASNE (1 seria) w analogicznych warunkach, ---- wyniki WŁASNE w tych warunkach oświetlenia na muchach wpuszczonych do ciemnego końca (2 seria);

w y k r e s y g ó r n e : wyniki WŁASNE - - - - - z dodatkowym oświetleniem od końca rury i z muchami rozproszonymi przed doświadczeniem (3 seria), oraz ..... z muchami wpuszczonymi od ciemnego końca (4 seria).

Zaznaczono liczbę (N) doświadczeń w poszczególnych testach serii.



z końca rury, rozproszone jak i tamte. Sumaryczny gradient natężenia oświetlenia w rurze w tym przypadku przedstawiono na rys. 15a linią przerywaną. W 3 serii muchy rozpraszano przed doświadczeniem, podczas gdy w 4 serii wpuszczano je od ciemniejszego końca. Rys. 17 ilustruje dynamikę przebiegu doświadczeń 3 i 4 serii na *Musca* – w czasie.



Rys. 17. Sumy liczebności wszystkich much obserwowanych w 5 doświadczeniach grupowych (po 20 osobników) na fotopreferendum u *Musca domestica* w 2-minutowych przedziałach (rzędna), w równopowierzchniowych odcinkach rury przedstawionej na rys. 14a z dodatkowym oświetleniem z końca rury – o natężeniach oświetlenia podanych na odciętej.

- (a) 4. seria – owady wpuszczone do ciemnego końca,  
 (b) 3. seria – owady rozproszone przed doświadczeniem.

We wszystkich naszych doświadczeniach, na wszystkich badanych gatunkach – nie wyłączając serii 2 i 4 z dodatkowym oświetleniem od końca – muchy wykazywały gradient rozproszenia w rurze, a jednocześnie wyraźną preferencję obszaru jaśniejszego. To świadczy o słuszności poglądu BAUERSa, że owady te cechuje szeroki zakres preferowanych natężeń oświetlenia. Nasze wyniki potwierdziły też jego wniosek, że dolna granica przekładanej strefy (inaczej zwanej też *ekrytyczną*) jest przesunięta ku obszarowi większych natężeń oświetlenia. Należy dodać, że nasze eksperymenty były dalej idące, gdyż w jego pracy najjaśniejszy obszar pojemnika cechowało natężenie oświetlenia 3000 luksów, podczas gdy u nas – 6000 lx. Pomimo to nie zaobserwowaliśmy górnego ograniczenia strefy preferowanej. Jedynie zaś istnienie takiej granicy pozwoliłoby, jak już wiemy, na odróżnienie kinetycznego mechanizmu prowadzącego *ad praefendum* od kierowania się przez muchy *ad maximum* dzięki elazji.

Należy dodać, że BAUERS wykazał, iż głodzenie przesuwają preferendum owadów światłolubnych, w tym także i much, w stronę wyższych wartości natężenia oświetlenia — podobnie jak wyższa temperatura. Sytuacja zmienia się dopiero w ekstremalnych temperaturach. Powyżej 40°C imagines gnojki (*Eristalis*), bolimuszki (*Stomoxys*) oraz muchy tse—tse (*Glossina*) stają się fotonegatywne. Podobne odwrócenie znaku preferencji fotycznej gnojki i muchy tse—tse obserwowano poniżej 10°C [por. 187].

Stwierdzona prawidłowość grupowania się much w zależności od natężenia oświetlenia znajduje odzwierciedlenie w schodkowym obrazie diagramów na rys. 16 (linia ciągła). Jego zniekształcenia w niskich wartościach oświetlenia pochodzą zapewne z dwóch źródeł. W testach, w których muchy wpuszczano od ciemnego końca (linia przerywana i kropkowana) — mało ruchliwa część użytych much przez dłuższy czas, czasem nawet podczas trwania całego doświadczenia, nie opuszczała startowego końca rury. W doświadczeniach zaś, w których zastosowano dodatkowe oświetlenie z końca rury (na wykresach linia kropkowano—przerywana oraz kropkowana), lampy te oświetliły przeciwnie, "ciemny" jej koniec i na owej poprzecznej ścianie tworzyła się dodatkowa agregacja much. Z faktu, że wyniki serii 4 — w której oba te wpływy się sumowały — nie odbiegają w tym względzie w sposób istotny od wyników pozostałych serii, można wnosić, że agregacja ta nie była zbyt duża.

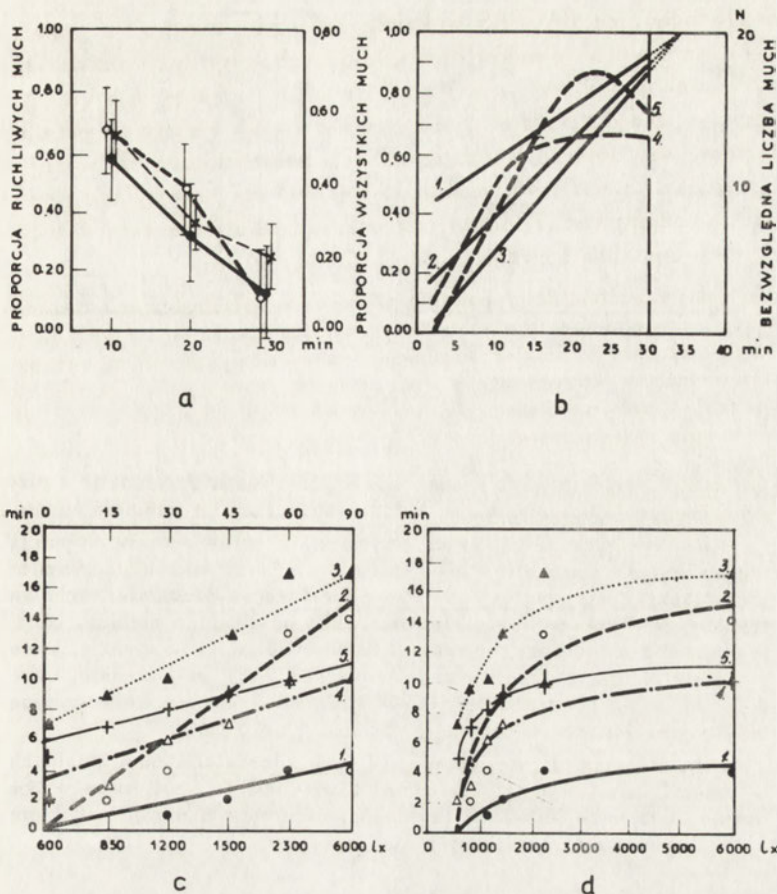
### 3. Zachowanie się indywidualnych much w gradiencie oświetlenia

Te rozważania prowadzą nas do sprawy dynamiki zachowania się osobników much w teście na fotopreferendum grupowe. Zatrzymamy się zwłaszcza na badaniach *Musca* w warunkach zbliżonych do panujących w używanym przez nas poprzednio labiryncie Y, a więc na 4 serii doświadczalnej (much wpuszczonych od ciemnego końca do rury z dodatkowym oświetleniem od jaśniejszego końca). Analiza wyników tych doświadczeń na *Musca*, które przedstawiono na rys. 18 oraz wyników analogicznych eksperymentów na *Protophormia* nasuwa następujące wnioski.

W gradiencie oświetlenia muchy przesuwają się od obszaru o niższym natężeniu oświetlenia ku obszarowi jaśniejszemu (rys. 18a).

Obserwuje się jednak międzygatunkowe różnice prędkości tego przesuwania się.

U *Protophormia* — tak w 1 teście po wpuszczeniu much od ciemnego końca rury, jak i w 1 teście po ich rozproszeniu przed doświadczeniem — 100% owadów przekroczyło granicę o natężeniu oświetlenia 2300 lx już w ciągu < 8 min., zaś kryterium przekroczenia 1200 lx przez  $N \geq 12$  owadów stwierdzono w czasie < 2 min. U *Musca* natomiast

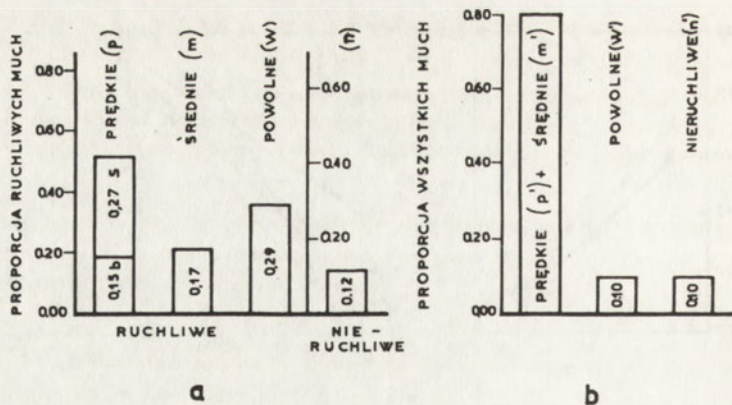


Rys. 18. Dynamika zachowania się much w czasie 4. serii grupowego, 30-minutowego doświadczenia na fotopreferendum, tj. w rurze oświetlonej z boków i jaśniejszego końca; 20 much wpuszczono od ciemnego końca rury.

a) Proporcja nowych much przekraczających granicę 2300 lx po 10, 20 i 30 min. doświadczenia (*linia ciągła*) w porównaniu z proporcją much dokonujących w tych etapach wyboru w labiryncie Y — *linia przerywana* (*Musca* — gruba, *Calliphora* — cienka); pionowymi odcinkami zaznaczono błąd standardowy proporcji.

b) Proporcja much znajdujących się w jasnej części rury o natężeniu oświetlenia niemniejszym od 2300 lx w kolejnych etapach trwania doświadczenia. Każda linia — inne doświadczenie (podano numer); liniami kropkowanymi przedstawiono odcinki ekstrapolowane.

c, d) Czas osiągnięcia kolejnych przedziałów oświetlenia przez 50% much w różnych doświadczeniach (podano numery). Na wykresie c skala odciętej zgodna z równymi odcinkami rury, na d — liniowo proporcjonalna do wartości natężeń oświetlenia.



Rys. 19. Diagram proporcji much domowych (*Musca domestica*) o różnych cechach kinetyki reakcji w doświadczeniach na fotopreferendum.

a) W doświadczeniu 4. typu, grupowym: z prawej strony proporcja osobników  $n$ , nieruchliwych – które w ciągu 10 min. eksperymentu nie przeszły poza granicę 600 lx; po lewej muchy pozostałe, ruchliwe (uznane za 100%) – wśród nich osobniki:  $b$  – bardzo prędkie, które w ciągu 2 min. osiągnęły przedział 2300–6000 lx,  $s$  – szybkie, które w czasie 2 min. osiągnęły przedział 850–2300 lx,  $m$  – średnie, które w 2 min. osiągnęły przedział 600–850 lx,  $w$  – powolne, które granicę 600 lx przekroczyły w czasie ( $t$ ) 2 min.  $< t \leq 10$  min.

b) Udział much  $p'$  i  $m'$ , które w 10 doświadczeniach indywidualnych w ciągu 2 min. osiągnęły przedział 2300–6000 lx,  $w'$ , które w tym czasie osiągnęły 850–2300 lx (a koniec rury po 6 min.),  $n'$ , które przez 10 min. nie przekroczyły 600 lx.

w przypadku wpuszczenia owadów od ciemniejszego końca  $N \geq 12$  osobników przekroczyło granicę 1200 lx w średnim czasie  $8,8 \pm 6,0$  min. (przedział ufności podano dla  $p < 0,05$ ). Po uprzednim rozproszeniu czas ten wynosił tylko  $2,4 \pm 1,8$  min.

Przedstawione tu wyniki testów grupowych z powodu sposobu zapisywania reakcji owadów nie mogą oczywiście udzielić odpowiedzi na pytanie dotyczące średnich prędkości ruchu postępowego (czyli ortokinetycznego) osobników użytych w doświadczeniach.

\*

Dla uzyskania informacji o indywidualnym zachowaniu się much w gradiencie oświetlenia przeprowadziliśmy osobne testy na fotopreferendum indywidualne. Polegały one na 10-minutowych obserwacjach osobników wpuszczonych od ciemniejszego końca do poziomej rury z gradientem oświetlenia wywołanym przez oświetlenie boczne i od jaśniejszego końca (por. rys. 14a). Potwierdziły one wyniki z testów grupowych.

Osobniki *Protophormia* szły w rurze ku jej jaśniejszemu końcowi prędzej od *Musca*.

W 2 testach indywidualnych *Protophormia* osiągała jaśniejszy koniec rury średnio w ciągu 24 sek., tzn. z prędkością  $v = 3,7$  cm/sek. Natomiast średni czas dojścia do końca 9 osobników *Musca* wyniósł  $83 \pm 242$  sek. (dla  $p < 0,05$ ), czyli prędkość ich wynosiła  $v = 1,2$  cm/sek.

Dalsza analiza wyników grupowych wykazała, że między różnymi populacjami tego samego gatunku (*Musca domestica*) prędkość przesuwania się owadów ku fotopreferendum także jest różna.

Z porównania wykresów na rys. 18c oraz d widać natomiast, że prędkość ta jest stała w czasie. Osiąganie kolejnych odcinków rury o jednakowej długości przez 50% wpuszczonych do niej jednocześnie owadów jest bowiem liniową funkcją czasu (zob. górną skalę na odciętej rys. 18c). Prędkość ta jest też niezależna od natężenia oświetlenia. Gdyby zależała od niego wprost proporcjonalnie, na rys. 18d mielibyśmy wykresy opadające z lewa w prawo; gdyby zależność ta była odwrotnie proporcjonalna – wykresy te miałyby tendencję rosnącą.

#### 4. Nawiązanie do zachowania się much w labiryncie

Zwróćmy teraz uwagę na to, że linie proste na rys. 18c różnią się między sobą. Jest to graficznym obrazem faktu, że w obrębie jednego gatunku istnieje duży rozrzut średnich prędkości przesuwania się much ku jaśniejszemu obszarowi, podobnie jak w obrębie poszczególnych testowych grup. (Zachowanie się bowiem 9 much domowych obserwowanych w rurze w testach indywidualnych można w dużym przybliżeniu uważać za równoważne zachowaniu się osobników w grupie tyłuż much). Rozrzut ten zresztą nie zmienia się w czasie trwania doświadczenia, jak o tym mówi porównanie odchyłeń standardowych proporcji much przekraczających granicę natężenia oświetlenia 2300 lx po 10, 20 i 30 minutach eksperymentu (rys. 18a).

Dodajmy od razu, iż proporcje te możemy uznać za kryterium aktywności fotopreferencyjnej badanych owadów. Wykazują one bowiem zastanawiającą zbieżność z innymi proporcjami, przedstawionymi na rys. 19a, a obliczonymi na podstawie innych kryteriów ruchliwości – z tego samego materiału doświadczalnego na *Musca*.

Bardzo pouczające okazuje się porównanie tych proporcji z innymi otrzymanymi na tymże gatunku much w labiryncie Y. Chodzi tu o proporcje liczebności much przekraczających miejsce wyboru w labiryncie w ciągu pierwszych, drugich i trzecich 10–ciu minut doświadczenia na preferencję natężeń światła.

Proporcje te, przedstawione na rys. 18a grubą, przerywaną linią, nie różnią się istotnie od proporcji much przekraczających w tym czasie granicę 2300 lx w rurze. To nas uprawnia do traktowania 4. serii doświadczeń grupowych na fotopreferendum jako modelu sytuacji w naszych doświadczeniach grupowych w labiryncie Y.

(Nie ma powodu sądzić, że ten sąd nie jest odwracalny. W takim zaś razie porównanie o b u przerywanych linii na rys. 18a pozwala nam stwierdzić, że ruchliwość *Calliphora erythrocephala* nie różni się istotnie od ruchliwości *Musca domestica* — przeciwnie niż *Protophormia terrae-novae*, o czym była mowa wyżej).

Z porównania rys. 19a z wynikami otrzymanymi w labiryncie Y (gruba przerywana linia na rys. 18a) można wysnuć przypuszczenie, że spontanicznego wyboru światła w tym labiryncie w 8 etapie 10-minutowym dokonują muchy "prędkie" (*p*), na które składają się "bardzo prędkie" (*b*) i "szybkie" (*s*). W II 10-minutowym etapie wybierają muchy "średnie" (*m*) i być może częściowo "powolne" (typu *w*). Wreszcie w III etapie 10-minutowym do ramion labiryntu wchodzi reszta much typu *w*. W ten sposób w ciągu 30-minutowego nieprzerwanego doświadczenia w labiryncie Y wyboru dokonują muchy, które nazwaliśmy "ruchliwymi"; muchy "nieruchliwe" zaś pozostają w przedślonku labiryntu.

## 5. Behawioralny mechanizm osiągnięcia fotopreferendum i przebywania w nim

Porównanie typów much wyodrębnionych na drodze statystycznej w doświadczeniach grupowych na fotopreferendum według ich ruchliwości z konkretnymi muchami obserwowanymi w testach na fotopreferendum indywidualne nie jest łatwe. Nie obserwowaliśmy bowiem (z powodu trudności technicznych) zachowania się osobników w testach grupowych. W przeciwieństwie zaś do analizowanych wyżej danych (z rys. 18a i 19a) — diagramy na rys. 19a oraz b różnią się znacznie.

Można jedynie stwierdzić, że u much wyodrębnionych w testach indywidualnych jako "ruchliwe" — tj. tych, które w ciągu 10 min. przekroczyły granicę o natężeniu oświetlenia 600 lx — po 10 min. na końcu rury w obszarze  $\geq 2300$  lx było 44%. Ta wartość jest zaś dobrze porównywalna z 56% much, które w teście grupowym znalazły się w tym czasie w obszarze oświetlenia  $\geq 2300$  lx albo z tymi, które w ciągu 10 min. dokonały wyboru w labiryncie. Mogą to więc być muchy "homologiczne".

Nie da się zresztą wykluczyć możliwości, że diagram na rys. 19b, powstały zsumowaniem reakcji 10 much o dziesięciu różnych reakcjach indywidualnych w jednej z możliwych sytuacji doświadczalnych w teście grupowym — taką mianowicie, gdzie równocześnie biegnie 10 takich much, jakie złożyły się na średnią przedstawioną na rys. 19a. W jednym ze składających się na tę średnią testów były bowiem zupełnie podobne proporcje: 0,45 much typu *b*, 0,25 typu *s*, 0,15 typu *m*, (a więc w sumie 0,85 much  $p=b+s$  oraz typu *m*); dalej zaś było 0,00 much typu *w* i 0,15 typu *n*.

Rysunek 18c sugerował stały powolny ruch much od ciemniejszego końca rury ku jaśniejszemu. Obraz to jednak sumaryczny i zachowanie się poszczególnych osobników jest zupełnie inne.

Łatwo to zilustrować w następujący sposób. Oto średni czas osiągnięcia ostatniego przedziału rury o natężeniu oświetlenia 600–2300 lx przez co najmniej 10 much w 5 grupowych testach na *Musca* wyniósł 11,2 min. W 9 testach indywidualnych zaś, ten sam czas jak wiemy wyniósł tylko 83 sek. czyli 1 min. 23 sek. Źródło tej rozbieżności jest wszakże oczywiste: w pierwszym przypadku – przy operowaniu 2-minutowymi przedziałami czasu – uwzględnialiśmy te sytuacje, gdy w danym przedziale czasowym owe 10 much jednocześnie znajdowało się poza linią graniczną; w przypadku zaś badań indywidualnych mierzono stoperem przebiegi osobników. Trzeba zresztą podkreślić, że w testach grupowych błędy oszacowania czasu przebiegu much przez rurę wynikały nie tylko z owych 2-minutowych przedziałów czasu protokołowania. Miały one drugie źródło.

Przebieg much w rurze podczas doświadczeń na fotopreferendum nie jest stale jednokierunkowy: owady te niekiedy się cofają, po czym znów zmieniają kierunek – wykazują więc reakcje, które BAUERS [11] nazywał różnicowymi "ze zwrotem". Ujawnia się to nawet w doświadczeniach grupowych. Na rys. 18b widać, że liczba much znajdujących się w obszarze rury doświadczalnej o natężeniu oświetlenia  $> 2300$  lx na końcu doświadczenia była w przypadku testów 4 i 5 mniejsza niż poprzednio. Ekstrapolowanie więc czasu, w którym wszystkie z wpuszczonych do rury osobników osiągną jej najjaśniejszy koniec – co przedstawiono na tym rysunku liniami kropkowanymi – jest bardzo niepewne.

Tę obserwację potwierdziło niezbitcie 10 doświadczeń indywidualnych na *Musca*, do których już się odwoływaliśmy. Oto bowiem z 90% osobników, które w ciągu 6 min. osiągnęły przedział rury o natężeniu oświetlenia  $\geq 2300$  lx – w 10-tej minucie trwania eksperymentu pozostało ich tam już tylko 40% (a które w odróżnieniu od frakcji much z testów grupowych zaliczymy do typów kreskowanych:  $p'$  wraz z  $m'$ ). W tym czasie 10% much nadal w ogóle nie wystartowało – nazwijmy je "nieruchliwymi" typu  $n'$ . Pozostałe zaś 50% much – z typów "prędkich",  $p'$  i "średnich",  $m'$  – cofnęło się z jasnego końca.

Oprócz reakcji różnicowych ze zwrotem, to jest takich, w których owad dokonuje obrotu wokół swej pionowej osi o kąt zawarty w granicach  $90^\circ < \alpha < 270^\circ$ , wzorem BAUERSa wyróżniliśmy też reakcję różnicową "bez zwrotu". W tych ostatnich  $\alpha \leq 90^\circ$ . Od analizy tych reakcji oraz postojów obserwowanych również w indywidualnych eksperymentach nad fotopreferendum rozpoczniemy dalszą analizę zachowania się much – tym razem mającą na względzie mechanizm behawioralny jego osiągnięcia oraz pozostawania w nim.

Postoje much można uważać za zredukowanie do zera ortokinezy. Z reakcjami różnicowymi, jak się przekonamy, sprawa jest bardziej złożona.

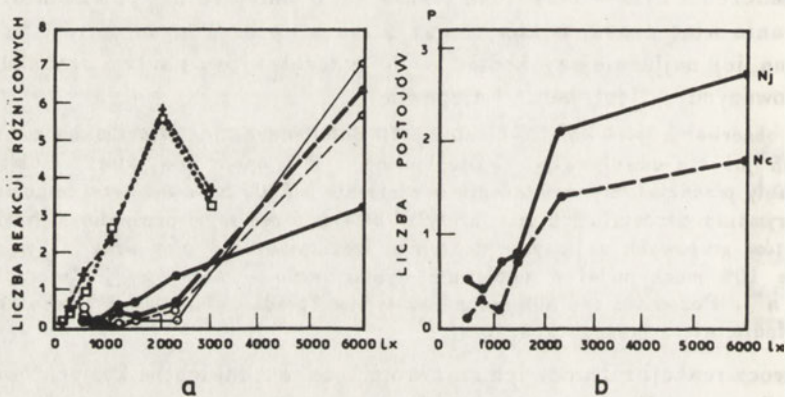
Reakcje różnicowe są, jak się wydaje, zjawiskami heterogennymi.

Część z nich może być przejawem klinokinezy. Nie jesteśmy w stanie określić procentowego udziału tej frakcji we wszystkich reakcjach różnicowych. Możemy tylko stwierdzić, stanowią one stosunkowo mały procent. Tezę tę uzasadnimy dostarczając dowodu, że większość z nich ma inny charakter.

Reakcje różnicowe, które nie są przypadkami klinokinezy mogą być jedynie przejawami wielofazowości fototaksji – a więc polegać na rewersji i re-rewersji znaku taksji. *Tertium non datur.*

Gdyby co najmniej większość z nich była reakcjami klinokinetycznymi, powinny one wykazywać te same zależności od czynników zewnętrznych, co klinokineza badana w inny sposób. Należy tego szczególnie oczekiwać w stosunku do natężenia oświetlenia. Otóż oczekiwanie to zawodzi.

W dotychczas omawianych eksperymentach serii 4 – prowadzonych w gradiencie oświetlenia z dodatkowym kierunkowym światłem biegnącym wzdłuż osi rury – częstości reakcji różnicowych rosną wraz ze wzrostem natężenia oświetlenia, co ilustruje rys. 20a oraz górny wykres na rys. 23. Z rys. 20a widać zresztą, iż zależność ta przejawia się jednakowo w przypadku reakcji różnicowych ze zwrotem, jak i bez zwrotu.



Rys. 20. a) Zależność średniej częstości reakcji różnicowych w ciągu 10 min. testu na fotopreferendum indywidualne od natężenia oświetlenia: z BAUERSa /11/ +----+ u *Calliphora* prowadzące do powrotu do jasnego, □.....□ podobne u *Musca*;

WŁASNE, u *Musca* reakcje ze zwrotem ○—○ prowadzące do jasnego, ○---○ prowadzące do ciemnego; reakcje bez zwrotu ○—○ prowadzące do jasnego i ○---○ do ciemnego.

b) Zależności średniej częstości postojów w ciągu 10 min. testu własnego na preferendum indywidualne u *Musca* od natężenia oświetlenia: ●—●, po których nastąpił ruch ku jasnemu; ●---●, po których owady szły do ciemnego obszaru rury.



Zupełnie inna jest zależność czystej klinotaksji od natężenia oświetlenia. Badaliśmy ją w specjalnych testach – w warunkach oświetlenia pozbawionego gradientu; (zostaną one szczegółowo omówione niżej). Ilość reakcji klinokinetycznych na jednostkę czasu okazała się bowiem odwrotnie proporcjonalna od natężenia oświetlenia, co widać na rys. 21a, b oraz na dolnym wykresie (linią ciągłą) na rys. 23.

Drugą, pośrednią wskazówkę, że reakcje różnicowe w gradiencie oświetlenia nie są przejawami klinokinezy, zyskujemy z porównania ich korelacji z częstością postojów wykazywanych przez te muchy w tych samych doświadczeniach.

W świetle bez gradientu brak jest jakiejkolwiek korelacji pomiędzy częstością reakcji klinokinetycznej a częstością postojów much (zob. rys. 21a, b, e). Natomiast w doświadczeniach serii 4 w oświetleniu z gradientem istnieje taka korelacja na poziomie  $\alpha < 0,02$  (rys. 20a, b).

Omówiona odmiennosc reakcji różnicowych od klinokinezy każe nam więc przyjąć, że – co najmniej przeważająca ich większość – jest przejawem wielofazowości fototaksji. Drugi wniosek, jaki można wyciągnąć z diskutowanych wyników głosi, że wielofazowość ta ujawnia się w gradiencie oświetlenia.

Na rys. 20a rzuca się w oczy wyraźna rozbieżność pomiędzy naszymi wynikami a wynikami BAUERSA [11]. Wykresy częstości reakcji różnicowych w zależności od natężenia oświetlenia opracowane w oparciu o nasze wyniki nie wykazują maksimum w obszarze ok. 1500 lx, które obserwował ten autor. Różnica ta mogła wynikać z odmienności oświetleń. W naszych testach indywidualnych na fotopreferendum oprócz światła bocznych zastosowano również, jak zaznaczono, oświetlenie z końca jaśniejszego rury. Ta okoliczność musiała niewątpliwie wzmocnić w zachowaniu się much udział elementu foto-elatycznego w porównaniu z klinokinetycznym. W testach BAUERSA zaś, jak można przypuszczać – w natężeniach oświetlenia powyżej 1500 lx wzięły górę zwroty o charakterze klinokinetycznym. Przemawia za tym odwrotna proporcjonalność reakcji różnicowych w tym obszarze względem natężenia oświetlenia.

Należy stwierdzić, że przedstawiona na rys. 20a częstość występowania reakcji różnicowych – a więc, jak wykazaliśmy, przeważnie zmian znaku fototaksji – nie musi być interpretowana w ten sposób, jakoby ich wględna częstość była wprost proporcjonalna do natężenia oświetlenia. Wykres przedstawia bowiem liczby bezwzględne. Pamiętać zaś trzeba, że muchy przebywały głównie w jaśniejszym obszarze rury, jak to obrazuje rys. 17.

Inna rozbieżność jego i naszych wyników ma charakter tylko ilościowy, a nie jakościowy, jak powyższa. Ilustruje ją tabela 1, przedstawiająca procenty obu typów reakcji różnicowych w badaniach BAUERSA i naszych na *Musca domestica*.

Ujawniające się tu rozbieżności mogą częściowo wynikać po prostu z innej kwalifikacji wielkości zwrotu reakcji różnicowych. Pozostałe mogą być wynikiem różnicy np. lunacji albo ciśnienia atmosferycznego, których na podstawie danych z pracy BAUERSA [11] nie można ustalić. (Inne warunki meteorologiczne obu serii doświadczalnych były bardzo podobne).

Tabela 1

| Bieg w kierunku          |                 |                                  |                          |                 |                                  | Uwagi:<br>AUTOR;<br>użyte<br>światła          |
|--------------------------|-----------------|----------------------------------|--------------------------|-----------------|----------------------------------|---|
| C I E M N Y M            |                 |                                  | J A S N Y M              |                 |                                  |   |
| % z reakcją<br>różnicową |                 | %<br>b e z<br>reakcji<br>różnic. | % z reakcją<br>różnicową |                 | %<br>b e z<br>reakcji<br>różnic. |   |
| z e<br>zwrotem           | b e z<br>zwrotu |                                  | z e<br>zwrotem           | b e z<br>zwrotu |                                  |   |
| 40,8                     | 36,2            | 23,0                             | 30,2                     | 38,2            | 31,6                             | WŁASNE;<br>światła<br>z boku<br>i<br>z przodu |
| 2,9                      | 3,6             | 93,5                             | 80,6                     | 10,3            | 9,1                              | BAUERSa;<br>światła<br>z boku                 |

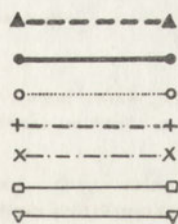
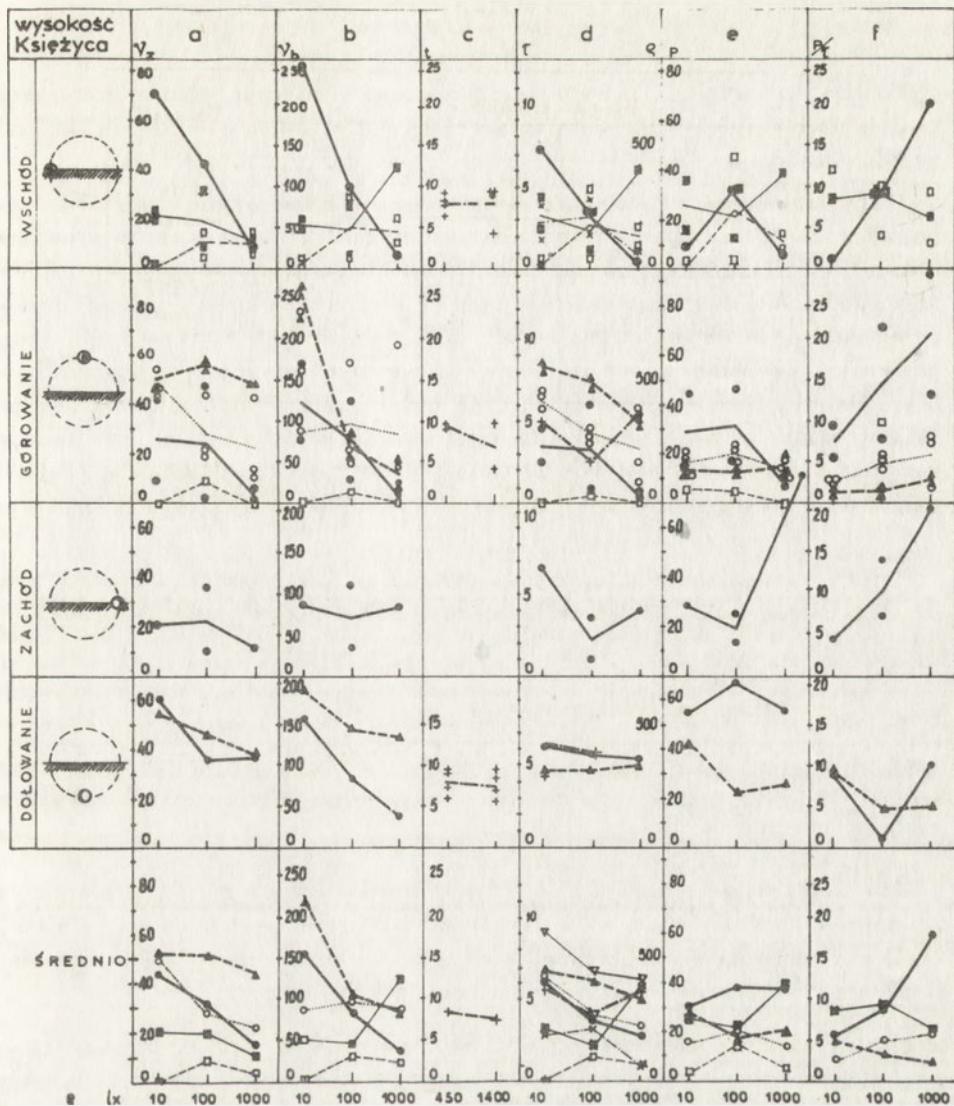
Z omówionych dotychczas doświadczeń wynika, że w gradiencie natężenia oświetlenia muchy kierują się do obszaru jaśniejszego przerywanym postojami ruchem o kierunku zmiennym, z reakcjami różnicowymi. Ruch ten ma zapewne częściowo charakter ortokinezy, częściowo zaś – gdy owady widzą obszary jaśniejsze – foto-elazji dodatkowo. Reakcje zaś różnicowe w niewielkim prawdopodobnie stopniu mają charakter klinokinezy. W przeważnej wszakże mierze, zwłaszcza w warunkach gdy z gradientem natężenia oświetlenia współdziała zgodny z nim kierunkowy strumień światła, reakcje te polegają na zmianach znaku fototaksji.

W tej sytuacji pobyt w preferowanej strefie fotycznej zapewnia muchom fototaksja, która w niższych natężeniach oświetlenia prowadzi je z powrotem do obszaru jaśniejszego. Zbadanie udziału klinokinezy w utrzymywaniu się much w fotopreferendum było zadaniem dalszych eksperymentów, do których omówienia przechodzimy niżej.

Rys. 21. Różne aspekty fotokinezy u much w zależności od gatunków, metod badawczych, wysokości Księżyca (górne 4 rzędy wykresów) i prężności pary wodnej w powietrzu. Dolny rząd – średnie wyników lub powtórzenie danych z górnych rzędów.

Odcięta: wartości natężenia oświetlenia.

Rzędne:  $\nu_z$ , reakcje klinokinetyczne ze zmianą kierunku;  $\nu_b$ , reakcje klinokinetyczne bez zmiany kierunku;  $t$ , czas w ruchu na tacy;  $r$ , czas w ruchu w rurze poziomej;  $\rho$ , liczba reakcji kinetycznych obserwowanych w szalkach;  $p$ , liczba postojów; wskaźnik  $P/t$ .



*Musca domestica* ♀♀, prężność pary ok. 15,7 mb,  
*Musca domestica* ♀♀, prężność pary ok. 12,0 mb,  
*Musca domestica* ♂♂, prężność pary ok. 12,0 mb,  
*Musca domestica*, doświadczenia na tacy i w szalkach  
*Calliphora erythrocephala*, doświadczenia w szalkach,  
*Calliphora erythrocephala*, pozostałe doświadczenia,  
*Drosophila melanogaster*, (wartości  $16x^2$  obliczone z danych  $x$  z fig. 2 z 1964 r. z pracy MĒDIONIEgo [125]) doświadczenia w szalkach.

## 6. Klinokineza

BAUERS twierdził [11], że reakcje różnicowe występują tylko w warunkach gradientu oświetlenia i przy równomiernym oświetleniu (np. o natężeniu 2300 lx) zupełnie zanikają.

Jest to sprzeczne z codziennymi obserwacjami zachowania się much. Wiadomo przecież, że chodząc po podłożu często zmieniają one kierunek ruchu — pomimo stosunkowo jednorodnego oświetlenia. Właśnie też dla wyjaśnienia tej rozbieżności podjęliśmy systematyczne eksperymenty dotyczące kinez u postaci doskonałej much. Nie ulega bowiem wątpliwości, że reakcje różnicowe w polu rozproszonym oświetlenia, bez gradientu, są nie czym innym jak reakcjami klinokinetycznymi. Brak zaś było dotychczas badań kinez u interesujących nas gatunków much. Poza dość obfitym piśmiennictwem dotyczącym larw owadów oraz *imagines* owadów powolnie poruszających się po ziemi [zob. 84, 116] nawiązanie do naszego problemu ma jedynie komunikat MÉDIONIEGO [126] z jego doświadczeń na wywilżni owocowej.

Wstępne doświadczenia przeprowadziliśmy w nie kontrolowanych, zmiennych parametrach klimatycznych, geograficznych i in. nad indywidualną fotokinezą muchy domowej. Zastosowaliśmy metodę podobną do opisanej przez NIELSENA [134]. Adaptowany do światła obserwowany osobnik muchy znajdował się na tacy przykrytej szybą. Taca była z góry równomiernie oświetlona rozproszonym światłem, które przechodziło przez wodny filtr cieplny. Układ doświadczalny był podobny do przedstawionego na rys. 15 — przy czym taca zajmowała miejsce szalek. Podczas 10-minutowych eksperymentów przy natężeniu oświetlenia 450 lub 1400 lx muchy wykonywały średnio  $85,0 \pm 95,0$  skrętów ( $p < 0,05$ ) (różnice były nieistotne statystycznie — zapewne z powodu zmienności pozostałych warunków).

Ten wniosek, że muchy domowe wykazują reakcje klinokinetyczne w równomiernym oświetleniu, obalający twierdzenie BAUERSA, potwierdziły dalsze nasze doświadczenia. Rozszerzyły one zarazem nasze wiadomości o fotokinezach.

Drugą serią badań przeprowadziliśmy w układzie podobnym do tego, w jakim badano fotopreferendum. Była to zamknięta z obu końców szklana rura, oświetlona z boków umieszczonymi równoległe do niej świetlówkami (tzw. "day-light") zaekranowanymi plastikowymi filtrami rozpraszającymi światło. Do rury tej wpuszczano adaptowane do światła osobniki much, które następnie obserwowano w ciągu 10 minut. Mierzono stoperem czas ( $\tau$ ), który mucha spędzała w ruchu lokomotorycznym oraz zliczano reakcje kinetyczne.

Dla symetrii z testami na fotopreferendum rozróżniliśmy w klinokinezie reakcje "ze zmianą kierunku" ( $\nu_z$ ) oraz "bez zmiany kierunku" ( $\nu_b$ ), a nadto wyodrębniliśmy postoje ( $p$ ).

Ponieważ nie dysponowaliśmy kamerą doświadczalną o regulowanych warunkach klimatycznych, nie można było przeprowadzić planowej serii eksperymentów z odpowiednio dobranymi warunkami według tzw. kwadratu grecko-łacińskiego [139c]. Otrzymane wyniki są więc różnie udokumentowane w różnych kombinacjach warunków. W przypadku

tej grupy doświadczeń warunkami były: gatunek owadów, ich wiek, płeć, temperatura, wilgotność i ciśnienie atmosferyczne, wiek Księżyca (a zatem jego położenie na niebie i lunacja – zob. Przypis III) i oczywiście – stanowiące główny przedmiot naszego zainteresowania, regulowane – oświetlenie. W tych badaniach wilgotność względną powietrza mierzono w większości przypadków psychrometrem aspiracyjnym ASSMANNA; tylko początkowo używano higrometru wielowłosowego.

W tej sytuacji analizę wariancji [139c] trzeba było prowadzić osobno dla każdej grupy testów, co w efekcie uniemożliwiło oczywiście analizę interakcji wyższego rzędu. Niemniej przedstawione na rys. 21 wyniki pozwalają na wyciągnięcie następujących wniosków dotyczących reakcji klinokinetycznych u much obserwowanych indywidualnie. (Podajemy zawsze najwyższy z otrzymanych w różnych kombinacjach doświadczalnych warunków poziom istotności odpowiednich zależności.)

Najwięcej informacji otrzymaliśmy na *Musca domestica*.

Przede wszystkim trzeba uczynić uwagę dotyczącą samej istoty reakcji klinokinetycznej. Jak widać z definicji podanej na początku, w rozdz. I §1, pojęcie klinokinezy jest wieloznaczne. Może ono bowiem dotyczyć zależności od natężenia zewnętrznego bodźca–czynnika takich aspektów zmian kierunku ruchu postępowego osobnika, jak 1° prędkości kątowej zwrotów, 2° wielkości kąta zwrotów lub 3° częstości tych zmian. Zależności te u danego gatunku mogą obejmować jeden z tych elementów, niektóre z nich lub wszystkie. Przymuszalnie brak odpowiedniego podziału klasyfikacyjnego klinokinezy jest właśnie winą tej różnorodności.

Stosowane w naszych pracach metody badawcze nie pozwalają niestety na ocenę zmian prędkości kątowej zwrotów. Czyniono to zresztą dotychczas tylko w odniesieniu do powolnie poruszających się bezkręgowców [por. 84]. Inaczej jednak jest ze zmianą wielkości kąta obrotu.

We wszystkich doświadczeniach stwierdziliśmy, że reakcji klinokinetycznych ze zmianą kierunku jest trzykrotnie mniej niż reakcji bez zmiany kierunku. Pozwala to wykazać brak istotnych biologicznych podstaw do realnego rozróżniania pomiędzy zwrotami klinokinetycznymi bez i ze zmianą kierunku ruchu.

Zauważmy, że – zgodnie z podaną przez nas wcześniej definicją – reakcje bez zmiany kierunku obejmują zwroty w obrębie kąta po 90° w każdą stronę od dotychczasowego kierunku ruchu owada. W przypadku zaś zwrotu ze zmianą kierunku owad musi obrócić się w stosunku do poprzedniego kierunku ruchu o kąt 91–269°. Gdyby bowiem obrócił się o 270°, byłoby to równoważne obrotowi o 90° w przeciwnym kierunku. Stosunek zaś kątów 269° : 90° ≈ 3. Wynik ten – w porównaniu z obserwowaną częstością dokonywania tych zwrotów – pozwala na wyciągnięcie wniosku, że prawdopodobieństwo dokonania klinokinetycznego zwrotu o dany kąt jest odwrotnie proporcjonalne do wielkości tego kąta. Same zaś zwroty mają zupełnie ten sam charakter etologiczny.

Stały stosunek liczbowy reakcji klinokinetycznych ze zmianą kierunku do zwrotów bez zmiany kierunku nie zależy od warunków doświadczalnych (tj. wilgotności względnej lub natężenia oświetlenia) jest dowodem na to,

że u badanych gatunków much klinokineza nie polega na zależności kąta zwrotów od natężenia bodźca.

Dalsza zatem analiza dotyczy poszukiwania zależności częstości zmian kierunku ruchu lokomotorycznego much po podłożu od bodźców. W tym też wąskim znaczeniu będziemy dalej używali terminu klinokineza.

Oto uzyskane przez nas rezultaty doświadczeń.

W stałych warunkach częstość reakcji klinokinetycznych u muchy domowej przejawia bardzo istotną (na poziomie do  $p < 0,005$ ) zależność od natężenia oświetlenia. Na ogół ich częstość maleje ze wzrostem natężenia oświetlenia. Jednakże na tę zależność wpływają również inne czynniki. Oto częstość zwrotów klinokinetycznych zależy również od płci much ( $p < 0,05$ ), przy czym zaznacza się interakcja wpływu światła i płci ( $p < 0,05$ ). Bardzo istotny jest tu również wpływ wysokości Księżyca ( $p < 0,005$ ); zaznacza się też interakcja oddziaływania natężenia oświetlenia i Księżyca ( $p < 0,005$ ).

Obserwowany związek częstości zwrotów klinokinetycznych z prężnością pary wodnej w powietrzu nie jest istotny statystycznie ( $p < 0,10$ ). Należy zaś pamiętać, że ten wskaźnik ma charakter syntetyczny. Jest on bowiem funkcją ciśnienia atmosferycznego, temperatury powietrza i wilgotności względnej. Wiadomo przy tym, że jest to ważny czynnik ekologiczny (por. 160), wpływający na aktywność organizmów zwierzęcych, a w tym na klinokinezę wielu gatunków [41, 84].

Reakcje klinokinetyczne u muchy domowej (*Musca domestica*) i plujek - *Calliphora erythrocephala* oraz *Protophormia terrae-novae* - wykazują różnice gatunkowe ( $p < 0,05$ ). Przy tym u *Calliphoridae*, gdy wiek much był różny - nie widać zależności od czynników fotycznych, klimatycznych i lunnarnych. Być może, iż u nich właśnie wiek much wyznacza przede wszystkim poziom reakcji klinokinetycznej - prawdopodobnie poprzez interakcję z foto- lub higrokinezą [141]. Taką tezę pośrednio podtrzymuje wykazana [148] zależność wrażliwości chemoreceptorów muchy *Protophormia* od jej wieku. Wydaje się natomiast, że u *Musca* klinokineza ma w większym stopniu charakter fotokinezy.

Widzimy zatem, że u wszystkich badanych gatunków *Diptera* klinokineza jest czułym detektorem wielu różnych czynników - reagując zarówno na warunki zewnętrzne i stan fizjologiczny samych owadów, jak i na zmiany tych czynników.

Należy też przypomnieć, że omawiane tutaj reakcje klinokinetyczne są istotnie odmienne od tzw. reakcji różnicowych obserwowanych w testach indywidualnych w gradiencie oświetlenia (tj. dotyczących fotopreferendum), a które uznaliśmy za przejaw wielofazowości foto-tropotaksji. Tamte reakcje różnicowe wykazywały istotną korelację z postojami - po których owady podejmowały z powrotem ruch w pierwotnym kierunku.

U muchy domowej (*Musca domestica*) nie stwierdziliśmy korelacji częstości reakcji klinokinetycznych z częstością postojów. Z tego powodu uważamy za słuszne traktować postoje za przejaw z kategorii aktów ortokinetycznych. Dlatego też omówimy je razem z nimi.

Nie podważa tego poglądu fakt, że bardzo istotna ( $\alpha = 0,001$ ) korelacja między klinokinezą a postojami istnieje u plujek, *Calliphora* i *Protophormia*. Różne bowiem akty zachowania się mogą być ze sobą skorelowane, natomiast te same reakcje (gdyby postoje były tylko odmianą klinokinezy, jej postacią graniczną: kątem obrotu równy zeru) nie mogą wykazywać rozbieżności wykraczających poza granicę prawdopodobieństwa!

## 7. "Czysta" ortokineza

Ortokineza stanowi pojęcie niejednoznaczne, podobnie jak klinokineza. Zmiany ruchu lokomotorycznego, które obejmujemy tym mianem mogą bowiem dotyczyć albo 1° czasu spędzanego przez osobnika w ruchu, albo 2° jego prędkości liniowej, bądź też obu tych parametrów razem.

Ortokineza jest bodajże jeszcze czulszym wskaźnikiem behawioralnym od klinokinezy, choć i jej wykorzystywanie utrudnia duża różnorodność charakteru reakcji w zależności od gatunku owadów. Jej zaś poziom zależy od warunków środowiskowych i fizjologicznych [187].

W szczególności, interesujący nas tutaj związek ortokinezy ze światłem przybiera różne formy.

Ruchliwość może rosnąć wraz z natężeniem światła, jak u larw muchówek [99]. Z drugiej znów strony ortokineza motyla, rusałki żałobnika (*Vanessa antiopa*) nie zależy od oświetlenia w granicach natężeń od poniżej 1 lx do 5000 lx [72].

MOORE i COLE [133] stwierdzili wprost proporcjonalną zależność prędkości ruchu japońskiego żuka, *Popillia japonica* od logarytmu natężenia światła zgodnie z prawem WEBERA-FECHNERA. Zależności takie bywają u owadów związane również z długością fali monochromatycznego światła [66, 70, 115, 119].

Tam, gdzie istnieje taka wprost proporcjonalna zależność ortokinezy od natężenia oświetlenia — prowadzi ona owady do spoczynku przy niskich natężeniach oświetlenia [160, 174a, b]. Ważną rolę odgrywają przy tym przyoczka [24, por. 187]. W takiej sytuacji zrozumiała jest zależność tego zjawiska od rytmiki dobowej [127]. Podobnie jak w przypadku progowej wartości natężenia oświetlenia wywołującego taksję, próg fotokinetyczny jest najniższy u form cieniulubnych (fotofobnych) [160].

Jak zaznaczyliśmy w rozdziale wstępnym, ortokineza może również maleć ze wzrostem natężenia czynnika. Wówczas prowadzi do pozostania osobnika w warunkach optymalnych. Taki odwrotnie proporcjonalny związek foto-ortokinezy od natężenia oświetlenia wykazał MÉDIONI [126] u *imagines Drosophila melanogaster*.

Foto-ortokineza, podobnie jak foto-klinokineza zależy od różnych czynników zewnętrznych i wewnętrznych zwierzęcia. Podrażnienie, np. wstrząs mechaniczny podłoża, często wzmagają reakcję foto-ortokinetyczną [13, 40], podczas gdy u innych znów owadów — przeciwnie — zachodzi sejsmo-akineza (tzn. zahamowanie ruchu postępowego pod wpływem bodźca sejsmicznego) [187], zwykle skojarzona ze znieruchomieniem posturalnym czyli *akinezją* lub *tanatozą* [167]. Znana jest też zależność ortokinezy od wilgotności powietrza [38, por. 160, 161, 187] i temperatury [160], które mogą dawać interakcję ze światłem. Wykazano też [142] zależność fotokinezy korników *Blastophagus piniperda* L. od stopnia ich wyschnięcia. W świetle tego wydało się interesujące porównanie ortokinezy much z ich klinokinezą i reakcjami towarzyszącymi dążeniu do fotycznej strefy preferowanej w zastosowanych przez nas warunkach eksperymentalnych.

Z opisanych już **wstępnych doświadczeń** indywidualnych 10 osobników *Musca domestica* na tacy (por. rys. 21 c) można się było zorientować, że wpływ innych czynników — zmiennych i nie kontrolowanych — maskuje ewentualny wpływ fotyczny, tak że mierzony tu parametr o charakterze ortokinetycznym, średni czas osobnika w ruchu ( $t$ ) w 10-minutowym doświadczeniu nie różnił się istotnie przy natężeniu oświetlenia 450 lx od takiego czasu w oświetleniu 1400 lx. Nie widać tu również korelacji  $t$  z klinokinezą.

W dalszych eksperymentach, w lepiej kontrolowanych warunkach ujawniły się interesujące zależności.

Specjalnie poświęcone ortokinezie eksperymenty **drugiej serii** wzorowaliśmy na pracy MÉDIONIEGO [126]. W czasie sesji doświadczalnej notowano w 50 turach obserwowane po 10 sek. ruchy 16 much domowych, zamkniętych pojedynczo w izolowanych optycznie od siebie niewielkich szalkach PETRIEgo. Stosowano przy tym ocenę zero-jedynkową: "0", nie rusza się i "1", rusza się. Tak zanotowane wszystkie reakcje aktywności ruchowej  $\rho$  sumowano, a ich średnie przedstawiono na rys. 22 d; (teoretycznie możliwa maksymalna wartość  $\rho$  wynosi oczywiście  $16 \cdot 50 = 800$ ). Szalki były oświetlone z góry rozproszonym światłem lamp żarowych, pozbawionym podczerwieni (rys. 15).

Otrzymane wyniki pozwalają na stwierdzenie, że — co najmniej w czasie górowania Księżycy — ortokineza (dokładnie: jej wskaźnik  $\rho$ ) zależy u *Musca* od natężenia oświetlenia (zob. rys. 21 d). Przynajmniej w słabszym oświetleniu (10 i 100 lx) wskaźnik  $\rho$  jest odwrotnie proporcjonalny do natężenia oświetlenia, przy stałej prężności pary wodnej w powietrzu. U *Calliphora erythrocephala* związek ten zaznacza się w szerszych granicach natężeń oświetlenia. Ogólnie zaś — ma charakter podobny do obserwowanego przez MÉDIONIEGO [126] u *Drosophila*: hamującego efektu światła. Różnice gatunkowe są istotne.

Wysokość Księżycy ma wpływ na foto-ortokinezę ( $p \approx 0,05$ ).

Wyniki te potwierdziła przeprowadzona przez nas następnie **trzecia seria** badań. Były to doświadczenia prowadzone jednocześnie jako druga seria testów na klinokinezę — opisana wyżej. Tym razem mierzono sumującym sekundomierzem czas ( $r$ ), jaki indywidualny osobnik spędzał w ruchu podczas 10-minutowego pobytu w poziomej, równomiernie oświetlonej, szklanej rurze. Ten wskaźnik ortokinezy,  $r$ , jest u *Musca* odwrotnie proporcjonalny do natężenia

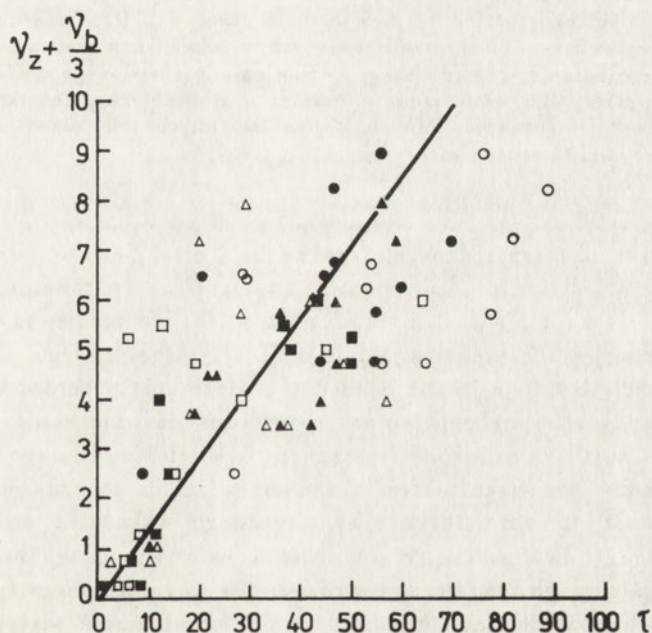


oświetlenia ( $p < 0,01$ ). Płeć much ma słaby ( $p \approx 0,05$ ) wpływ na charakter tej zależności. Wybitnie wpływa na nią ( $p \ll 0,005$ ) prężność pary wodnej w powietrzu, który ujawnia się już przy różnicy ok. 3 mb. Nie stwierdziliśmy natomiast wpływu wysokości Księżyca nad horyzontem.

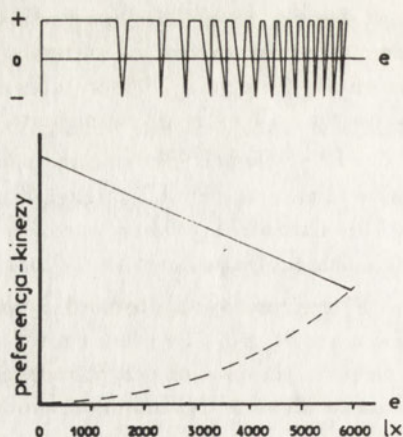
U *Calliphora* i *Protophormia* zależność  $\tau$  od natężenia oświetlenia jest bardzo słaba, nieistotna ( $p > 0,10$ ), natomiast poziom wartości wskaźnika  $\tau$  w zależności od oświetlenia jest odmienny gatunkowo ( $p < 0,05$ ), co widać z rys. 21 d.

Interesujące jest, że w tej serii ujawniła się bardzo istotna ( $\alpha = 0,001$ ) korelacja ortokinezy z klinokinezą (rys. 22), odmiennie niż w serii doświadczeń na tacy. Nasuwa to przypuszczenie, że ortokineza w odmienny sposób niż klinokineza ulega wpływom ubocznych czynników, jakie były zmienne i nie kontrolowane w tamtym teście.

W przypadku badanych much, jeśli można polegać na ocenie okiem eksperymentatora, zmiany ortokinetyczne nie obejmowały prędkości liniowej ruchu lokomotorycznego.



Rys. 22. Korelacja orto- ( $\tau$ ) i klinokinezy (pełne -  $\nu_z$ , puste -  $\nu_b$ ) u much: o przy 10 lx,  $\Delta$  100 lx,  $\square$  1000 lx.



Rys. 23. U góry: wykres zależności zmian znaku fototaksji (rzędna) u *Musca domestica* od natężenia oświetlenia ( $e$ ) w oparciu o wyniki eksperymentu 4. typu na fotopreferendum grupowe — przedstawionej w innej postaci na rys. 20a.

U dołu: hipotetyczny schemat reakcji fotycznych światłolubnych much z rodzin *Muscidae* i *Calliphoridae*. Linia ciągła, wykres zależności klinokinezy (por. rys. 21 a, b) lub ortokinezy — np. czasu w ruchu do liczby postojów ( $t/p$ ) w okresie obserwacji (tzn. odwrotności wskaźnika z rys. 21 f), przedstawionych w jednostkach arbitralnych — od natężenia ( $e$ ) rozproszonego oświetlenia pozbawionego gradientu. Linia przerywaną zaznaczono — również w arbitralnych jednostkach — stopień preferowania danych warunków fotycznych przez muchy (por. rys. 17a — wyniki własne).

W związku z obu przytoczonymi znaczeniami ortokinezy — bezruchu lokomotoryczny, a k i n e z a (np. postoje) zasługuje na traktowanie jako g r a n i c z n a w a r t o ś ć o r t o k i n e z y . Potwierdziły to nasze wyniki, wskazujące na jej niezależność od reakcji klinokinetycznych. Częstotliwość postojów u much wykazuje jednak odmienne uzależnienia w porównaniu z czasem w ruchu (rys. 21 e). Liczba postojów ( $p$ ) podczas doświadczenia nie wykazuje u *Musca* ( $p < 0,10$ ) zależności od natężenia oświetlenia. Dlatego też brak jest korelacji między tym wskaźnikiem a czasem w ruchu podczas doświadczenia. To nas skłania do wprowadzenia syntetycznego wskaźnika ortokinezy,  $P/r$ , uwzględniającego dwa parametry ruchliwości lokomotorycznej owadów — częstości postojów i względnego czasu w ruchu; (nie uwzględniano w tym wskaźniku prędkości ruchu postępowego owadów, jako w przybliżeniu stałej). Jak widać z rys. 21 f, liczba postojów na czas spędzony przez muchę domową w ruchu ( $P/r$ ) zwykle wzrasta w miarę wzrostu natężenia oświetlenia, co w konsekwencji prowadzi do z m n i e j s z e n i a r u c h l i w o ś c i w j a ś n i e j s z y m ś w i e t l e , a tym samym sprzyja pozostawianiu przez nią w tych warunkach.

U *Calliphora* i *Protophormia* zaobserwowaliśmy większą zbieżność między względnym czasem spędzonym przez te muchy w ruchu, a częstością postojów (bardzo istotna korelacja na poziomie  $\alpha = 0,001$ ).

Podobnie jak sam względny czas w ruchu, wskaźnik  $P/\tau$  nie zależy u *Musca* od Księżyca ( $p < 0,10$ ); wpływ płci much jest również nieistotny.

## 8. "Ortokineza podstawowa" elazji

Zaobserwowane przez nas różnice pomiędzy tzw. reakcjami różnicowymi w testach w gradiencie oświetlenia a klinokinezą w jednorodnym oświetleniu narzucają zwiększenie ostrożności w ekstrapolowaniu otrzymanych wyników. Dlatego też wydało się nam słuszne sprawdzić, czy stwierdzone przez nas zależności ortokinezy odnoszą się również do składowej ruchu postępowego w elazji, ortokinezy podstawowej.

Biorąc pod uwagę fakt niemożności badania wpływu natężenia oświetlenia na składową ortokinetyczną foto-elazji w przypadku rozbieżności wywołującej ją wiązki światła, a zarazem nieuchronność takiej dywergencji – postanowiliśmy wykorzystać w naszych doświadczeniach ortokinezę podstawową geo-elazji.

W badaniach tych zastosowaliśmy metodę zbliżoną do wykorzystanej przez COLE'a [64]. Mierzono czas ( $t_{50\%}$ ), w którym połowa z wpuszczonych w jednakowej liczbie od dołu do pionowo stojącej szklanej rury much, idąc po jej ściankach ku górze pod wpływem ujemnej geotaksji przekroczyła określoną granicę wysokości. Doświadczenia takie przeprowadziliśmy w różnych warunkach zewnętrznych przy trzech poziomach natężenia oświetlenia – na musze domowej (*Musca domestica*), plujce mięsnej (*Calliphora erythrocephala*) i musze złocistej (*Lucilia sericata*). Używano owadów w różnym, znanym wieku i testowano znaczenie różnicy płci. Wyniki przedstawia tabela 2 (na str. 64) i rys.24.

Wyniki te w porównaniu z otrzymanymi poprzednio w indywidualnych doświadczeniach w poziomej rurze na czyste kinezy pozwalają na wyciągnięcie następujących wniosków.

Wskaźnik  $t_{50\%}$  składowej ortokinetycznej geo-elazji jest istotnie statystycznie ( $\alpha < 0,05$ ) dodatnio skorelowany z syntetycznym wskaźnikiem  $P/\tau$  ortokinezy w tych samych warunkach; przebieg ich wykresów jest podobny (por. rys. 21 f oraz 24 – pierwszą kolumnę, doświadczenia na muchach młodych przy prężności pary w powietrzu nie większej niż 14,5 mb). Rozbieżności pochodzą m.in. stąd, że testy na czystą kinezę prowadzono w zmiennej porze dnia (dla uzyskania jednakowej wysokości Księżyca) i należałoby wobec tego je porównywać z wypadkową wyników  $t_{50\%}$  otrzymanych w testach porannych, południowych i popołudniowych.

Tabela 2

|   |                                    |                                |
|---|------------------------------------|--------------------------------|
| Średnia totalna czasu osiągnięcia kryterium $t_{50\%}$ ortokinezy podstawowej geo-elazji:   | <i>Calliphora</i> i <i>Lucilia</i> | 1 godz. 45 min.                |
|   | <i>Musca</i>                       | 30 min.                        |
| Średnia $t_{50\%}$ z doświadczeń przedpołudniowych:   | <i>Musca</i>                       | 41 min.                        |
| UWARUNKOWANIA WSKAŹNIKA $t_{50\%}$ *  |                                    |                                |
| Wpływ natężenia oświetlenia: przeciętnie — $t_{50\%}$ wprost proporcjonalne do $e$  | <i>Musca</i>                       | — istotny ( $p < 0,05$ )       |
|   | <i>Calliphora</i>                  | — istotny ( $p \geq 0,01$ )    |
| Zależność od wysokości Księżycy nad horyzontem  | <i>Lucilia</i>                     | — b. istotny ( $p \ll 0,005$ ) |
|   | <i>Musca</i>                       | — b. istotna ( $p \ll 0,005$ ) |
| Wpływ prężności pary wodnej w powietrzu   | <i>Calliphoridae</i>               | — brak                         |
|   | <i>Musca</i>                       | — b. istotny ( $p \ll 0,005$ ) |
| Fazowość dobową geo-elazji  | <i>Musca</i>                       | — istotna ( $p \leq 0,025$ )   |
|   | <i>Lucilia</i>                     | — b. istotna ( $p < 0,005$ )   |
| Zależność od wieku much   | <i>Musca</i>                       | — b. istotna ( $p < 0,005$ )   |
| Interakcje wpływów na $t_{50\%}$ :<br>— prężności pary wodnej i wysokości Księżycy<br>— wieku much i wysokości Księżycy<br>— wieku much i prężności pary<br>— wieku much, wysokości Księżycy i prężności pary<br>— wieku much i pory dnia<br>— prężności pary i pory dnia<br>— wieku much, prężności pary i pory dnia<br>— natężenia oświetlenia i pory dnia<br>— wysokości Księżycy i pory dnia<br>— natężenia oświetlenia, wysokości Księżycy i pory dnia | występujące u <i>Musca</i> :       |                                |
|   |                                    | ( $p < 0,005$ )                |
|   |                                    | ( $p \ll 0,005$ )              |
|   |                                    | ( $p < 0,005$ )                |
|   |                                    | ( $p < 0,005$ )                |
|   |                                    | ( $p \leq 0,025$ )             |
|   |                                    | ( $p < 0,025$ )                |
|   |                                    | ( $p < 0,05$ )                 |
|   | występujące u <i>Lucilia</i> :     |                                |
|   |                                    | ( $p < 0,05$ )                 |
|   |                                    | ( $p < 0,05$ )                 |
|   |                                    | ( $p \geq 0,05$ )              |

\* Podano wyniki negatywne i najbardziej istotne statystycznie z pozytywnych, odnoszących się do pojedynczych cech. W przypadku interakcji zaś zamieszczono tylko najlepsze wyniki z pozytywnych.

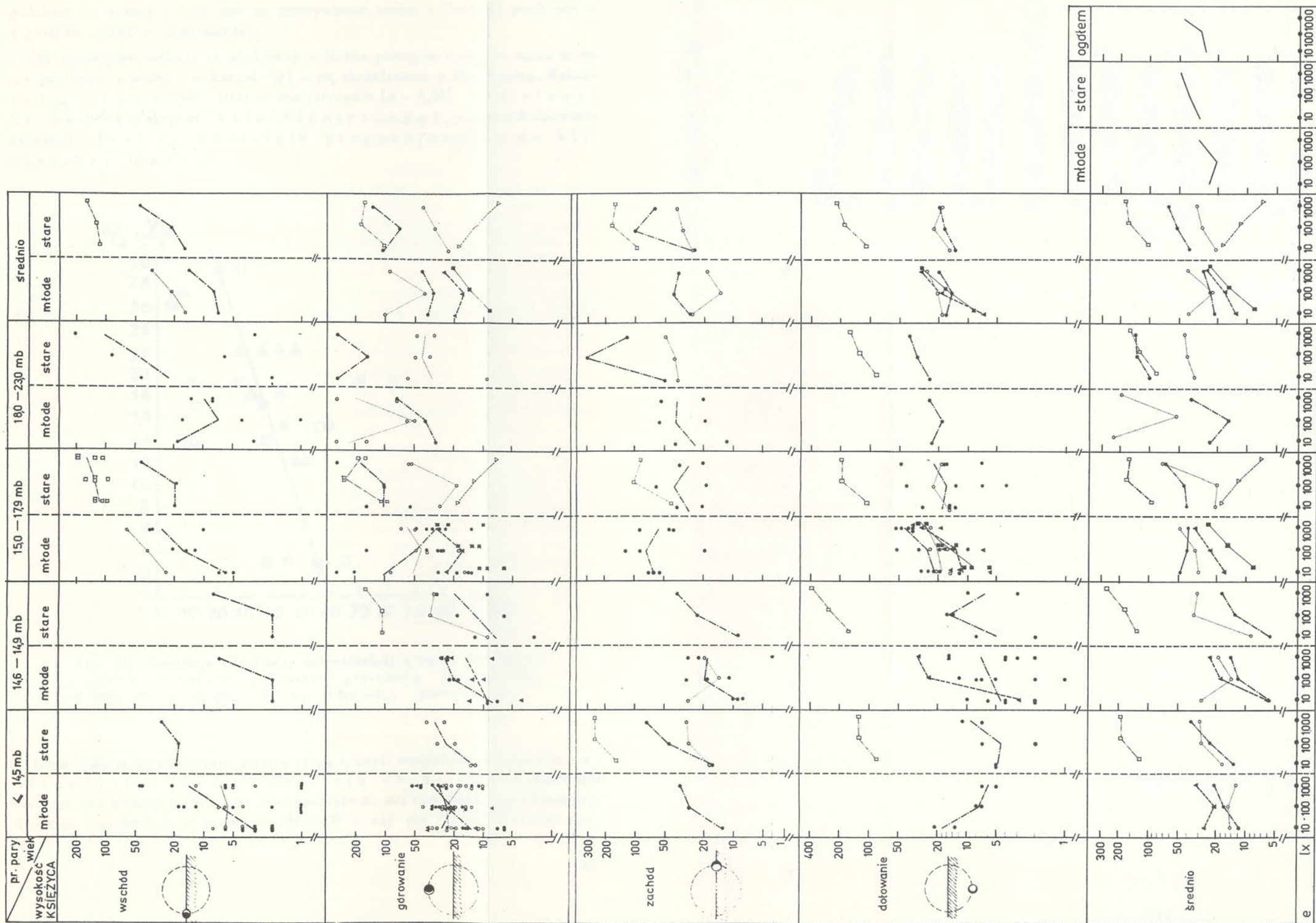
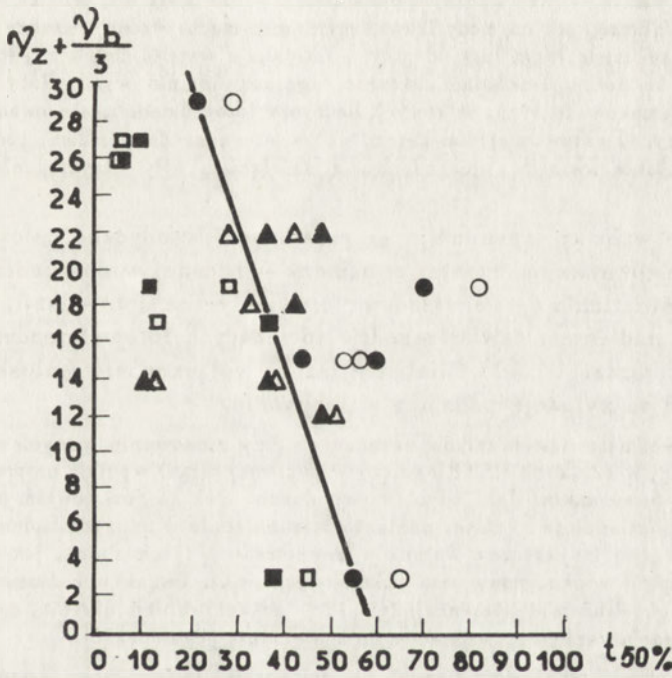


Fig. 24. Zależności między podawanymi parametrami (pary, wysokość, wiek, Księżyc) od 3 wartości temperatury powietrza (średnia, 4 przedziałów przekroczeń pary wodnej) w powietrzu (kolony), 2 grupy wieku młodych i starych, 4134 i innych, 3148 - (obryt - kolony), wyobrotki Księżyc i wyobrotki (z prędkością prędkości) i taktów prędkości i gęstości masy.

Masa: ● - ● dopopulacja, ○ - ○ populacja, ▲ - ▲ dopopulacja, ▼ - ▼ populacja.  
 Ciężar: ■ - ■ dopopulacja, □ - □ populacja, ▲ - ▲ dopopulacja, ▼ - ▼ populacja.  
 Liczba: ○ - ○ dopopulacja, □ - □ populacja, ▲ - ▲ dopopulacja, ▼ - ▼ populacja.

Należy dodać, że w testach geo-elatycznych na muchach składowa ortokinetyczna nie różni się fenomenologicznie w swym charakterze od czystej ortokinezy w testach specjalnych: podobnie do tamtej polega ona na przerywanym ruchu o liniowej prędkości – z grubsza biorąc – niezmiennej.

Jak pamiętamy, wskaźniki ortokinezy – liczba postojów i czas w ruchu w rurze poziomej (a zatem i wskaźnik  $P/r$ ) – są skorelowane z klinokinezą. Wskaźnik  $t_{50\%}$  jest również istotnie statystycznie ( $\alpha = 0,01$ ) skorelowany u *Musca* z reakcjami klinokinetycznymi w tamtych doświadczeniach. Jest on odwrotnie proporcjonalny do klinokinezy (rys. 25).



Rys. 25. Korelacja klinokinezy indywidualnej u muchy domowej ze wskaźnikiem ortokinezy podstawowej geo-elastycznej;  $\bullet$  przy 10 lx,  $\Delta$  przy 100 lx,  $\square$  przy 1000 lx; pełne –  $\nu_z$ , puste –  $\nu_b/3$ .

Czas dojścia do krytycznej granicy ( $t_{50\%}$ ), czyli wskaźnik składowej ortokinetycznej geo-elastycznej, nie różni się w zależności od tego, czy światło pada z góry – równoległe do osi rury (przy czym fototaksja dodatnia współdziała z geotaksją ujemną!) – czy też dochodzi z boku rury,

prostopadle do kierunku ruchu much. Znaczy to, że udział elementu foto-elastycznego zgodnego ze zwrotem reakcji geotaktycznej nie zmienia geo-elazji much.

Z tego wynika oczywiście tylko jeden wniosek dotyczący ortokinezy, że w obu elazjach składowa prędkość liniowej, ortokineza podstawowa, jest jedna i ta sama. W przeciwnym wypadku powinny obie w jakiś sposób się sumować.

Warunki doświadczalne, pionowa rura, nie pozwalają natomiast na wyciągnięcie tak jednoznacznego wniosku dotyczącego interakcji składowych prędkości kątowej obu elazji — czyli taksji.

Z całą pewnością fototaksja (przy tych natężeniach oświetlenia: 10, 100 lub 1000 lx — zawsze dodatnia) nie działała antagonistycznie w porównaniu z ujemną geotaksją.

Ponieważ jednak — przy bocznym oświetleniu — nie mógł się przejawić wektor fototaksji, nie wiadomo, jak on modyfikował orientację much. Wolno wszakże przypuszczać iż w przypadku oświetlenia rury od góry — fototaksja współdziałała z geotaksją, orientując muchy ku górze. Dokładne zbadanie tego zagadnienia wymagałoby zastosowania podobnych warunków do tych, w których bada się fotogeomenotaksję owadów [por. 104, 187]: płaszczyzny ustawionej pod kątem  $> 0^\circ$  w stosunku do poziomym, poddanej kierunkowemu działaniu światła, niezgodnemu z działaniem siły przyciągania ziemskiego.

Powyższe wnioski uzasadniają *ex post* nasze metodyczne założenia, leżące u podstaw porównywania czystej ortokinezy — badanej w doświadczeniach bez gradientu oświetlenia — ze składową ortokinetyczną foto-elazji, w doświadczeniach z gradientem oświetlenia (tj. dotyczących fotopreferendum) i w labiryncie (por. rozdz. III §1). Mieliśmy też prawo przenosić wnioski z tamtych doświadczeń na sytuację panującą w labiryncie.

Rozbieżności natomiast wyników uzyskanych przy stosowaniu różnych metod badania kinez (na tacy, w szalkach PETRlego czy w poziomej rurze) wynikły najprawdopodobniej z odmienności warunków "tła" tych doświadczeń. Jak to już bowiem podkreślaliśmy w oparciu o piśmiennictwo, co też znalazło potwierdzenie w naszych badaniach — kinezy są bardzo czułym indykatorem warunków zewnętrznych i ich zmian, jak również stanu zwierzęcia (płci, wieku, nasycenia pokarmowego itp.). Wszak u bezkręgowców bywają one formą zachowania się apetycyjnego [169]: poszukiwaniem ukrycia, miejsca na spoczynek lub zachowaniem prowadzącym do znalezienia pokarmu [95].

Ta różnorodność przejawów i zadań biologicznych czyni z kinez interesujący przedmiot badań etologicznych. Pomimo zaś pewnego postępu w ich poznaniu, nie można uznać obecnego stanu wiedzy o kinezach za zadowalający.

## IV. UWAGI KOŃCOWE

### 1. Podsumowanie

W świetle dotychczasowych badań można w następujący sposób syntetycznie przedstawić zachowanie się fotyczne *images* muchy domowej, *Musca domestica* i plujek – *Calliphora erythrocephala* oraz *Protophormia terrae-novae*.

1. Muchy te są owadami światłolubnymi. Odnosi się to zarówno do owadów po adaptacji do ciemności, jak i przebywających w naturalnym natężeniu oświetlenia panującym na Ziemi, dochodzącym na ogół do kilkudziesięciu tysięcy luksów.

Ich fotofilność przejawia się w gromadzeniu się ich w jaśniejszej od otaczających strefie wybieranej (czyli ekrytycznej).

Strefa ta rozciąga się od 2000 lx w zwyż (rys. 16). Można sądzić, że fotopreferendum znajduje się w obszarze o natężeniu oświetlenia nie mniejszym od osiągalnego w naszych eksperymentach maksimum (6000 lx) – zapewne rzędu  $10^4$  luksów (por. rys. 23). Górna granica strefy ekrytycznej musi leżeć daleko, skoro przedmioty w słońcu nie są unikane przez te muchy, a mogą one odbijać światło o natężeniu 100 000 luksów [164].

Bezwzględne granice oraz szerokość wybieranej strefy fotycznej zależą od różnych czynników, m.in. od głodzenia much i od temperatury powietrza.

2. W warunkach niejednorodnego natężenia oświetlenia (czyli gradientu), jednakże bez udziału światła kierunkowego działającego zgodnie z gradientem oświetlenia – muchy osiągają tę strefę i przebywają w niej dzięki fotokinezom.

Gdy kierunkowe światło biegnie od strony jaśniejszego obszaru gradientu natężenia oświetlenia – do tego mechanizmu dołącza się, współdziałająca z kiniezami foto-tropotaksja. Jest ona sprzężona z ortokinezą [podstawową] w postaci zachowania się taktycznego czyli elazji (rys. 23).



3. Mechanizm fotokinetyczny grający rolę w gromadzeniu się much w fotycznej strefie ekrytycznej jest następujący.

Częstość reakcji klinokinetycznych, czyli zmian kierunku ruchu postępowego (badana w warunkach jednorodnego oświetlenia, bez gradientu) spada wraz ze wzrostem natężenia oświetlenia. (Co się dzieje w natężeniach oświetlenia wyższych od fotopreferendum, nie wiadomo). Zatem w niesprzyjających warunkach słabego oświetlenia muchy zyskują szansę wyruszenia w kierunku prowadzącym je ku środowisku lepiej oświetlonemu.

Fenomenologiczne podobieństwa składowych ortokinetycznych elazji do samodzielnej ortokinezy pozwalają na przypuszczenie, że nie różnią się one istotnie między sobą. Co więcej, wolno sądzić, że składowe kinetyczne różnych elazji (np. foto- i geo-elazji) stanowi ta sama ortokineza: po prostu ortokineza może przejawiać się samodzielnie lub też jako część składowa złożonego zachowania się taktycznego, elazji dowolnego typu.

Ortokineza much ma charakter skokowy: przejawia się w ruchu postępowym lub jego braku, czyli w postojach (akinezie). Nie wydaje się natomiast, by prędkość liniowa ruchu ortokinetycznego (czyli postępowego) zależała u much od natężenia oświetlenia. Dotyczy to zarówno czystej ortokinezy w jednorodnym oświetleniu bez gradientu, jak i składowych ortokinetycznych elazji (opartych czy to na foto-tropotaksji, czy też na geo-tropotaksji).

Względny czas spędzany w ruchu po podłożu ( $\tau$ ) maleje ze wzrostem natężenia oświetlenia. Odwrotnie – częstość postojów ( $p$ ) w tych samych warunkach rośnie. Ogólnie, ortokineza mierzona odwrotnością syntetycznego wskaźnika  $P/\tau$  wykazuje taką tendencję, że słabnie w miarę wzrostu natężenia oświetlenia (rys. 23 dolny, por. 21). Zatem muchy zmniejszają swój ruch lokomotoryczny w preferowanych warunkach, co sprzyja ich pozostawaniu w nich.

Te ogólne zależności kinez much od natężenia oświetlenia są w dużym stopniu modyfikowane przez inne czynniki. Z warunków zewnętrznych wymienić trzeba wstrząsy mechaniczne podłoża, czynniki meteorologiczne, jak temperatura, wilgotność powietrza i zapewne też ciśnienie atmosferyczne; ponadto zaś – takie warunki geofizyczne i kosmiczne, jak pora doby, wiek Księżyca (i sprzężone z nim czynniki – lunację oraz wysokość Księżyca nad horyzontem), a zapewne także porę roku. Modyfikująco wpływają na kinezy również warunki fizjologiczne badanych obiektów: płeć, wiek osobników, stan ich nasycenia pokarmowego, pragnienia i odwodnienia organizmu, etc. Takie zależności charakteryzują też składową kinetyczną geo-elazji. Zależności te stają się zrozumiałe natychmiast, skoro sobie uświadomimy ewentualny udział fotokinez w znajdowaniu miejsca na nocny spoczynek, ucieczkę do światła podrażnionych much oraz rolę kinez jako zachowania się apetycyjnego w instynkcie pokarmowym.

4. W polu fotycznym z gradientem oświetlenia do mechanizmu kinetycznego osiągnięcia fotopreferendum dołącza się foto-tropo-elazja. Dzieje się to wówczas, gdy mucha przebywająca w obszarze ciemniejszym widzi przedmioty (np. ścianę) znajdujące się w obszarze jaśniejszym – które więc stanowią dla niej kierunkowe źródło światła zgodne z gradientem oświetlenia.

Elazja (inaczej zachowanie się taktyczne) składa się, jak wiadomo, z [orto-]kinezy podstawowej i elementu obrotowego, taksji. Jak już zaznaczyliśmy – do kinezy podstawowej odnosi się to wszystko, co powiedzieliśmy o czystej foto-ortokinezie. Należy więc jeszcze zestawić nasze wiadomości o foto-tropotaksji.

W niskim natężeniu oświetlenia foto-tropo-taksja much ma znak dodatni. Wprost proporcjonalnie do natężenia oświetlenia, coraz silniej zaznacza się wielofazowość znaku tej taksji: w miarę więc wzrostu natężenia oświetlenia pojawiają się coraz częstsze rewersje znaku (na fototaksję ujemną) oraz następujące po nich re-rewersje (rys. 23 górny). Jest prawdopodobne, że w obszarze natężeń oświetlenia charakterystycznych dla fotopreferendum wielofazowość ta osiąga maksimum. Być może też, że – jak sugeruje BAUERS [11] – w samym wąsko pojętym fotopreferendum muchy stają się fotoobojętne i pozostają tylko ich reakcje fotokinetyczne. W każdym razie jeszcze przy ok. 28 000 lx muchy pozostają fotopoztywne.

Charakter fototaksji w natężeniach oświetlenia wyższych od strefy ekrytycznej nie jest znany. Trudno w laboratorium osiągnąć natężenia wyższe od 100 000 luksów unikając letalnych warunków termicznych. Sprawa długo pozostanie więc obiektem spekulacji. Na drodze analogii można przypuszczać, że w natężeniach oświetlenia powyżej fotopreferendum muchy stają się coraz bardziej fotonegatywne, a wielofazowość fototaksji stopniowo słabnie ze wzrostem natężenia oświetlenia. W ten sposób w dostatecznie wysokich natężeniach oświetlenia muchy byłyby wyraźnie cieniulubne.

Trzeba dodać, że nie można wykluczyć, iż wielofazowość fototaksji much – podobnie jak u innych gatunków zwierząt [179] – zależy od czasu ich przebywania w silniejszym świetle.

W ten sposób, jak się wydaje, fototaksja pomaga muchom przebywać w fotopreferendum, a zatem w optimum fotycznym ich aktywności życiowej; współdziała więc zgodnie z kinezami.

Oprócz tego zadania życiowego fototaksja kieruje owada do obszaru o większym natężeniu oświetlenia, "na swobodę" [120]. Tendencja ta, podobnie jak odpowiedzialna za ruch postępowy ortokineza podstawowa foto-elazji, jest – jak wspominaliśmy – aktywowana przez pobudzenie muchy, np. na drodze mechanicznego wstrząsu podłoża [172]. Dlatego to muchy płoszone po południu w nie oświetlonym mieszkaniu uciekają przez otwarte okna na zewnątrz, ku

światła. Z drugiej znów strony, fazowość fototaksji zabezpiecza je przed niekorzystnymi z punktu widzenia biologicznego usiłowaniami lotu w górę, ku Słońcu. Podobnie też rytmika dobowo foto-elazji zapobiega ich lotowi nocą, w kierunku dającego ok. 500 000 razy słabsze światło Księżyca [164, 173].

5. W labiryncie do wyboru podwójnego (typu T lub Y), którego ramiona są oświetlone światłem białym o niejednakowym natężeniu, populacja much wybiera ramię jaśniejsze w proporcji tym większej, im wyższy jest logarytm względnego natężenia danego światła. Poza pewnymi, charakterystycznymi dla gatunku much granicami względnych natężeń oświetlenia – proporcja wyboru nie zmienia się (por. rys. 10).

Proporcje wyboru obu światła przez populację much zależą od typu – czyli budowy labiryntu. Rolę odgrywa tu kąt rozwarcia ramion labiryntu.

Wybór światła w labiryncie nie zależy natomiast od uprzedniej adaptacji much do światła lub ciemności.

Nie zależy on też w sposób istotny od wieku much.

Wybór światła w labiryncie przez muchy plujki (*Calliphora erythrocephala*) zależy od Księżyca. Mechanizm tego wpływu nie jest znany. Być może, iż rolę gra wysokość Księżyca nad horyzontem. Może to jednak być tylko synodyczny (29,5-dniowy) rytm księżycowy.

6. Jak to dyskutowaliśmy szerzej, ciągły charakter zmian zależności tej proporcji od względnego natężenia oświetlenia wybieranego ramienia labiryntu jest wynikiem wielu fluktuacji: miejsca, w którym poszczególne osobniki dokonują wyboru (a co za tym idzie, kąta wyboru), być może – prędkości ruchu, która także wpływa na szansę znalezienia się owada w jednym z dwóch ramion labiryntu; bardzo też jest prawdopodobna chwilowa zmienność wrażliwości różnicowej owadów na logarytm stosunku natężeń porównywanych światła. Owad niewrażliwy na ten stosunek natężeń dokonuje oczywiście wyboru na drodze przypadku.

Muchy dokonujące wyboru pomiędzy dwoma światłami w takim labiryncie podczas długotrwałego eksperymentu można podzielić na kilka frakcji ze względu na ich ruchliwość. Zapewne chodzi tu o ortokinezę podstawową foto-tropo-elazji. W ciągu 30 minut wyboru dokonują tylko muchy tzw. ruchliwe.

Ruchliwość much nie jest skorelowana z ich wrażliwością różnicową na natężenie oświetlenia ani też z tendencją fototaktyczną (obrotową). Wszystkie frakcje much ruchliwych dokonują wyboru, w takiej samej proporcji preferując ramię oświetlone jaśniej.

Na końcowy wynik wyboru przez populację much dwóch ramion labiryntu, niejednakowo oświetlonych składa się też oczywiście wielofazowość fototaksji.

Proporcje liczebności much wybierających j e d n o r a z o w o przeciwstawiane światła nie różnią się od proporcji wielokrotne go wyboru przez pojedyncze osobniki.

7. Zważywszy na fakt, że zdolność rozdzielcza oczu oraz percepcji tzw. bodźców *wzrokowych* (w tutaj przyjętym znaczeniu tego określenia) jest u owadów o wiele gorsza niż u człowieka [35, 41, 43, 50] — należy się spodziewać, że rola światłocieni jest w ich życiu o wiele większa niż u ludzi. Wyniki omawianych w niniejszym artykule doświadczeń ujawniają dużą różnorodność reakcji behawioralnych u much. Ich roli — poza nielicznymi, dyskutowanymi wyżej przypadkami — możemy się tylko domyślać.

## 2. Konsekwencje praktyczne

Z omówionych w artykule naszych wyników badań na muchach można wyprowadzić następujące praktyczne konsekwencje dotyczące wykorzystania kinezy i elazji muchówek jako behawioralnych metod badania rozróżniania i preferowania barw przez te owady.

1. Konieczny jest szczególnie uważny dobór i stabilizacja parametrów warunków doświadczalnych.

W tego typu pracy na muchach należy eksperymentować

- na owadach jednej płci,
- na osobnikach młodych, w jednym wieku,
- o stałej porze dnia: najlepiej rano i przed południem,
- przy wschodzie Księżyca\*,
- przy stałych warunkach meteorologicznych — jednakowej temperaturze, zbliżonym ciśnieniu atmosferycznym i jednakowej wilgotności powietrza.

Najbardziej zależnych od czynników fotycznych, czyli najczytelniejszych wyników można się spodziewać przy wartości prężności pary wodnej w powietrzu [160] poniżej granicy tzw. *parności* — a więc 18,8 mb [por. 1] albo 14,1 mm Hg [zob. 9]. W tych bowiem warunkach zarówno czysta kineza, jak i ortokineza podstawowa geo-elazji u *Musca* są liniowo skorelowane z logarytmem natężenia oświetlenia w granicach 10–1000 lx (por. rys. 21 a, b, d, f oraz rys. 24 — lewy, górny sektor).

2. Dla wykorzystania kinetycznego tzw. widma aktywności owadów należałoby najpierw ustalić dowolną metodą

---

\* Dni, w których Księżyc wschodzi w porze przedpołudniowej, z podaniem dokładnego czasu wschodu, można znaleźć poza "Rocznikiem Astronomicznym" [por. 146] także w specjalnej tabelce łatwo dostępnego czasopisma *Urania*, miesięcznika Polskiego Towarzystwa Miłośników Astronomii.

p o z i o m r e a k c j i kinetycznej dla światła monochromatycznego o długości fali ( $\lambda_0$ ) bliskiej górnej granicy ich percepcji, tj. ok. 580 nm, przy jego natężeniu dającym efekt podobny do 100 lx światła białego.

N a s t ę p n i e można poddawać te owady w tych samych warunkach eksperymentalnych d z i a ł a n i u ś w i a t e ł r ó w n o k w a n t o w y c h o długościach fali ( $\lambda$ ) dłuższych i krótszych od pierwotnej.

(U *Calliphoridae* metoda ta rokuje nienajlepsze nadzieje z powodu małego kąta nachylenia prostej zależności fotokinezy od natężenia oświetlenia).

3. Ze względu na szerokie granice fotycznej strefy wybieranej (tzw. *ekrytycznej*) przez muchy, można u tych owadów badać c h r o m o p r e f e r e n d u m w warunkach oświetlenia rury jednocześnie różnymi barwami. Jeśli bowiem przy niejednakowym natężeniu tych światel barwnych (np. uzyskanych z przepuszczenia światła lampy żarowej przez pryzmat) uzyskałoby się ich wyraźne grupowanie się w jednej z barw – świadczyłoby to o preferowaniu przez nie danego odcienia barwnego, a nie jasności światła.

4. Poprawniejsze rezultaty dotyczące preferencji światel ze względu na ich odcień barwny może dać jednakże tylko m e t o d a p o d w ó j n e g o w y b o r u równokwantowych ś w i a t e ł m o n o c h r o m a t y c z n y c h w l a b i r y n c i e .

Podobnie jak metoda chromokinetyczna – wymaga ona rygorystycznego ujednolicenia warunków doświadczalnych, poza badanym, zmiennym parametrem: odcieniem barwnym światła.

Wszystkie eksperymenty należy koniecznie prowadzić w jednakowym labiryncie (a co najmniej – w labiryntach o jednakowym kącie rozwarcia ramion).

Chociaż u much nie stwierdzono roli dystansu osobniczego ani społecznego przyciągania w postaci podążania jednego osobnika za drugim, godne zalecenia zdaje się puszczanie much małymi porcjami przez labirynt.

Nie jest konieczne adaptowanie much do ciemności. Nieistotna jest też długość czasu trwania seansu przebiegu tych owadów w labiryncie (wystarczy ½ godziny).

Metoda labiryntowa może dawać nieco informacji dotyczących r o z r ó ż n i a n i a b a r w przez muchy. Falowania elektromagnetyczne o różnych długościach fali ( $\lambda$ ) są rozróżniane jakościowo, gdy owady wykazują w stosunku do jednego z nich preferencję – niezależnie od ich względnych natężeń w szerokich granicach ich zmian. (Zob. Przypis V).

5. Labirynt może być też wykorzystywany do badań prostych w z r o k o w y c h e l a z j i opartych na agogiach [por. 143, 144], jak wspomnianej marmar-elazji pod wpływem migoczącego światła.

Do badań preferowania kształtów figur na płaszczyźnie, opartego na zbliżonej – lub wręcz tej samej [47, 172] – elazji, jak w przypadku szachownic o większych i mniejszych polach, może lepiej odpowiadać labirynt o małym kącie rozwarcia między ramionami i szerokich korytarzach (w rodzaju przedstawionego na rys. 7), który umożliwia owadowi jednoczesne porównanie większych powierzchni zamykających oba ramiona.

## PRZYPISY

### PRZYPIS I.

Foto-tropotaktyczny wybór światła o natężeniach  $L$  i  $l$ , znajdujących się pod kątem  $b$  w stosunku do zwierzęcia i odpowiednio w odległościach  $D$  i  $d$  od jego fotoreceptorów przebiega zwykle zgodnie z tzw. regułą równoległoboku. Zwierzę ustawia się mianowicie pod kątem  $a$  w stosunku do kierunku widzenia silniejszego źródła światła – działającego na nią z siłą proporcjonalną do  $L/D^2$  (rys. 2). Kąt ten określa wzór:

$$a = \arcsin \left[ \frac{l \sin b}{d^2 \sqrt{\left(\frac{L}{D^2}\right)^2 + \left(\frac{l}{d^2}\right)^2 + 2\left(\frac{L}{D^2} \cdot \frac{l}{d^2}\right) \cos b}} \right]$$

### PRZYPIS II.

Rys. 10 przedstawia [linią grubą] wykresy funkcji opracowanej przez doc. dra Roberta BARTOSZYŃSKIEGO z Instytutu Matematycznego PAN w Warszawie, określającej teoretyczną proporcję światłolubnych owadów zbierających się podczas wyboru podwójnego w ramieniu labiryntu oświetlonym światłem białym o dowolnym w z g l ę d n y m natężeniu ( $I$ ). Funkcja ta, oparta na wysuniętych w niniejszym artykule założeniach autora ma postać:

$$P = \frac{a}{2} + (1-a) \Phi_{\sigma}(\log I) = P_{\min} + (1-2P_{\min}) \Phi_{\sigma}(\log I), \quad (4c)$$

gdzie  $\Phi_{\sigma}(\log I)$  jest dystrybuantą rozkładu normalnego o odchyleniu standartowym  $\sigma$  [por. 139 b].

### PRZYPIS III.

Dla przypomnienia mniej obznajmionemu z astronomicznymi zagadnieniami czytelnikowi sprawy związku między dniem miesiąca księżycowego, (tzw. wiekiem Księżyca), fazą Księżyca (czyli tzw. *lunacją*), godziną doby słonecznej i wysokością Księżyca nad horyzontem załączamy rys. 26, który ilustruje ruchy Księżyca wokół Ziemi oraz obu tych ciał wokół Słońca [por. 155].

Aby wyjaśnić najpierw sprawę *l u n a c j i* przyjmijmy, że w miejscu Ziemi (*Z*) znajduje się obserwator obiegający Słońce po orbicie ziemskiej ( $\omega$ ); pominiemy natomiast właściwy dla niej ruch obrotowy. Obserwacje swe zaczyna on w chwili, gdy Księżyc (w położeniu *n*) znajduje się w tym samym kierunku co Słońce – jest z nim w tzw. złączeniu. Strona Księżyca zwrócona do obserwatora jest nie oświetlona przez Słońce, dlatego też Księżyc jest wówczas dla niego niewidoczny. Tę fazę nazywa się *nowiem*. Od tego momentu liczy się tzw. *wiek Księżyca*\*. Podczas swego obiegowego ruchu okołoziemskiego Księżyc odsuwa się dla obserwatora od Słońca o coraz większy kąt  $\gamma$  w kierunku przeciwnym do ruchu wskazówek zegara, dzięki czemu zmienia się oświetlona przez Słońce część widocznej dla niego tarczy Księżyca przybierając postać kolejnych faz: innymi słowy – zmienia się *lunacja*. Taki obieg Księżyca do następnego nowiu wokół obserwatora umieszczonego w miejscu Ziemi zachodzi w ciągu okresu czasu zwanego miesiącem synodycznym, który trwa przeciętnie 29, 53 dni.

Księżyc, tak jak Słońce, oddziałuje grawitacyjnie na Ziemię. Objawia się to m.in. w powodowaniu przypływów i odpływów mórz i oceanów. Najsilniejsze o d d z i a ł y w a n i e g r a w i t a c y j n e oczywiście zachodzi wówczas, gdy Księżyc w czasie nowiu (tj. w położeniu *n*) współdziała ze Słońcem. Nieco słabszy efekt przypływowy jest podczas drugiego tzw. syzygium – gdy Słońce, Ziemia i Księżyc (w położeniu *p*) również leżą w przybliżeniu na jednej prostej – a mianowicie podczas *pełni* Księżyca. W pozostałych okresach miesiąca synodycznego amplituda przypływów i odpływów zmienia się w zależności od zmiany kąta między tymi trzema ciałami (kąt  $\gamma$  na rys. 26). W szczególności najsłabsze przypływy występują wtedy, gdy kąt ten jest prosty, czyli Księżyc znajduje się w tzw. kwadraturze – podczas *pierwszej* lub *ostatniej kwadry* (por. I i III na rys. 26).

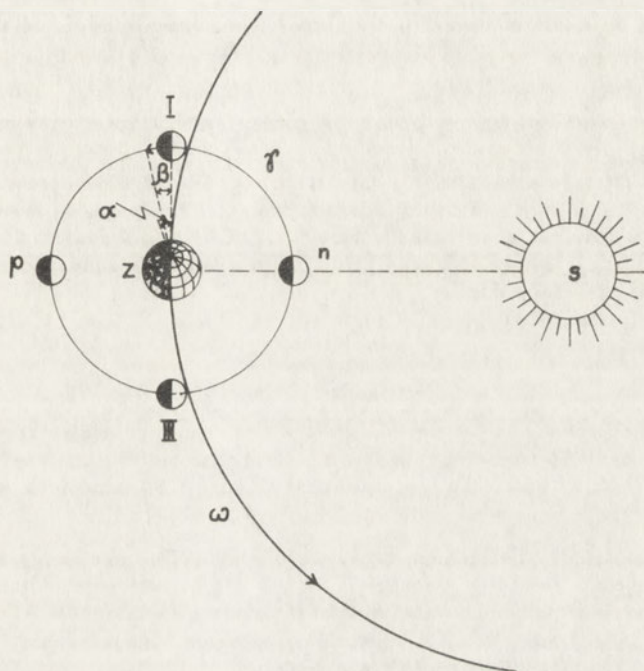
Dla dalszej analizy posłużymy się bliższym rzeczywistości, bardziej złożonym modelem sytuacji. Przyjmijmy teraz, iż obserwator znajduje się na powierzchni kuli ziemskiej, w punkcie leżącym w strefie średnich szerokości geograficznych ( $\varphi$ ) (np. w Warszawie). Oprócz rocznego obiegu po orbicie okołosłonecznej odbywa on zatem ruch wokół osi Ziemi wynikły z jej ruchu obrotowego.

W tak określonej sytuacji obserwator ów oprócz poznanych przedtem zjawisk stwierdzi kilka nowych. Po pierwsze więc ujrzy wschody, *g ó r o w a n i a* (podczas przejścia przez jego południk) oraz zachody Słońca i *K s i ę ż y c a*. (Przy tym czas upływający pomiędzy kolejnymi *górowaniami* Słońca, wynoszący

---

\* *Wiek Księżyca* o godz. 0,00 czasu uniwersalnego Greenwich (GMT) jest podawany w tablicach "Rocznika Astronomicznego" [146]. Ponieważ nasze doświadczenia były dokonywane ok. godz. 10 min. 00 czasu śr.-europ. (CSE) czyli ok. 9 min. 00 GMT, *wiek Księżyca* obliczono dla tej godziny – do wartości z tabel dodając poprawkę  $\frac{9}{24}$  godz.  $\approx 0^d_4$ ; (przez "d" oznacza się doby).

przeciętnie 24 godziny, nazywa się *średnią dobą słoneczną*). Po wtóre zaś stwierdzi, że Księżyc w swym obserwowanym na nieboskłonie ruchu "spóźnia się" co dzień w stosunku do Słońca o azymut ok.  $12^\circ$ . Wynika to oczywiście z własnego ruchu obiegowego Księżyca po orbicie wokółziemskiej w kierunku zgodnym z obrotem Ziemi wokół osi. Dzięki temu kąt godzinowego przesunięcia Księżyca ( $\beta$ ) jest odpowiednio mniejszy od kąta godzinowego przesunięcia Słońca ( $\alpha = 15^\circ$ ), co ilustruje rys. 26. *Doba księżycowa* – czyli okres między dwoma kolejnymi górowaniami Księżyca na tym samym południku Ziemi – jest



Rys. 26. Schemat przedstawiający ruchy Ziemi (Z) wokół Słońca (S) oraz Księżyca wokół Ziemi – z zaznaczeniem jego położenia w stosunku do Słońca i Ziemi podczas nowiu (n), pierwszej kwadry (I), pełni (p) i ostatniej kwadry (III). Należy pamiętać, że w czasie miesiąca synodycznego układ Ziemia–Księżyc dokonuje ruchu po orbicie  $\omega$  wokół Słońca. Z tego też powodu, dla osiągnięcia pozycji ponownego złączenia ze Słońcem w nowiu – Księżyc musi obieć Ziemię o kąt ok.  $30^\circ$  większy od  $360^\circ$ .

Zachowano tylko względne kątowe stosunki wielkości Słońca i Księżyca.  $\alpha$  – kąt godzinowego przesunięcia Słońca ( $360^\circ/24$  godz. =  $15^\circ/\text{godz.}$ ),  $\beta$  – kąt godzinowego przesunięcia Księżyca, mniejszy od poprzedniego wskutek ruchu obiegowego Księżyca z g o d n e g o z ruchem obrotowym Ziemi ( $360^\circ/24,8$  godz. =  $14,5^\circ/\text{godz.}$ ),  $\gamma$  – odległość kątowna Księżyca od Słońca dla obserwatora ziemskiego.



więc dłuższa od średniej doby słonecznej o ok. 50 min. (czyli 0,8 godz.), czas potrzebny do dokonania przez Ziemię obrotu o ten kąt  $12^\circ$ . Wynosi ona zatem ok. 24 godz. 50 min. (tj. 24,8 godzin). W takim też czasie obiega wokoło kulę ziemską fala przyływowa.

Z tego wynikają dwa fakty o bezpośrednim znaczeniu dla rozważań prowadzonych w naszym artykule.

Jeśli obserwator znajdujący się na powierzchni obracającej się Ziemi zechce z tego samego południka obserwować codziennie górowanie Księżyca – będzie musiał to czynić w innych, coraz późniejszych godzinach doby. Po wtóre zaś – momenty te są skorelowane z wiekiem Księżyca (czyli dniem miesiąca synodycznego) i zarazem z jego lunacją (fazą). W szczególności, co dla nas posiada istotne znaczenie, w Warszawie o godz. 10 czasu środkowo-europejskiego (CSE) Księżyc góruje średnio na 1,9 doby przed nowiem i wówczas znajduje się na niebie na prawo od Słońca w odległości kątowej (azymucie) ok.  $24^\circ$ .

Prowadzi do tego stosunkowo prosty rachunek. Dla jego przeprowadzenia – oprócz posiadanych już danych – konieczna jest informacja, że Warszawa leży na  $21^\circ$  dł.wsch. i że z tego powodu miejscowy czas warszawski (MCW) jest średnio o 24 min. późniejszy od czasu środkowo-europejskiego (CSE). Z tego wynika, że doświadczenia w labiryncie rozpoczynaliśmy przeciętnie o

$$\text{godz. 10 min. 00 CSE} + \text{min. 24} = \text{godz. 10 min. 24 MCW.}$$

Moment ten różni się od południa średniego MCW o

$$\text{godz. 10 min. 24} - \text{godz. 12 min. 00} = - \text{min. 96.}$$

Skoro każdego poprzedniego dnia Księżyc w tym samym południku góruje o ok. 50 min. wcześniej – czyli 50 min./doba, to łatwo obliczyć, iż na 96 min. przed godz. 12 min. 00 MCW górował on w południku warszawskim 96 min. : 50 min./doba = 1,9 doby przed nowiem. Przypada to na wiek Księżyca  $29^d_5 - 1^d_9 = 27^d_6$ .

Azymut zaś między położeniem Księżyca o wieku  $27^d_6$  górującego w południku warszawskim o godz. 10 CSE a położeniem Słońca w tym momencie obliczymy pamiętając, że Słońce góruje w południku warszawskim w południe średniego MCW, czyli w

$$96 \text{ min.} = \text{godz. 1 min. 36} = 1,6 \text{ godz. po rozpoczęciu doświadczenia.}$$

Azymut Słońca w ciągu doby zmienia się średnio o

$$360^\circ : 24 \text{ godz.} = 15^\circ / \text{godz. Zatem o godz. 10 min. 24 MCW wynosi on } 1,6 \text{ godz.} \cdot 15^\circ / \text{godz.} = 24^\circ.$$

W rzeczywistości oba te wyniki mają charakter jedynie przybliżony. Z powodu zmieniających się prędkości ruchów obiegowych Ziemi i Księżyca (czego przyczyn nie będziemy tu omawiać) momenty górowania Księżyca w tym samym południku różnią się od tych, które można by obliczyć podanym przez nas wyżej uproszczonym rachunkiem.

O rozpiętości tych różnic mogą świadczyć następujące przykłady.

Oto w 1968 r. górowanie Księżyca w Warszawie w czasie zbliżonym do tego, w którym rozpoczynaliśmy doświadczenia na foto-elastyczny wybór świateł przez muchy – miało miejsce o godz. 10 min.  $00 \pm 04$  CSE – przypadało na różny wiek Księżyca:  $27^d_1$  (dn. 26–III),  $27^d_5$ , czyli na wartość  $L$  najbliższą obliczonej wyżej (dn. 23–VII), aż po  $28^d_1$  (dn. 18–XII).

Z drugiej znów strony w tymże samym roku, dla obliczonego przez nas wieku Księżyca  $27^d6 \pm 0^d1$  moment górowania Księżyca w Warszawie wahał się od godz. 9 min. 29 (dn. 18—XI) poprzez godz. 10 min. 00 (dn. 23—VII) aż po godz. 10 min. 26 (dn. 26—II). (Wszędzie tu podano czas śr.—europ., CSE i wiek Księżyca,  $L$ , obliczony dla tego czasu przez dodanie poprawki  $0^d4$  do tablicowego wieku — podawanego dla godz. 0 min. 00 GMT).

To samo zastrzeżenie, które wyraziliśmy w stosunku do momentu górowania Księżyca, odnosi się do jego **d o ł o w a n i a** — czyli jego przejścia przez południk różniący się o  $180^\circ$  od południka obserwatora. W pierwszym przybliżeniu zachodzi ono po upływie połowy miesiąca synodycznego od górowania Księżyca w południku obserwatora. Dla obserwatora w Warszawie Księżyc dołuże ok. godz. 10 MCW przed pełnią, w wieku ok.  $12^d6$ . Pomędzy tymi położeniami **K s i ę ż y c** odpowiednio **w s c h o d z i** (bliski pierwszej kwadry) lub **z a c h o d z i** (bliski ostatniej kwadry). Obserwator dokonujący spostrzeżeń w tym samym miejscu kuli ziemskiej (np. jak poprzednio, w Warszawie) i o tej samej godzinie (np. o godz. 10 CSE) stwierdzi zatem, że w różnych dniach miesiąca synodycznego Księżyc będzie znajdował się w innym azymucie od Słońca i południka.

Jednakże obliczenie momentów wschodu i zachodu Księżyca jest jeszcze trudniejsze niż czasu jego kulminacji — czyli górowania i dołowania.

Chwile wschodu i zachodu Księżyca zależą bowiem nie tylko od wieku Księżyca. Wskutek różnicy między płaszczyzną ekliptyki (orbity ziemskiej) i orbity Księżyca oraz nieprostokątności osi Ziemi do płaszczyzny jej orbity — **o k r e s c z a s u**, w którym Księżyc znajduje się nad horyzontem w ciągu doby w punkcie leżącym na danej szerokości geograficznej ( $\varphi$ ) nie jest jednakowy podczas całego roku. Dlatego też **w y s o k o ś ć** K s i ę ż y c a nad horyzontem ( $\vartheta$ ) będzie różna nie tylko przy dokonywaniu spostrzeżeń w tym samym miejscu kuli ziemskiej i o tej samej godzinie w różnych dniach miesiąca synodycznego — czy też jednego dnia, o różnych godzinach\* — ale nawet w momentach górowania Księżyca w różnych porach roku (por. Przypis IV). Przesuwać się też będą odpowiednio momenty wschodu i zachodu ziemskiego satelity.

Z tych powodów dane dotyczące momentów wschodu, górowania, zachodu i dołowania Księżyca czerpaliliśmy ze wspomnianego już "Rocznika Astronomicznego" [146].

---

\* Obliczanie wysokości Księżyca nad horyzontem poza momentami jego górowania wymaga stosowania trygonometrii sferycznej. Wyobrażenie o wielkości zmian wysokości w różnych okresach roku można natomiast uzyskać prościej — ograniczając się tylko do przejścia Księżyca przez miejscowy południk. Należy mianowicie znaleźć na dany dzień tzw. *deklinację Księżyca* ( $\delta$ ) z tablic astronomicznych — np. z "Rocznika Astronomicznego" lub popularnego czasopisma naukowego *Urania* i obliczyć wysokość ( $\vartheta$ ) dla danej szerokości geograficznej północnej ( $\varphi$ , np. dla Warszawy  $52^\circ 15'$ ) ze wzoru

$$\vartheta = 90^\circ - (\varphi - \delta).$$

## PRZYPIS IV

Analizę funkcji (6) podjęliśmy w postaci

$$\delta^* = a \sin(aL + b) + c,$$

gdzie ze względu na to, że jeden okres funkcji (tj.  $360^\circ$ ) przebiega w ciągu 29,53 dni miesiąca synodycznego – współczynnik  $a$  wynosi

$$a = 360^\circ : 29^d,53 = 12^{\circ},191/d,$$

zaś parametr  $c$  równa się 0, gdyż oś sinusoidy z założenia pokrywa się z osią  $L$ . Badana przez nas funkcja przybiera więc ostatecznie postać:

$$\delta^* = a \sin(12^{\circ},191/d \cdot L + b). \quad (6a)$$

Wartości parametrów  $a$  i  $b$  tej funkcji obliczono w Centrum Obliczeniowym PAN w Warszawie na podstawie uzyskanych w naszych eksperymentach odchylen  $\delta$  dla danych wartości wieku Księżyca ( $L$ ). Dla muchy plujki (*Calliphora*) wynoszą one:  $a = 0,047$ ,  $b = -233^{\circ},547$ , zaś dla muchy domowej (*Musca*) – gdzie wszakże, jak już podkreślono, związek  $\delta$  z  $L$  nie okazał się istotny statystycznie:  $a = 0,016$ ,  $b = -99^{\circ},997$ . Wykres funkcji (6a) dla *Calliphora* przedstawia rys. 13.

W przypadku much plujek, maksimum funkcji  $\delta^*(L)$  przypada na wartość argumentu (wieku Księżyca,  $L$ ) ok.  $26^d,5$ , a więc okragło na 3 dni przed nowiem. W tym dniu górowanie Księżyca występuje w przybliżeniu na  $3 \cdot 50$  min.  $\approx$  godz. 2 min. 30 przed miejscowym południem, to jest w Warszawie ok. godz. 9 min. 30 MCW (tzn. o godz. 9 min. 06 CSE).

Należy tu jednak mieć na uwadze dyskutowane w Przepisie III odchylenia położenia Księżyca od wartości oczekiwanych na podstawie tak uproszczonego obliczenia. Na przykład w 1968 r. dla wieku Księżyca ( $L$ )  $26^d,5 \pm 0^d,1$  moment jego górowania w Warszawie wahał się od godz. 8 min. 39 CSE (dn. 17–XI), poprzez bliski obliczonego – godz. 9 min. 07 (dn. 22–VII i 19–IX) aż po godz. 9 min. 21 (dn. 24–IV).

U much domowych minimum  $u$  jego odchylenia wypada około  $L = 0^d,8$ , gdy Księżyc w pobliżu nowiu góruje w Warszawie ok. godz. 12 min. 40 MCW (tj. ok. godz. 12 min. 16 CSE).

Funkcja (6a) byłaby równoważna zależności odchylen  $\delta$  od wysokości Księżyca tylko wówczas, gdyby oś Ziemi była prostopadła do płaszczyzny jej orbity, gdyby ta ostatnia pokrywała się z płaszczyzną orbity Księżyca i gdyby ruchy tych ciał miały charakter ruchu jednostajnego po kole. Jak wiadomo [155], jest inaczej. Z drugiej strony, wobec wspomnianej już trudności obliczania wysokości Księżyca nad horyzontem poza momentami jego górowania w południku – musieliśmy zrezygnować z przeprowadzenia analizy zależności reakcji fototaktycznych much od wysokości Księżyca *sensu stricto*. Dlatego też dyskusję związku fototaksji z wysokością tego satelity Ziemi prowadziliśmy pośrednio – przyjmując, że wysokość jest największa w czasie górowania. Jest to jednakże prawdą tylko podczas jednego obiegu Księżyca wokół Ziemi. W ciągu roku bowiem deklinacja Księżyca zmienia się w granicach od  $-28^{\circ}36'$  do  $+28^{\circ}36'$  [155], a co za tym idzie (por. Przepis III) – wysokość Księżyca nad horyzontem zmienia się w Warszawie w granicach od  $9^{\circ}09'$  do  $66^{\circ}21'$ . Największą wysokość Księżyc w pobliżu nowiu osiąga latem, najmniejszą – zimą; (*mutatis mutandis* – Księżyc w pełni najwyżej wznosi się w Warszawie nad horyzontem w zimie). Stąd płynnie wniossek, iż w czasie rozpoczy-

nania naszych doświadczeń, ok. godz. 10 CSE w porze letniej — bliski pierwszej kwadry wschodzący Księżyc albo bliski ostatniej kwadry Księżyc zachodzący może się wznosić nad horyzont co najmniej tak wysoko jak górujący zimą Księżyc w pobliżu nowiu.

## PRZYPIS V.

Przy badaniu preferencji światła monochromatycznych w labiryncie do wyboru podwójnego godna zalecenia wydaje się następująca procedura.

(1) W przypadku zamierzonego eksperymentowania na owadach o nie zbadanej dotychczas zależności  $P(\lg I)$  — por. wzór (6), należy choćby prowizorycznie oszacować wpierw wartości  $P_{\text{maks}}$  oraz  $I_{\text{kryt min}}$ , pamiętając, że

$$P_{\text{maks}} = 1 - P_{\text{min}}, \quad \text{zaś } I_{\text{kryt min}} = 1 / I_{\text{kryt maks}}.$$

Wykorzystać tu można funkcję  $P(\lg I)$  przybliżoną, we wzorze (4).

(2) Następnie wskazane jest ustalenie ważnych dla dalszej procedury doświadczalnej granicznych długości fali światła [monochromatycznych] wywołujących jeszcze maksymalny wybór (tj.  $P_{\text{maks}}$ ) wówczas, gdy są one przeciwstawiane ciemnemu ramieniu labiryntu, ich natężenie użyte w teście odpowiada zaś wartości  $I_{\text{kryt min}}$  (tj. u *Musca* 1/16, u *Calliphora* 1/128) maksymalnego natężenia oświetlenia osiąganego w pracowni przy tych długościach fali ( $\lambda$ ).

(3) Teraz można badać parami wybór światła monochromatycznych równokwantowych o długościach fali ( $\lambda$ ) zawartych w ustalonych w 2-gim etapie granicach. Można jedną z wartości  $\lambda$  przyjąć jako standardową. Wskazane jest dostosowanie natężeń stosowanych światła do natężenia oszacowanego w etapie 2-gim dla światła z tego końca przedziału, który jest bliski granicy wrażliwości spektralnej danego gatunku (a więc u much — światła czerwonego).

(4) Następnie godne zalecenia wydaje się przeprowadzenie dwóch serii doświadczeń, w których natężenie raz jednego, drugi raz drugiego ze światła w przeciwstawianej parze podnosi się  $I_{\text{kryt maks}}$  razy (a więc 16 razy u *Musca*, 128 zaś razy u *Calliphora*). W ten sposób można wyeliminować ewentualny wpływ względnej subiektywnej [dla owadów] jasności używanych barwnych światła na ich preferowanie. Temu właśnie celowi służą restrykcje omówione w etapie 2-gim.

Stosowanie natężeń światła różniących się w słabszym stopniu przedstawia niebezpieczeństwo, że uzyskane różnice proporcji ( $P$ ) leżących na rys. 10 na linii zależności logarytmicznej — tj. pomiędzy  $I = 1$  oraz  $I_{\text{kryt maks}}$  — będą nieistotne statystycznie i uniemożliwią jednoznaczną ocenę, czy jedno z badanych światła jest czy też nie jest preferowane dzięki swemu odcieniowi barwnemu.

1911

1912

1913

1914

1915

1916

1917

1918

1919

1920

1921

1922

1923

1924

1925

1926

1927

1928

1929

1930

1931

1932

## CYTOWANE PISMIENICTWO

- [1] AKIMOWICZ, N.N., BAŁAŁŁA, O. A.: Czego takje dusznaja pogoda? *Priroda*, 1970: 124–125.
- [2] ALEKSIEJEW, N.K.: O fotoreceptornom i fotokinetičeskom diejstwiu kryljev nasjekomych. *Ž. obszcz. Biol.*, 30, 1969: 292–303.
- [3] ALTMANN, G.: Die Orientierung der Tiere im Raum. Wittenberg Lutherstadt: A. Ziemsen. 1966, pp. 184.
- [4] AMOS, T. G.: Kinesis. *Nature, Lond.*, 208, 1965: 908–909.
- [5] ARMBRUST, E. J., GYRISCO, G. G.: The influence of some physical and biological factors on the phototactic response of the alfalfa weevil *Hypera postica*. *Ann. ent. Soc. Am.*, 61, 1968: 1561–1566.
- [6] AUTRUM, H. und BURKHARDT, D.: Die Belichtungspotentiale einzelner Sehzellen von *Calliphora erythrocephala* Meig. *Z. Naturf.*, 15b, 1960: 612–616.
- [7] AUTRUM, H. und METSCHL, N.: Beziehungen zwischen Lichtreiz und Erregung im Ocellunsnerven von *Calliphora erythrocephala*. *Z. Naturf.*, 16b, 1961: 384–388.
- [8] AUTRUM, H. und STUMPF, H.: Elektrophysiologische Untersuchungen über das Farbsehen von *Calliphora*. *Z. vergl. Physiol.*, 35, 1953: 71–104.
- [9] BARANOWSKA, M.: Zagadnienie granicy parności. *Gaz. Obserw. PIHM*, 1957 No. 8: 5–6.
- [10] BARKER, R. and COHEN, C.: Factors influencing phototaxis of houseflies. *J. Insect Physiol.*, 17, 1971: 133–142.
- [11] BAUERS, C.: Über die Orientierung wirbelloser Tiere zum Licht. *Zool. Jb. (Physiol.)*, 64, 1953: 384–390.
- [12] BAYRAMOĞLU–ERGENE, S.: Die stimulierende Wirkung der Antennen bei *Locusta migratoria migratorioides*. *Z. vergl. Physiol.*, 64, 1969: 346–350.

- [13] BAYRAMOĞLU-ERGENE, S.: Untersuchungen über den beschleunigenden Einfluss mechanischer Schwingungen auf die positive Phototaxis bei *Locusta migratoria*. *Z. vergl. Physiol.*, 64, 1969: 351-354.
- [14] BECKER, G.: Reaktion von Insekten auf Magnetfelder, elektrische Felder und atmosphärische. *Z. angew. Ent.*, 54, 1964: 75-88.
- [15] BECKER, G.: Zur Magnetfeld-Orientierung von Dipteren. *Z. vergl. Physiol.*, 51, 1965: 135-150.
- [16] BEETSMA, J., RUITER, L. de and WILDE, J. de: Possible influence of neotene and ecdysone on the sign of phototaxis in the Eyed Hawk caterpillar *Smerinthus ocellata* L. *J. Insect Physiol.*, 8, 1962: 251-257.
- [17] BERTHOLD, R. and BENTON, A. W.: Honey bee photoresponse as influenced by age. Part I. Workers. *Ann. ent. Soc. Am.*, 63, 1970: 136-139.
- [18] BERTHOLF, L. M.: Reactions of the honeybee to light. *J. agric. Res.*, 42, 1931: 379-419.
- [19] BERTHOLF, L. M.: The extent of the spectrum for *Drosophila* and the distribution of stimulative efficiency in it. *Z. vergl. Physiol.*, 18, 1932: 32-64.
- [20] BIRUKOW, G.: Orientation behaviour in insects and factors which influence it. In "Insect Behaviour" ed. by P. Haskell. London: Royal Entomological Society, 1966: 1-12.
- [21] BLUM, H. F.: An analysis of oriented movements of animals in light fields. *Cold Spring Harb. Symp. quant. Biol.*, 3, 1935: 210-223.
- [22] BLUM, H. F.: Photoorientation and the "Tropism Theory". *Quart. Rev. Biol.*, 29, 1954: 307-321.
- [23] BONAVENTURE, N.: La vision chromatique du chat. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris, Sér. D.*, 259, 1964: 2012-2015.
- [24] BOZLER, E.: Experimentelle Untersuchungen über die Funktion der Stirn- und Seitenaugen der Insekten. *Z. vergl. Physiol.*, 3, 1925: 145-182.
- [25] BRAITENBERG, V.: Taxis, kinesis and decussation. *Prog. Brain Res.*, 17, 1965: 210-222.
- [26] BRONSZTEJN, I. N., SIEMIENDAJEW, K. A.: Matematyka. Poradnik encyklopedyczny. Warszawa: PWN, 1968, pp. 856.
- [27] BROWN JR, F. A.: The rhythmic nature of animals and plants. *Am. Scient.*, 47, 1959: 147-168.
- [28] BROWN JR, F. A.: Response to pervasive geophysical factors and the biological clock problem. *Cold Spring Harb. Symp. quant. Biol.*, 25, 1960: 57-71.

- [29] BROWN JR, F.A.: Extrinsic rhythmicity: A reference frame for biological rhythms under so-called constant conditions. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 98, 1962: 775-787.
- [30] BROWN JR, F.A.: An orientational response to weak gamma radiation. *Biol. Bull.*, 125, 1963: 206-225.
- [31] BROWN JR, F.A.: A unified theory for biological rhythms. In "Circadian Clocks" ed: by J. Aschoff. Amsterdam: North-Holland Publ. Co., 1965: 231-261.
- [32] BROWN JR, F.A.: A hypothesis for extrinsic timing of circadian rhythms. *Can. J. Bot.*, 47, 1969: 287-298.
- [33] BROWN JR, F.A., HALL, V.B.: The directive influence of light upon *Drosophila melanogaster* Meig. and some of its eye mutants. *J. exp. Zool.*, 74, 1936: 205-220.
- [34] BROWN JR, F.A., PARK, Y.H.: Association-formation between photic and subtle geophysical stimulus patterns. A new biological concept. *Biol. Bull.*, 132, 1967: 311-319.
- [35] BUDDENBROCK, W. von: Vergleichende Physiologie. Bd. I. Sinnesphysiologie. Basel: Birkhauser, 1952, pp. 504.
- [36] BULLOCK, T.H. and HORRIDGE, G.A.: Structure and function in the nervous system of invertebrates. S. Francisco and London: W.H. Freeman and Co., 1965. Vol. I, pp. XX+798. Vol. II, pp. VIII, 799-1720.
- [37] BURKHARDT, D.: Colour discrimination in insects. *Adv. Insect Physiol.*, 2, 1964: 131-173.
- [38] BURSELL, E.: The effect of humidity on the activity of tsetse flies. *J. exp. Biol.*, 34, 1957: 42-51.
- [39] CAMERON, J.W. MacBain: The reactions of the housefly, *Musca domestica* Linn., to light of different wave-lengths. *Can. J. Res., sec. D*, 16, 1938: 307-342.
- [40] CAMPAN, M.: Étude quantitative de la facilitation exercée par des stimulations vibratoires sur la géocinèse et photocinèse de *Drosophila melanogaster* Meigen. *C. r. Séanc. Soc. Biol.*, 160, 1966: 672-674.
- [41] CARTHY, J.D.: An introduction to the behaviour of invertebrates. London: G. Allen and Unwin Ltd., 1958, pp. XIII+380.
- [42] CASSIER, P.: Étude de la photo-inhibition chez *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.) (Insecte Orthoptéroïde). *C.r. heb. Séanc. Acad. Sci., Paris, Sér. D*, 255, 1962: 385-387.
- [43] CHAUVIN, R.: Życie i obyczaje owadów. Warszawa: PWN, 1966, pp. 245.



- [44] CHMURZYŃSKI, J.A.: Badania porównawcze nad orientacją owadów żyjących na piaskach. I seria: Orientacja przestrzenna os grzebaczowatych (*Sphegidae*) przy powrocie do gniazda (I). *Polsk. Pismo ent.*, 22 (1952), 1953: 11–68.
- [45] CHMURZYŃSKI, J.A.: Preliminary notes on the colour preferences of females *Bembex rostrata* (L.) (Hymenoptera, *Sphegidae*). A preliminary note. *Ekol. pol.*, Ser. A. 1957 No.2: 7–13.
- [46] CHMURZYŃSKI, J.A.: Dalsze badania nad orientacją przestrzenną samic *Bembex rostrata* (L.) (Hymenopt., *Sphegidae*). *Zjazd Anat. Zool. pol.*, 1959: 488–490.
- [47] CHMURZYŃSKI, J.A.: Badania nad orientacją przestrzenną samic *Bembex rostrata* (L.) (Hymenoptera, *Sphecoidea*). [Dysertacja doktorska]. Warszawa: Instytut Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego, 1960, pp. XXIII+ +170 [maszynopis].
- [48] CHMURZYŃSKI, J.A.: The stages in the spatial orientation of female digger wasp *Bembex rostrata* (L.) (Hymenoptera, *Sphegidae*). *Anim. Behav.*, 11, 1963: 607–608.
- [49] CHMURZYŃSKI, J.A.: Studies on the stages of spatial orientation in female *Bembex rostrata* (Linné 1758) returning to their nests (Hymenoptera, *Sphegidae*). *Acta Biol. exp. (Warsaw)*, 24, 1964: 103–132.
- [50] CHMURZYŃSKI, J.A.: Some remarks on the optics of the *Bembex rostrata* (L.) eye (Hymenoptera, *Sphegidae*). *Zool. Polon.*, 13 (1963), 1964: 111–135.
- [51] CHMURZYŃSKI, J.A.: Orientacja przestrzenna latających błonkówek. *Przegl. zool.*, 8, 1964: 119–137.
- [52] CHMURZYŃSKI, J.A.: Rola układów spoistych w orientacji bliskiej samic wardzanki *Bembex rostrata* (L.) (Hymenoptera, *Sphegidae*). *Mat. VIII Zjazd PTZool.*, 1965: 102–103.
- [53a] CHMURZYŃSKI, J.A.: [Dyskusja referatu J. J. A. van IERSEL and J. van den ASSEM: "Aspects of orientation in the diggerwasp *Bembix rostrata*"]. *Anim. Behav.*, Suppl. 1, 1964: 161–162.
- [53b] CHMURZYŃSKI, J.A.: Preference for discontinuous shapes and patterns in the proximate orientation of female *Bembex rostrata* (L.) (Hymenoptera, *Sphegidae*). *Int. Congr. Psychol.*, 18, Symp. I, 1966: 148–150.
- [54] CHMURZYŃSKI, J.A.: Pracownia Etologii Zwierząt Zakładu Biologii Instytutu Biologii Doświadczalnej im. Marcellego Nenckiego PAN w Warszawie. *Przegl. zool.*, 10, 1966: 165–174.

- [55] CHMURZYŃSKI, J.A.: Research on animal behavior at the Nencki Institute of Experimental Biology. *Acta Biol. exp. (Warsaw)*, 26, 1966: 79–94.
- [56] CHMURZYŃSKI, J.A.: On the role of relations between landmarks and the nest-hole in the proximate orientation of female *Bembex rostrata* (Linné) (Hymenoptera, Sphegidae). *Acta Biol. exp. (Warsaw)*, 27, 1967: 221–254.
- [57] CHMURZYŃSKI, J.A.: On the orientation of the house fly (*Musca domestica* L.) towards white light of various intensities. *Bull. Acad. polon. Sci., Cl. II, Sér. Sci. biol.*, 15, 1967: 415–422.
- [58] CHMURZYŃSKI, J.A.: Taksje. *Wielka Encyklopedia Powszechna PWN*, 11, 1968: 372.
- [59] CHMURZYŃSKI, J.A.: Orientation of blowflies (*Calliphoridae*) towards white light of various intensities. *Bull. Acad. polon. Sci., Cl. II, Sér. Sci. biol.*, 17, 1969: 321–324.
- [60] CHMURZYŃSKI, J.A.: Finding the way and recognition of site in flying aculeate Hymenoptera. *Proc. XIII int. Congr. Ent.*, (1968), 2, 1971: 9–10.
- [61a] CHMURZYŃSKI, J.A.: Zoopsychologia. *Wielka Encyklopedia Powszechna PWN*, 12, 1969: 747–748.
- [61b] CHMURZYŃSKI, J.A.: Etologia a zoopsychologia. W "Epistemologia pragmatyczna" pod red. J. Sulowskiego. Wrocław: Ossolineum, t.1, w druku.
- [62] CHMURZYŃSKI, J.A.: W poszukiwaniu istoty życia. W "Organizm jako jednostka biologiczna. Materiały dla nauczycieli do zajęć fakultatywnych grupy biologiczno-chemicznej" pod red. T. Zabłockiej. Warszawa: PZWS, t. 2, w druku.
- [63] CHMURZYŃSKI, J.A. i LIPIŃSKA, B.: Fototaksja i chromotaksja u plujki *Calliphora erythrocephala* (Meigen) (Diptera). *Mat. VIII Zjazd PTZool.*, 1965: 100–101.
- [64] COLE, W.H.: Note on the relation between photic stimulus and the rate of locomotion in *Drosophila*. *Science*, 55, 1922: 678–679.
- [65] COMMON, I.F.B.: Insects and artificial light. *Aust. nat. Hist.*, 14, 1965: 301–304.
- [66] COUTURIER, A.: Sensibilité différentielle du Hanneton commun (*Melolontha melolontha* L.) (Coléopt. Scarabaeidae) vis-à-vis de certaines longueurs d'onde du spectre visible. *Annls Soc. ent. France*, 3, 1967: 767–770.
- [67] DAW, N.W. and PEARLMAN, A.L.: Cat colour vision: Evidence for more than one cone process. *J. Physiol. Lond.*, 211, 1970: 125–137.

- [68] DEMEL, K.: *Zwierzę i jego środowisko*. Warszawa: PWN, 1967, pp. 600.
- [69] DETHIER, V.G.: *The physiology of insect senses*. London: Methuen and Co., Ltd., 1963, pp. IX+266.
- [70] DINGLE, H.: The occurrence and ecological significance of color responses in some marine *Crustacea*. *Am. Nat.*, 96, 1962: 151-160.
- [71] DOBROWOLSKI, J.: Wpływ cykli księżycowych na rozród zwierząt. *Wszechświat*, 1971: 156-158.
- [72] DOLLEY, W.L.: The rate of locomotion in *Vanessa antiopa* in intermittent light and in continuous light of different illuminations, and its bearing on the "Continuous Action Theory" of orientation. *J. exp. Zool.*, 23, 1917: 507-518.
- [73] DOLLEY, W.L.: The relative stimulating efficiency of continuous and intermittent light in the tachina fly, *Archytas aterrima*. *Am. J. Physiol.*, 44, 1923: 364-370.
- [74] DOLLEY, W.L. and GOLDEN, L.H.: The effect of temperature at which reversal in reaction to light in *Eristalis tenax* occurs. *Biol. Bull.*, 92, 1947: 178-186.
- [75] DOLLEY, W.L. and WHITE, J.D.: The effect of illumination on the reversal temperature in the drone fly *Eristalis tenax*. *Biol. Bull.*, 100, 1951: 84-89.
- [76] DOLLEY, W.L. and WIERDA, J.L.: Relative sensitivity to light of different parts of the compound eye of *Eristalis tenax*. *J. exp. Zool.*, 53, 1929: 129-139.
- [77] DONNER, K.O. und KRISZAT, G.: Die elektrophysiologisch bestimmte Sensitivitätsverteilung des Fliegenauges im sichtbaren Spektrum. *Arch. Zool.*, 42A, 1940 H. 3, No. 14: 1-7.
- [78] DUFAY, C.: Contribution à l'étude du phototropisme des Lépidoptères Noctuides. *Annls Sci. nat., Zool.*, 6, 1964: 281-406.
- [79] DUFAY, C.: Étude du phototropisme des Lépidoptères Noctuides. Applications aux chasses à la lumière. *Alexandria*, 4, 1965: 131-136.
- [80] DUFAY, C.: Étude du phototropisme des Noctuides (Lépidoptères). Comparaison de la stimulation exercée par des lumières intermittentes blanche et monochromatiques. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris, Sér. D*, 262, 1966: 1757-1759.
- [81] DUFAY, C.: Étude du phototropisme des Noctuides (Lépidoptères). Recherche de la variation du comportement suivant la fréquence de lumières intermittentes monochromatiques. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris, Sér. D*, 264, 1967: 2501-2504.

- [82] EMME, A.: Rytmy biologiczne. Warszawa: WP, 1968, pp. 199.
- [83] FEDECKA, B.: Badania ilościowe nad geotropizmem *Paramecium caudatum*. *Folia biol., Kraków*, 4, 1956: 65–75.
- [84] FRAENKEL, G.S. and GUNN, D.L.: The orientation of animals. Kineses, taxes and compass reaction. New York: Dover Publications, 1961, pp. XIII+376.
- [85] FRISCH, L. and CHOWNIK, A. (eds.): Biological clocks. *Cold Spring Harb. Symp. quant. Biol.*, 25, 1960, pp. XIII+524.
- [86] GRAHAM, K. and MOECK, I. A.: The aligning effect of light flicker on phototaxis of the ambrosia beetle *Trypodendron lineatum* (Oliver). *Can. J. Zool.*, 46, 1968: 602–603.
- [87] GRASSÉ, P.P.: Sur le phototropisme de quelques criquets. *C. r. Séanc. Soc. Biol.*, 89, 1923: 898–900.
- [88] GRĘBECKI, A.: O reakcji na światło larwy chrzączki *Molanna angustata* Curt. *Folia biol., Kraków*, 3, 1955: 95–115.
- [89] GURCHARAN, S. S.: Influence of temperature and humidity on the phototropic response of the larvae of *Trogoderma granarium* Everts (*Dermestidae, Coleoptera*). *Punjab agric. Univ. J. Res.*, 6, 1969 Suppl. 1: 233–236.
- [90] HADLER, N. M.: Heritability and phototaxis in *Drosophila melanogaster*. *Genetics*, 50, 1964: 1269–1277.
- [91] HADLER, N. M.: Genetic influence on phototaxis in *Drosophila melanogaster*. *Biol. Bull.*, 126, 1964: 264–273.
- [92] HANNA, H. M.: Effect of lunar periodicity on flight activity of *Coleoptera*. *Bull. Soc. ent. Égypte*, 53, 1970: 473–482.
- [93] HAUENSCHILD, C.: Lunar periodicity. *Cold Spring Harb. Symp. quant. Biol.*, 25, 1960: 491–497.
- [94] HAUFE, W. P. and BURGESS, L.: Design and efficiency of mosquito traps based on visual response to patterns. *Can. Ent.*, 92, 1960: 124–140.
- [95] HECHT, O.: Light and color reactions of *Musca domestica* under different conditions. *Bull. ent. Soc. Amer.*, 16, 1970: 94–98.
- [96] HECKERT, H.: Lunationsrhythmen des menschlichen Organismus. Methodisches und Ergebnisse. Leipzig: Akad. Verlagsges., Geist & Portigk, 1961, pp. VIII+126.
- [97] HELSON, G.A.H.: Instinct or electricity – what makes the porina fly? *N. Z. Jl. Agric.*, 119, 1959: 38–39.
- [98] HERMAN, S. S.: Spectral sensitivity and phototaxis in the opossum shrimp, *Neomysis americana* Smith. *Biol. Bull.*, 123, 1962: 562–570.

- [99] HERMS, W. B.: The photic reactions of Sarcophagid flies, especially *Lucilia caesar* L. and *Calliphora vomitoria* L. *J. exp. Zool.*, 10, 1911: 167–226.
- [100] HUBER, F.: Neural integration (Central nervous system). In "The Physiology of *Insecta*" ed. by M. Rockstein. New York: Academic Press, 1965. Vol. 2: 333–406.
- [101] HÜSING, J. O. *et al.*: Über Reaktionen der Honigbiene (*Apis mellifica* L.) gegenüber elektrischen Feldern. *Naturwissenschaften*, 47, 1960: 22–23.
- [102] JACK, R. W., WILLIAMS, W. L.: The effect of temperature on the reaction of *Glossina morsitans* Westw. to light. A preliminary note. *Bull. ent. Res.*, 28, 1937: 499–503.
- [103] JANDER, R.: Insect orientation. *A. Rev. Ent.*, 8, 1963: 95–114.
- [104] JANDER, R.: Grundleistungen der Licht- und Schwereorientierung von Insekten. *Z. vergl. Physiol.*, 47, 1963: 381–430.
- [105] JANDER, R. und BARRY, C. K.: Die phototaktische Gegenkopplung von Stirnocellen und Facettenaugen in der Phototropotaxis der Heuschrecken und Grillen (*Saltatoptera: Locusta migratoria* und *Gryllus bimaculatus*). *Z. vergl. Physiol.*, 57, 1958: 432–458.
- [106] KERFOOT, W. B.: The lunar periodicity of *Sphecodogastra texana*, a nocturnal bee (*Hymenoptera: Halictidae*). *Anim. Behav.*, 15, 1967: 479–486.
- [107] KÜHN, A.: Die Orientierung der Tiere im Raum. Jena: G. Fischer, 1919, pp. IV+71.
- [108] LANG, H. J.: Übereinstimmungen im Verlauf lunarer Rhythmen bei verschiedenartigen biologischen Vorgängen. *Naturwissenschaften*, 52, 1965: 401.
- [109] LINDAUER, M.: Allgemeine Sinnesphysiologie. Orientierung im Raum. *Fortschr. Zool.*, 16, 1963: 59–140.
- [110] LINDAUER, M. und MARTIN, H.: Die Schwereorientierung der Bienen unter dem Einfluss des Erdmagnetfeldes. *Z. vergl. Physiol.*, 60, 1968: 219–243.
- [111] LIPÍŃSKA-SKAWIŃSKA, B. and CHMURZYŃSKI, J. A.: Phototactic choice between two white light sources of various intensity in blowfly, *Calliphora erythrocephala* Meig. *Experientia*, 24, 1968: 283–284.
- [112] LÜDTKE, H.: Die Funktion waagrecht liegender Augenteile des Rückenschwimmer. *Z. vergl. Physiol.*, 22, 1935: 67–118.
- [113] LUDWIG, W.: Seitenstetigkeit niederer Tiere. II – Menotaxis. *Z. wiss. Zool.*, 146, 1934: 193–235.

- [114] MADGE, D.S.: The light reactions and feeding activity of larvae of the cutworm *Tryphaena pronuba* L. (*Lepidoptera: Noctuidae*). Part I. Laboratory investigations. *Ent. exp. appl.*, 7, 1964: 47–61.
- [115] MARAK, G.E. and WOLKEN, J.J.: An action spectrum for the fire ant (*Solenopsis saevissima*). *Nature, Lond.*, 205, 1965: 1328–1329.
- [116] MAST, S.O.: Light and the behavior of organisms. New York: J. Wiley & Sons, London: Chapman & Hall, 1911, pp. XI+410.
- [117] MAST, S.O., DOLLEY, W.L.: The relation between the stimulating efficiency of intermittent and continuous light. *Am. J. Physiol.*, 72, 1925: 84–88.
- [118] MAW, M.G.: Physics in entomology: sound and electricity in insect behavior. *Proc. N. cent. Br. Am. Ass. Ent.*, 18, 1963: 6–10.
- [119] MAYER, A.G. and SOULE, C.G.: Some reactions of caterpillars and moths. *J. exp. Zool.*, 3, 1906: 415–433.
- [120] MAZUCHIN-PORSZNIAKOW, G.A.: Poczemu nasjekomyje letiat na swiet. *Ent. Obozr.*, 39, 1960: 52–58.
- [121] MAZUCHIN-PORSZNIAKOW, G.A.: Zrienije nasjekomych. Moskwa: Nauka, 1965, pp. 263.
- [122] MÉDIONI, J.: Contribution à l'étude psycho-physiologique et génétique du phototropisme d'un insecte: *Drosophila melanogaster* Meigen. *Thès. Fac. Sci. Univ. Strasb.*, Sér. E, 1961: 1–159.
- [123] MÉDIONI, J.: La variabilité des comportements taxisques. Ses principales conditions écologiques et organiques. *Ergebn. Biol.*, 26, 1963: 65–82.
- [124] MÉDIONI, J.: Quelques réflexions sur la place des tropismes et des taxis dans le comportement animal. *Psychol. franç.*, 9, 1964: 27–34.
- [125] MÉDIONI, J.: Sur les variations héréditaires des reactions a la lumière chez la *Drosophila*. *Acta psychol.*, 23, 1964: 93–95.
- [126] MÉDIONI, J.: Effet inhibiteur de la lumière blanche sur l'activité locomotrice "spontanée" de la Drosophile (*Drosophila melanogaster* Meigen). *C. r. Séanc. Soc. Biol.*, 160, 1966: 667–671.
- [127] MÉDIONI, J.: Premières données sur le rythme journalier de l'activité locomotrice chez *Drosophila melanogaster* (Dipt. *Drosophilidae*). *Annls Épiphyt.*, 19, 1968: 193–194.
- [128] MERGENTALER, J.: Pełnia Książcyca i pioruny. *Urania, Kraków*, 42, 1971: 84–85.
- [129] MICHEL, R.: Étude expérimentale de l'influence de la lumière et de la température sur la tendance au vol du criquet pèlerin (*Schistocerca gregaria* Forsk.). *Rev. Comport. anim.*, 4, 1970: 3–21.

- [130] MILLER, J.G.: Systemy żywe. *Prakseologia*, 1959 Nr 34: 7–265.
- [131] MILLER, T.A.: The influence of moonlight and other environmental factors on the abundance of certain mosquito species in light-trap collections in Thailand. *J. med. Ent.*, 7, 1970: 555–561.
- [132] MILNE, L.J., MILNE, M.J.: Invertebrate photoreceptors. In "Radiation Biology" ed. by A. Hollaender. New York: McGraw-Hill Book Co., 1956. Vol. 3: 621–692.
- [133] MOORE, A.R. and COLE, W.H.: The response of *Popillia japonica* to light and the Weber-Fechner Law. *J. gen. Physiol.*, 3, 1921: 331–335.
- [134] NIELSEN, E.T.: Use of the electronic flash to record activity of small animals. *Nature, Lond.*, 183, 1957: 625–626.
- [135] OLESZYŃSKI, T.: Miernictwo techniki świetlnej. Warszawa: PWN, 1957, pp. 331.
- [136] PARDI, L., PAPI, F.: Kinetic and tactic responses. In "Physiology of Crustacea" ed. by T. Waterman. London: Academic Press, 1961. Vol. 2: 365–393.
- [137] PATLAK, C. S.: Random walk with persistence and external bias. *Bull. math. Biophys.*, 15, 1953: 311–338.
- [138] PATLAK, C. S.: A mathematical contribution to the study of orientation of organisms. *Bull. math. Biophys.*, 15, 1953: 431–476.
- [139] PERKAL, J.: Matematyka dla przyrodników i rolników.  
 a) Część I. Warszawa: PWN, 1958, pp. 254.  
 b) Część II. Warszawa: PWN, 1963, pp. 315.  
 c) Część III. Warszawa: PWN, 1963, pp. 359.
- [140] PERTTUNEN, V.: Effect of desiccation on the light reactions of some terrestrial arthropods. *Ergebn. Biol.*, 26, 1963: 90–97.
- [141] PERTTUNEN, V. and AHONEN, U.: The effect of age on the humidity reaction of *Drosophila melanogaster* (Dipt., *Drosophilidae*). *Annls ent. fenn.*, 22, 1956: 63–71.
- [142] PERTTUNEN, V. and HÄYRINEN, T.: Effect of light intensity and air humidity on flight initiation in *Blastophagus piniperda* L. (*Col. Scotylidae*). *Entomologica scand.*, 1, 1970: 41–46.
- [143] PRECHT, H.: Das Taxisproblem in der Zoologie. *Z. wiss. Zool.*, Abt. A, 156, 1942: 1–121.
- [144] PRECHT, H.: Über die Orientierung der Tiere zum Licht. *Verh. dt. zool. Ges.*, (1951), 1952: 242–247.

- [145] PRESMAN, A.S.: Pola elektromagnetyczne a żywa przyroda. Warszawa: PWN, 1971, pp. 364.
- [146] RADECKI, J. i inni: Rocznik astronomiczny na rok 1968. Warszawa: PPWK, t. 23, 1967: pp. 115.
- [147] RAMACHANDRA RAO, T.: Visual responses of mosquitoes artificially rendered flightless. *J. exp. Biol.*, 24, 1947: 64-78.
- [148] RESS, C.J.C.: Age dependency of response in an insect chemoreceptor sensillum. *Nature, Lond.*, 227, 1970: 740-742.
- [149] RICHARD, G.: Contribution à l'étude du phototropisme des insectes au cours de leur vol. *Proc. 10th int. Congr. Ent. (1956)*, 2, 1958: 571-575.
- [150] RICHARD, G.: Les comportements élémentaires: tropismes et réflexes. *Encyclopédie Française*, 4, 1960: 483-487.
- [151] RIMET, M.: Contribution à l'étude des réactions motrices de *Daphnia pulex* de Geer à la lumière blanche. *Thès. Fac. Sci. Univ. Montpellier*, 1966: 1-63.
- [152] ROSE, M.: La question des tropismes. Paris: Presses Universitaires de France, 1929, pp. VII+459.
- [153] RUITER, L. de, and HORN, Ij. van der: Changes in phototaxis during larval life of the eyed hawk moth. *Nature, Lond.*, 179, 1957: 1027.
- [154] RUITER, L. de, and HORN, Ij. van der: Short-term oscillations in sign of phototaxis in the eyed hawk caterpillar (*Smerinthus ocellata* L.). *Experientia*, 13, 1957: 374-375.
- [155] RYBKA, E.: *Astronomia ogólna*. Warszawa: PWN, 1957, pp. 490.
- [156] SATIJA, R.C.: A histological study of the brain and thoracic nerve cord of *Calliphora erythrocephala* with special reference to the descending nervous pathways. *Res. Bull. Panjab Univ.*, 1958: No. 142: 81-96.
- [157] SCHNEIDER, F.: Beeinflussung der Aktivität des Maikäfers durch Veränderung der gegenseitigen Lage magnetischer und elektrischer Felder. *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, 33, 1960: 223-237.
- [158] SCHNEIDER, F.: Die Beeinflussung der ultraoptischen Orientierung des Maikäfers durch Veränderung des lokalen Massenverteilungsmusters. *Rev. suisse Zool.*, 71, 1964: 632-648.
- [159] SCHUÀ, K.: Untersuchungen über den Einfluss meteorologischer Elemente auf das Verhalten der Honigbienen (*Apis mellifica*). *Z. vergl. Physiol.*, 34, 1952: 258-277.



- [160] SCHWERDTFEGER, F.: Ökologie der Tiere. Ein Lehr- und Handbuch in drei Teilen. Band 1: Autökologie. Die Beziehungen zwischen Tier und Umwelt. Hamburg und Berlin: P. Parey, 1963, pp. 461.
- [161] SHELFORD, V.E.: The reaction of certain animals to gradients of evaporating power of air. *Biol. Bull.*, 25, 1913: 79-120.
- [162] SODERSTROM, E.L.: Phototactic response of adults of confused flour beetle and red flour beetle and larvae of black carpet beetle to flashes of blue-white light. *J. econ. Ent.*, 61, 1968: 973-975.
- [163] SOLLBERGER, A.: Biological rhythm research. Amsterdam: Elsevier Publishing Co., 1965, pp. XX+461.
- [164] STARKIEWICZ, W.: Psychofizjologia wzroku. Warszawa: PZWL, 1960, pp. 329.
- [165] STUMPH, H.: Elektrophysiologische Untersuchung des Farbensehens von Fliegen (*Calliphora*). *Naturwissenschaften*, 39, 1952: 574-575.
- [166] SZAFER, W. [i WOJTUSIAKOWA, H.]: Kwiaty i zwierzęta. Zarys ekologii kwiatów. Warszawa: PWN, 1969, pp. 386.
- [167] SZWANWICZ, B.: Entomologia ogólna. Warszawa: PWRiL, 1956, pp. 992.
- [168] TEMBROCK, G.: Podstawy psychologii zwierząt. Warszawa: PWN, 1971, pp. 228.
- [169] TINBERGEN, N.: The study of instinct. London: Oxford University Press, 1951, pp. XII+228.
- [170] TOMASCHEK, R.: Great earthquakes and the astronomical position of Uranus. *Nature, Lond.*, 184, 1959 No. 4681 Suppl. 4: 177-178.
- [171] TREHERNE, J.E. and BEAMENT, J.W.L. (eds.): The physiology of the insect central nervous system. London: Academic Press, and New York 1965, pp. IX+277.
- [172] TSHERNYSHEV, V.B.: The behaviour of insect and its light reactions. *Int. Congr. Psychol.*, 18, Symp. 1, 1966: 154-156.
- [173] TSHERNYSHEV, V.B.: Effect of external disturbance and time of day on the light reactions of some insects. *Annls ent. fenn.*, 36, 1970: 30-34.
- [174] TSUTSUMI, C.: Studies on the behavior of the housefly, *Musca domestica* L.
- a) I. The behavior and activity patterns under experimental conditions with special reference of the nighttime resting habit. *Jap. J. med. Sci. Biol.*, 19, 1966: 155-164.
  - b) II. Some environmental factors affecting the nighttime resting behavior of flies. *Jap. J. med. Sci. Biol.*, 21, 1968: 195-204.

- [175] UEXKÜLL, J. von, KRISZAT, G.: Streifzüge durch die Umwelten von Tieren und Menschen. Hamburg: Rowohlt, 1956, pp. 101.
- [176] ULLYOTT, P.: The behaviour of *Dendrocoelum lacteum*. II – Responses in non-directional gradients. *J. exp. Biol.*, 13, 1936: 265–278.
- [177] VIAUD, G.: Tropismes et pathies. *J. Psychol. norm. path.*, 42, 1949: 386–419.
- [178] VIAUD, G.: Recherches expérimentales sur le phototropisme des Planares. *Behaviour*, 2, 1950: 163–216.
- [179] VIAUD, G.: Les tropismes. Paris: Presses Universitaires de France, 1951, pp. 128.
- [180] VIAUD, G.: Taxies et tropismes dans le comportement instinctif. Dans "L'Instinct dans le Comportement des Animaux et de l'Homme". Paris: Masson et Cie, 1956: 5–43.
- [181] VIAUD, G.: Instynkty. Warszawa: PWN: 1965, pp. 196.
- [182] VOLLBEHR, J.: Zum phototaktischen Laufverhalten junger Honigbienen (*Apis mellifica* L.). *Experientia*, 27, 1971: 1174–1175.
- [183] WALTHER, J. B. und DODT, E.: Die Spektralsensitivität von Insekten-Komplexaugen im Ultraviolett bis 290 m $\mu$ . Elektrophysiologische Messungen an *Calliphora* und *Periplaneta*. *Z. Naturf.*, 14b, 1959: 273–278.
- [184] WEHNER, R. and LABHART, T.: Perception of the geomagnetic field in the fly *Drosophila melanogaster*. *Experientia*, 26, 1970: 967–968.
- [185] WEHNER, R., SCHÜMPERLI, R.: Aktionsspektrum der phototaktischen Spontan Tendenz bei *Drosophila melanogaster*. *Rev. suisse Zool.*, 76, 1969: 1087–1095.
- [186] WEVER, R.: Einfluss schwacher elektro-magnetischer Felder auf die circadiane Periodik des Menschen. *Naturwissenschaften*, 55, 1968: 29–32.
- [187] WIGGLESWORTH, V. B.: The principles of insect physiology. Revised 5th ed. London: Methuen & Co., New York: E.P. Dutton & Co., 1965, pp. VIII+741.
- [188] WOJTUSIAK, R. J.: Rozróżnianie barw u zwierząt a barwy kwiatów. *Kosmos*, ser. B, 62, 1937: 259–284.
- [189] WOJTUSIAK, R. J.: Orientacja przestrzenna ptaków. *Przegl. zool.*, 4, 1960: 254–271.
- [190] WOLF, E.: Das Verhalten der Bienen gegenüber flimmernden Feldern und bewegten Objekten. *Z. vergl. Physiol.*, 20, 1933: 151–161.
- [191] WOLF, E.: Der Einfluss von intermittierender Reizung auf die optischen Reaktionen von Insekten. *Naturwissenschaften*, 23, 1935: 369–371.

- [192] WOLF, E. and ZERRAHN-WOLF, G.: Flicker and the reactions of bees to flowers. *J. gen. Physiol.*, 20, 1937: 511-518.
- [193] WRIGHT, R. H.: Some quantitative aspects of insect attraction. *Can. Ent.*, 98, 1966: 1114-1117.
- [194] ZABŁOCKA, T.: Widzenie barw u much. *Praca doktorska*. [Warszawa:] Instytut Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego PAN, 1970, pp. 118 [maszynopis].
- [195] ZABŁOCKA, T.: Photopositive responses of *Musca domestica* and *Lucilia sp.* to monochromatic lights. *Acta Neurobiol. exp.*, 32, 1972: 55-64.
- [196] ZABŁOCKA, T.: The relation between the intensity of light and the preference to different wave-lengths in *Musca domestica* and *Lucilia sp.* *Acta Neurobiol. exp.*, 32, 1972: 65-71.
- [197] ZAJDLER, L.: *Atlantyda*. Warszawa: WP, 1968: pp. 356.
- [198] ZANFORLIN, M.: The inhibition of the light orientating reaction in insects. *Atti Memorie Accad. patavina*, Parte II: Cl. Sci. mat. nat., 82, 1969: 79-94.
- [199] ZANFORLIN, M.: The inhibition of light orientating reactions in caterpillars of *Lymantridae*, *Lymantria dispar* (L.) and *Orygia antiqua* (L.) (*Lepidoptera*). *Monitore zool. ital.*, N. S., 4, 1970: 1-19.
- [200] ZAUSZNICA, A.: *Nauka o barwie*. Warszawa: PWN, 1959, pp. 619.



"Zespół" z.604/73 n.200 A-86

<http://rcin.org.pl>