

Б. Н. ШВАНВИЧ

**О СТЕРЕОЭФФЕКТЕ ПОКРОВИТЕЛЬСТВЕННЫХ ОКРАСОК У ЧЕ-
ШУЕКРЫЛЫХ**

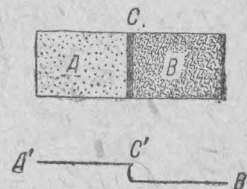
(Представлено академиком Н. И. Вавиловым 14 IX 1938)

Общеизвестно то необычайное совершенство многих покровительственных окрасок, которое приводит к почти полной невозможности заметить их обладателей среди естественной окружающей обстановки. После начального классического периода изучения этого явления важнейшим шагом вперед в данной области являются работы Тайера⁽¹⁾, продолженные Зюффертом⁽²⁾. Как правило например, покровительственно окрашенная птица имеет сравнительно темную спину, на боках окраска светлеет и постепенно переходит в светлый тон брюшной поверхности. Сидящая птица обычно освещена сверху, спинная поверхность оказывается максимально освещенной, а брюшная затенена. В результате взаимодействия расцветки и освещения вся поверхность тела приобретает один и тот же тон, впечатление телесности исчезает, и тело птицы кажется совершенно плоским. Кажущаяся потеря нормальной формы тела усиливает слияние птицы с окружающим фоном. В этом заключается принцип «обратного затенения», выдвинутый Тайером в его исследованиях окраски птиц и других позвоночных, а также гусениц. Зюфферт исследовал обратное затенение у гусениц и распространил этот принцип также на куколки бабочек.

Среди бабочек имеется множество примеров чрезвычайно совершенных покровительственных окрасок. Отличие от предыдущего однако в том, что у них окрашены преимущественно крылья, которые, вообще говоря, плоски, и потому описанная схема для них не подходит. Согласно более или менее общепринятому взгляду, на крыльях воспроизводится кора, сухие листья и тому подобные объекты. Сам Тайер придерживается в общем того же мнения и указывает например, что иногда можно видеть на крыле изображение предмета и отбрасываемой им тени. Однако же приводимые им данные малочисленны и не представляются доказательными для решения интересующего нас вопроса.

Последний ставится следующим образом. Если действительно рисунок крыла воспроизводит поверхности каких-то тел, имеющих в окружающей среде, если крыло и некоторый микроландшафт относятся друг к другу как фотоснимок к заснятому объекту, то можно ли каким-либо способом реконструировать форму и положение в пространстве этих гипотетических тел и поверхностей, можно ли восстановить этот воображаемый микроландшафт? Изучение покровительственных окрасок у бабочек посредством обычного метода приводит к отрицательному результату.

В каждом конкретном случае совершенно невозможно решить, «изображает ли» данная полоса пятно, или впадину, или, наоборот, выпуклость, и предполагаемое исследование не может быть даже начато. Поэтому для решения поставленного вопроса были применены два специальных метода—метод стереоскопических приборов и метод скульптурных моделей или стереомоделей. Что касается до первых, то их было испытано несколько. Если рассматривать обыкновенную фотографию через так называемую стереонадставку для микроскопа (но конечно без самого микроскопа), то получается стереоскопический эффект, снимок кажется рельефным. Для зеркального стереоскопа Пижона (4) готовят с одного негатива нормальный и обратный отпечатки и рассматривают один непосредственно, другой—через зеркальную призму. Призма обращает изображение, оно совпадает с таковым, видимым простым глазом, и возникает сильный стереоэффект. Для работы со стереонадставкой и другими аналогичными приборами достаточно одного крыла; в стереоскопе Пижона роль нормального и обратного отпечатков выполняют правое и левое крыло бабочек.



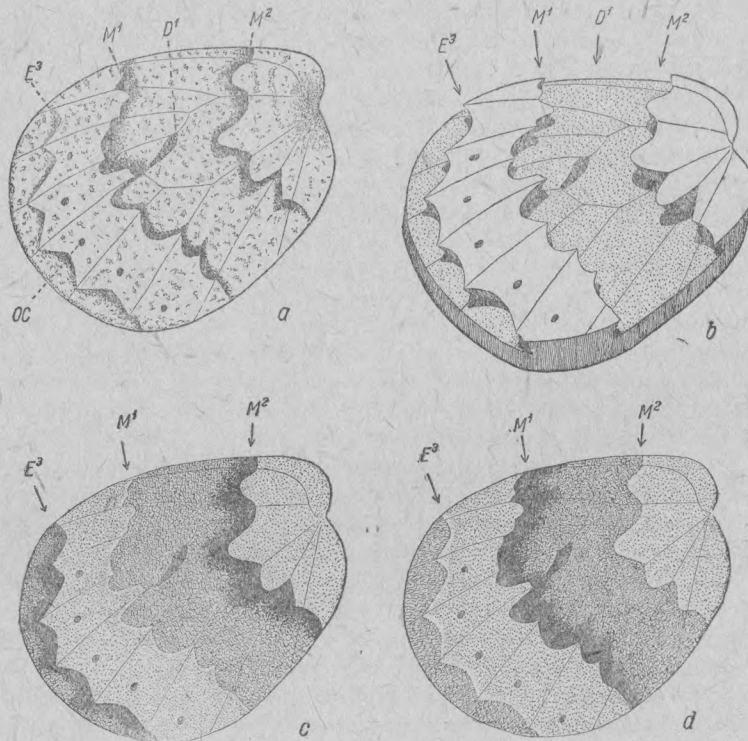
Фиг. 1.

Все приборы дали один и тот же результат. Рассматривая при их помощи крылья с хорошо выраженной покровительственной окраской, мы видим замечательную картину. Крыло более не кажется плоским, но наоборот поверхность его представляется резко неровной. Всюду видны выступы и впадины различных форм и размеров, приподнятые участки отбрасывают тени и т. д. Кажущийся рельеф у многих видов чрезвычайно сложен. Можно ли его считать за нечто сходное с какой-то действительностью? Как уже сказано, обыкновенные фотоснимки дают при тех же условиях нормальное рельефное изображение без всяких искажений. Отсюда следует заключить, что по описанному стереоскопическому эффекту можно правильно судить о той гипотетической неровной поверхности, которая воспроизведена в рисунке крыла; например видимой впадине должна соответствовать также впадина, а не выпуклость в воображаемом микроландшафте. При помощи описанного метода был изучен ряд видов чешуекрылых, принадлежащих к самым различным группам. Если во многих случаях, стереоэффект получался сразу, то в других это удавалось лишь после ряда видоизменений в методике, и наконец некоторые формы, как например знаменитая каллима, совсем не дают стереоэффекта. Как грубое общее правило, темные места крыльев кажутся погружившимися, а светлые выступают. Оно однако ограничено более специальным правилом. Если светлая *A* (фиг. 1) и темная *B* зоны разделены еще более темной полосой *C*, то светлая кажется лежащей выше, а темная ниже, так что на поперечном разрезе их пространственные отношения выражаются линией *A'C'B'*. Такое расположение, минимум трех цветов, видимому необходимо для возникновения стереоэффекта. Далее выяснилось, что компоненты рисунка крыла, существование которых было показано путем морфологического анализа (7, 9) и затем подтверждено экспериментально (1, 3, 10), имеют иногда определенную «стереохарактеристику». Например так называемая медиальная система полос (фиг. 2) обычно представляется в виде каналобразной впадины, идущей поперек крыла. Глазчатые пятна иногда имеют вид отверстий, уходящих куда-то далеко вглубь и потому черных.

Впечатления, получаемые при наблюдении стереоэффекта, настолько отчетливы, что естественно возникает мысль о скульптурном изображении видимого в стереоприборы рельефа. Оказалось вполне возможным при-

готовить из глины «стереомодели» покровительно окрашенных крыльев. Сложнейшие рисунки, например айлантового шелкопряда или алейандрового бражника со всеми их главными цветовыми переходами, поддаются скульптурному воспроизведению на неокрашенной глине посредством моделирования ее поверхности.

Весь полученный материал подготавливается в настоящее время к печати, здесь же мы остановимся лишь на одном простейшем примере рассматриваемого явления. На нижней поверхности заднего крыла *Erebia lappona*



Фиг. 2.—а—рисунок нижней стороны заднего крыла *Erebia lappona* Esp., б—стереомодель того же рисунка в освещении спереди, в—то же, вид сверху, освещение справа, д—то же, освещение слева. E^3 —третья наружная полоса, D^1 —первая дискальная, M^1 —первая срединная, M^2 —вторая срединная, OC —глазчатые пятна.

Esp. (*Rhopalocera*, Satyridae) (фиг. 2, а) имеется, как уже было показано (8), медиальная система из двух полос M^1 , M^2 , короткая дискальная полоса D^1 , наружная полоса E^3 и несколько точковидных глазчатых пятен OC . При рассматривании крыла в стереоприборы видно, что две зоны—одна между M^1 и M^2 и другая слева от E^3 —углублены по сравнению с остальной поверхностью, и D^1 и OC кажутся небольшими углублениями. Эти пространственные соотношения воспроизведены на модели (фиг. 2, б), которая несколько упрощена по сравнению с реальным рисунком; его мелкие компоненты в ней не представлены. Ясно однако же, что тени, отбрасываемые высокими частями модели на низкие, соответствуют полосам реального крыла. При освещении ее падающими лучами спереди и рассматривании в ракурсе (фиг. 2, б) сходство теней с полосами недостаточное. Оно однако очень усиливается, если, смотря на модель прямо сверху, осветить ее рассеянным светом либо сверху (фиг. 2, в) либо слева (фиг. 2, д). Тогда соответственно выступают тени, изображающие либо E^3 и M^2 , либо M^1 . Можно так подобрать освещение, что все три тени

будут видны сразу. Но данный эффект на штриховом рисунке мало отличается от фиг. 2, а, а фотографии, которые хорошо передают его, не могут быть приведены здесь. Таким образом на одноцветной глиняной модели мы получаем трехмерное воспроизведение плоскостного рисунка крыла.

Каков общий результат настоящего исследования? Вряд ли приходится сомневаться в правильности его методов. Если в отношении стереоприборов можно допустить например оптический обман, то метод стереомоделей видимо устраняет всякие сомнения. В самом деле, если все изложенное неправильно, то мыслимы две возможности: 1) либо в покровительственных окрасках нет никакого воспроизведения рельефа, сходство с окружающим микроландшафтом ограничено цветами и расположением последних на крыле беспорядочно; 2) либо на крыле воспроизведен какой-то рельеф, но он не соответствует тому, что мы видим в стереоприборах. Ясно однако же, что в обоих этих случаях построение удовлетворительных стереомоделей было бы невозможно. Если же по одноцветной модели мы без труда узнаем, с какого вида бабочки она сделана, то очевидно оба сделанные предположения должны быть отброшены, и следовательно наш основной вывод правилен.

Таким образом старая идея о воспроизведении микроландшафта в покровительственных окрасках получает подтверждение и дальнейшее развитие благодаря стереометоду. С другой стороны, получается, что расположение цветов в покровительственных рисунках подчинено определенной закономерности. Цвета расположены так, как ложатся свет и тени на одноцветной, но сложно изогнутой поверхности. Именно от этой закономерности в значительной мере зависит та поразительная эффективность покровительственной окраски, которая нередко наблюдается у бабочек. Общую закономерность покровительственных окрасок, охватывающую и бабочек и птиц, быть может, следует формулировать так: покровительственные окраски приводят к тому, что выпуклые части животного тела кажутся плоскими, а плоские—рельефными.

Если однако стереоэффект рисунка бабочек может быть обнаружен лишь посредством специальной аппаратуры, то спрашивается, каково его биологическое значение? Оставляя в стороне сложнейший вопрос о бинокулярном зрении, например птиц⁽⁵⁾ или тем более насекомых, следует подчеркнуть еще раз то, что уже сказано. Описанная закономерность доводит видимо до предела эффективность покровительственных окрасок. При ином незакономерном расположении тех же самых цветов слияние с окружающим фоном наверно было бы менее полным, и таким образом адаптивное значение принципа стереоэффекта становится достаточно очевидным.

Структура покровительственных окрасок у чешуекрылых оказывается значительно сложнее, а связь их с окружающей средой значительно интимнее и точнее, чем предполагалось раньше, и таким образом одна из основных концепций эволюционной теории—учение о покровительственной окраске—в известной мере углубляется без всякого однако изменения в ее основном направлении.

Лаборатория энтомологии
Ленинградского государственного университета.

Поступило
19 IX 1938.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ K. Henke, *Verl. Deutsch. Zool. Ges.* (1935). ² F. Süffert, *ZS. Morph. Oekol. Tiere*, 26 (1932). ³ A. Kühn, *Nachr. Ges. Wiss., Göttingen, Math. Phys. Kl.* (1926). ⁴ L. Pigeon, *G. R. Ac. Sc. Paris*, 141 (1905). ⁵ Rochon Divigneaud, *Alauda* (3), 5 (1933). ⁶ Thayer, *Concealing Coloration in the Animal Kingdom*. (1909, 1918). ⁷ Schwanwitsch, *Proc. Zool. Soc. London* (1924). ⁸ Schwanwitsch, *Acta Zool.*, 16 (1935). ⁹ Schwanwitsch, *Entomologist*, 69 (1935). ¹⁰ Шванвич, *Успехи современной биологии*, 6 (1937).