

## Цветовое зрение амфипод *Chaetogammarus olivii* Н. Milne Edwards, 1830 в условиях острого светового воздействия

В. А. Гринцов<sup>1\*</sup>, А. В. Кузнецов<sup>1,2</sup>, С. Н. Железнова<sup>1</sup>, В. И. Рябушко<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН, Севастополь, Россия

<sup>2</sup> Севастопольский государственный университет, Севастополь, Россия

\*e-mail: vgrintsov@gmail.com

### Аннотация

Световое загрязнение урбанизированных промышленных районов приводит к нарушению биологических ритмов у животных. В прибрежной зоне искусственный свет проникает даже на дно. Изучение цветового зрения морских беспозвоночных расширяет наше представление о восприятии животными сигналов из окружающей среды и полезно при проектировании городских ландшафтов с искусственным освещением. Амфиподы распространены в морях и пресных водоемах, а также частично на суше. Некоторые представители обитают в полосе прибоя, что привело к развитию у них специфических сенсорных систем, так как воздух иначе пропускает свет и звук, чем вода. Мы изучали цветовое восприятие у беспозвоночных, живущих возле уреза воды. Бокоплавов *Chaetogammarus olivii* Н. Milne Edwards, 1830 помещали в длинный узкий канал, часть которого была закрыта от прямых солнечных лучей. Несмотря на активное перемещение по каналу, *C. olivii* предпочитали оставаться в тени, где самцы создавали плотные скопления, а самки с яйцами чаще держались порознь. Эксперименты выявили сходную реакцию амфипод на цветные светодиоды и лазерные источники света. Животные избегали интенсивного белого, синего и фиолетового света, в меньшей степени зеленого, не реагировали на красный, при этом убегали от источников света в полной темноте. Световые импульсы длительностью 1 с и с паузой 1 с не оказывали воздействия на *C. olivii* в отличие от случайных вспышек света, что по частотным характеристикам может соответствовать слабому прибою. Предполагается, что фоторецепция синего и фиолетового света позволяет обитателям прибрежной зоны быстро определять свое местонахождение в воде или на воздухе. Современное световое загрязнение способно дезориентировать животных в темноте, что может негативно сказаться на экологической ситуации в зоне заплеска.

**Ключевые слова:** Amphipoda, цветовое зрение, опсины, световой смог, поведение

**Благодарности:** выражаем благодарность М. И. Силакову за привлечение внимания к теме светового загрязнения, А. В. Пирковой, Е. В. Лисицкой и Р. Г. Геворгизу за обсуждение рукописи, а также проф. И. В. Довгалю и Prof. Randy Nelson за полезные советы. Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ

© Гринцов В. А., Кузнецов А. В., Железнова С. Н., Рябушко В. И., 2022



Контент доступен по лицензии Creative Commons Attribution-Non Commercial 4.0 International (CC BY-NC 4.0)  
This work is licensed under a Creative Commons Attribution-Non Commercial 4.0 International (CC BY-NC 4.0) License

по темам: «Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана» (№ гос. регистрации 118020890074-2) и «Исследование механизмов управления продукционными процессами в биотехнологических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ и технических продуктов морского генезиса» (№ гос. регистрации 121030300149-0).

**Для цитирования:** Цветовое зрение амфипод *Chaetogammarus olivii* H. Milne Edwards, 1830 в условиях острого светового воздействия / В. А. Гринцов [и др.] // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. 2022. № 4. С. 104–116. EDN XVLNPZ. doi:10.22449/2413-5577-2022-4-104-116

## **Colour Vision of the Amphipod *Chaetogammarus olivii* H. Milne Edwards, 1830 under Acute Light Exposure**

**V. A. Grintsov<sup>1\*</sup>, A. V. Kuznetsov<sup>1,2</sup>, S. N. Zheleznova<sup>1</sup>, V. I. Ryabushko<sup>1</sup>**

<sup>1</sup> *Kovalevsky Institute of Biology of Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russia*

<sup>2</sup> *Sevastopol State University, Sevastopol, Russia*

\*e-mail: vgrintsov@gmail.com

### **Abstract**

Light pollution in urbanized industrial areas disrupts the biological rhythms in animals. Artificial light penetrates the coastal zone, even to the bottom. The study of marine invertebrates' colour vision expands our understanding of animal perception of signals from the environment and is useful in urban landscape planning with artificial lighting. Amphipods are common in the seas and fresh waters, as well as on land; some live in the surf zone, which has led to the development of specific sensory systems, because air transmits light and sound differently than water. We studied colour perception in invertebrates living near the water's edge. The amphipods *Chaetogammarus olivii* H. Milne Edwards, 1830 were placed in a long narrow channel, part of which was closed from direct sunlight. *C. olivii* preferred to remain in the shade, where males formed dense clusters and females with eggs more often kept apart despite the active movement through the channel. Experiments revealed a similarity between the distribution of *C. olivii* in channels with colorful gradient LED lighting and the response to the laser beam. Animals avoided intense white, blue, and purple light, to a lesser extent green light, and did not respond to red light, while running away from light sources in complete darkness. Light pulses with durations and pauses of 1 s each, which may correspond in frequency characteristics to a weak surf, had no effect on *C. olivii* in contrast to random flashes of light. Perhaps the coastal inhabitants' ability to swiftly locate themselves in water or air is caused by their photoreception of blue and violet light. Modern light pollution is capable of disorienting animals in the dark, which may negatively affect the ecological situation of the splash zone.

**Key words:** Amphipoda, colour vision, opsins, light smog, behavior

**Acknowledgements:** the authors are grateful to M. I. Silakov for drawing our attention to the light pollution issue, to A. V. Pirkova, E. V. Lisitskaya and R. G. Gevorgiz for discussion of the manuscript, and to Prof. I. V. Dovgal and Prof. Randy Nelson for useful tips. The work was performed under state assignment of FRC IBSS on topics: "Regularities

of formation and anthropogenic transformation of biodiversity and bioresources of the Azov-Black Sea basin and other regions of the World Ocean” (state registration no. 118020890074-2) and “Study of control systems of biotechnological complex production processes aimed at development of scientific basis for obtaining biologically active agents and technical products of marine origin” (state registration no. 121030300149-0).

**For citation:** Grintsov, V.A., Kuznetsov, A.V., Zheleznova, S.N. and Ryabushko, V.I., 2022. Colour Vision of the Amphipod *Chaetogammarus olivii* H. Milne Edwards, 1830 under Acute Light Exposure. *Ecological Safety of Coastal and Shelf Zones of Sea*, (4), pp. 104–116. doi:10.22449/2413-5577-2022-4-104-116

Световое загрязнение (засветка, световой смог) создается архитектурным и уличным освещением, фонарями, рекламными щитами и теплицами, которые образуют над городами и их окрестностями световые купола. Эффект осветления неба в ночной период усиливается парящими в воздухе частицами пыли и аэрозоля, которые дополнительно отражают и рассеивают падающий свет. Засветка характерна для густонаселенных районов развитых стран. Избыточное освещение может вызвать у человека повышенную тревожность, утомление, стресс, головную боль и другие симптомы [1–4]. Поэтому в некоторых странах ведется законодательная борьба со световым смогом. Искусственные источники освещения, свет которых рассеивается в нижних слоях атмосферы, изменяют биоритмы живых существ [5, 6]. Особенно показательно экологическое световое загрязнение, нарушающее эволюционно сложившиеся связи между организмами и окружающей средой, что, например, затрудняет навигацию животных, изменяет конкурентные отношения между ними и может привести к нарушению гормонального статуса организма [7, 8].

Цветовое зрение развивалось у животных под поверхностью древних океанов в течение сотен миллионов лет [9, 10]. Уже у предков Pancrustacea, вероятно, было четыре гена зрительных опсинов (*LW2 – Long Wavelength*, *MW1, MW2 – Middle Wavelength* и *SW – Short Wavelength*), которые позже были в разной степени дублированы или утрачены в ходе эволюции [11]. Известно, что многие виды, например морской еж *Strongylocentrotus purpuratus* [12] и офиура *Amphiura filiformis* [13], чувствительны к свету благодаря невизуальным типам опсинов, которые функционируют как огромный сложный глаз. Такие рецепторы проявляют чувствительность к сине-зеленому свету и могут участвовать в трансдукции сигналов в цитоплазму и ядро клетки [14].

Особый интерес представляет изучение зрения массовых видов животных, обитающих возле уреза воды, что обусловлено рядом причин. Зона заплеска является одной из наиболее экстремальных в Мировом океане, поскольку живущие здесь гидробионты оказываются под влиянием целого ряда таких неблагоприятных факторов, как световое и волновое воздействие, резкие колебания температуры, периодическое осушение и др. Для выживания в таких условиях от организма требуется быстрая реакция на экстремальное воздействие.

Цель данной работы – изучить влияние света на амфиподу *Chaetogammarus olivii* (H. Milne Edwards, 1830), обитающую в Черном море в зоне заплеска волн.

### Материалы и методы

Амфипод *C. olivii* собирали в зоне уреза воды галечно-песчаных пляжей внешнего рейда Севастопольской бухты в августе – октябре 2021 г. при температуре воды 17–23 °С. Бокоплавов помещали в пластиковые емкости с водой вместе с небольшим количеством макрофитов и камней. Для анализа реакции животных на свет их отделяли от макрофитов встряхиванием, отбирали по несколько сот особей и помещали на тканевые фильтры, которые опускали в эксикаторы с морской водой. Животных идентифицировали под микроскопом с камерой *Olympus C55Z, C5500Z*.

Опыты проводили как при солнечном свете, так и при искусственном освещении в затемненном помещении или в темном оптическом ящике с отсеками. В каналы размером 1 × 1 × 50 см помещали по 30 особей бокоплавов. В некоторых опытах часть канала затеняли крышечкой длиной 10 см. В других источник искусственного света устанавливали с одной стороны канала так, чтобы примерно половина канала была освещена, а другая находилась в тени. Животных облучали в течение 5 мин, после чего в середине канала устанавливали перегородку, предотвращающую дальнейшее перемещение бокоплавов из одной части канала в другую, и подсчитывали число особей в обеих частях канала. Свет выключали, вынимали перегородку и оставляли животных в покое на 5 мин, давая им свободно передвигаться по каналу. После этого устанавливали источник света с противоположной стороны канала и повторяли эксперимент.

При изучении реакций бокоплавов на цвет светодиода и каналы помещали в оптический ящик с отсеками по два светодиода (*LED – Light-Emitting Diode*) и два канала в отсек соответственно для самок и самцов, что позволяло проводить эксперименты параллельно для белого, красного, зеленого, синего цветов. Использовали постоянное освещение, а также импульсы света со скважностью 50 % и различной длительностью. Облучение осуществляли лазерами с разными длинами волн: красным (630–650 нм, 5 мВт), зеленым (532 нм, 10 мВт), фиолетовым (405 нм, 5 мВт), а также с применением ультрафиолетового и белого направленных источников света (теплая светодиодная лампа *WOLTA*, 6 Вт, 4 К). Для управления светом использовали микроконтроллер *ATmega328* на платформе *Arduino Nano* с резисторами по 200 Ом, последовательно подключенными к светодиодам со следующими характеристиками: красный – 620 нм, зеленый – 529 нм, синий – 470 нм и белый – 6000 К. Угол светового потока для всех *LED* составлял 20°, а интенсивность светового потока находилась в интервале 1.5–2.5 лм. В целом проведено десять серий экспериментов в течение двух месяцев.

### Результаты

Амфипода *C. olivii* встречается в Атлантическом океане, а также Средиземном и Черном морях (работы <sup>1), 2)</sup> и [15, 16]). Бокоплавы отличаются

---

<sup>1)</sup> A list of the terrestrial and marine biota from the Azores / Edited by P. A. V. Borges [et al]. Principia, Oeiras, 2016. 432 p. doi:10.15468/hyvwx

<sup>2)</sup> Grintsov V., Sezgin M. Manual for identification of Amphipoda from the Black Sea. Sevastopol : Digit Print, 2011. 379 p. URL: [http://www.ipdn.ru/periphyton/\\_private/bibl/Grintsov+manual+12.03.11.pdf](http://www.ipdn.ru/periphyton/_private/bibl/Grintsov+manual+12.03.11.pdf) (date of access: 30.11.2022).

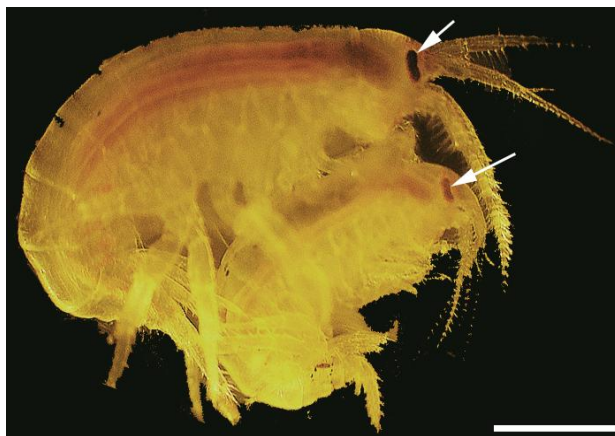


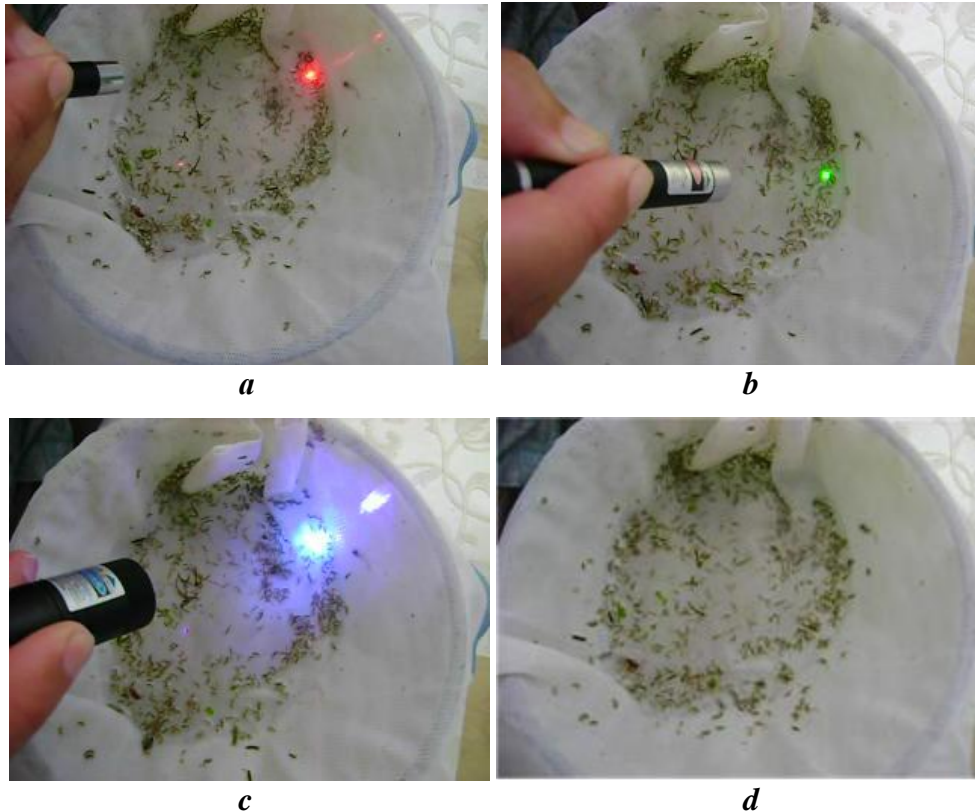
Рис. 1. Световая фотография амфипод *C. olivii* с изображением самца и самки во время копуляции. Стрелки указывают на глаза. Размер шкалы – 1 мм

Fig. 1. Light photograph of amphipod *C. olivii* showing a male and female during copulation. The arrows point to their eyes. The scale size is 1 mm

выраженным половым диморфизмом: самцы имеют более крупные фасеточные глаза, чем самки. Интересной особенностью является то, что их сложные глаза локализованы под слоем хитина (рис. 1). Эгих рачков находили в виде больших скоплений на галечных пляжах непосредственно возле воды в интерстициали между камнями или чаще в водорослях, выброшенных на берег.

*Опыты на сетках с применением лазеров.* При дневном освещении бокоплавыв собирались в отдельные группы в сборках нейлоновой сетки и хаотично перемещались от одной группы к другой (рис. 2, *d*). Красный свет не оказывал заметного воздействия на животных (рис. 2, *a*); они продолжали двигаться так же, как и в контрольной группе. Зеленый свет заставлял отдельных особей покидать световое пятно, однако они не удалялись далеко в сторону (рис. 2, *b*). При этом фиолетовый лазер провоцировал бурную реакцию и убегание бокоплавов от светового пучка на противоположный край эксикатора; фактически фиолетовый лазерный пучок «очищал» поверхность нейлоновой сетки от бокоплавов (рис. 2, *c*). Подобную поведенческую реакцию, но в меньшей степени вызывал и ультрафиолет. В темноте животные становились более чувствительны к облучению светом, и даже красный лазер заставлял некоторых особей уходить от светового пучка. Сходные результаты получены и в опытах с применением набора направленных цветных светодиодов (табл. 1).

*Эксперименты в бассейнах.* В этих опытах оценивали реакцию животных на световые раздражители в ограниченном пространстве. После переноса амфипод в круглые эксикаторы или чашки Петри животные располагались преимущественно по периметру возле стенки сосуда, а при заселении в удлиненный бассейн – создавали скопления в углах торцевых частей каналов.



Р и с . 2 . Опыты с *C. olivii* при дневном свете под воздействием красным (а), зеленым (b), фиолетовым (c) лазерами; контроль (d)

Fig . 2 . Experiments with *C. olivii* in the daylight exposed to red (a), green (b), purple (c) lasers; d – control

В контрольных экспериментах без искусственного освещения животные предпочитали собираться в группы в торцах канала, однако нередко перебегали из одной части канала в другую. Самцы бокоплавов были более подвижны, чем самки с яйцами; так, самцы чаще собирались группами, иногда дрались между собой и нападали на самок. Отношение между полами в смешанных группах в «домиках» составляло примерно 1:1.

При подсвечивании белым светом животные начинали двигаться после секундной задержки и потом покидали освещенный участок, примыкая к соседям или образуя другую группу в более затененном участке канала. В целом самцы убегали от света дальше, чем самки (более 30 см против 15 см). Однако и те и другие не демонстрировали простой отрицательный фототаксис, а наоборот, часто возвращались в светлую зону, исследуя пространство. Поэтому можно говорить лишь о предпочтительном пребывании особей в той или иной области канала.

Результаты экспериментов выявили различия в поведении при избегании дневного света самцами и самками бокоплавов. Значительная часть животных пряталась в тени, причем большая вариабельность в действиях характерна для самок, возможно, из-за вынашивания потомства. В начальных

Таблица 1. Реакция убегаания *C. olivii* на освещение цветными источниками при дневном свете и в темноте

Table 1. *C. olivii* avoidance of illumination with colour light sources in daylight and in the dark

Цвет источника	Реакция	
	При дневном свете	В темноте
Белый	+	+++
УФ	++	++
Синий	+++	+++
Зеленый	±	±
Красный	-	±
Контроль	-	-

Примечание: +++ – интенсивная реакция, ++ – умеренная реакция, + – заметная реакция, ± – слабая реакция, -- отсутствие реакции.

Note: +++ – intensive response; ++ – mild response; + – visible response; ± – weak response; -- no response.

Таблица 2. Реакция самцов и самок *C. olivii* на свет в темноте при использовании цветных светодиодов

Table 2. Response of *C. olivii* males and females to light in the dark when using colorful LEDs

Цвет светодиода	Доля животных в темной части канала	
	♂♂	♀♀
Белый	0.92 ± 0.04	0.64 ± 0.16
Синий	0.89 ± 0.05	0.74 ± 0.12
Зеленый	0.91 ± 0.06	0.83 ± 0.06
Красный	0.92 ± 0.04	0.74 ± 0.10

Примечание: ± – доверительный интервал для среднего при уровне значимости  $p = 0.95$ .

Note: ± is the confidence interval for the mean at the significance level  $p = 0.95$ .

*Применение цветных светодиодов в темноте.* При проведении экспериментов с цветными светодиодами в полной темноте бокоплавы обоих полов показывали хорошую световую чувствительность и убегали от синего, зеленого и красного света *LED*, однако самки были более инертны и не так явно избегали белого света, как самцы (табл. 2).

экспериментах в освещенной части канала оставалось  $9 \pm 6$  % самцов и  $35 \pm 18$  % самок. В опытах с прямым солнечным светом показано, что почти все самцы и самки накапливались в домиках с одним входом, «гротах», и в меньшей степени в проходных домиках, «тоннелях». Из этого следует, что бокоплавы предпочитают затененные места, где собираются группами; самцы явно избегают света, и образуют скопления в затененных торцевых участках каналов, но чаще, чем самки, покидают домики и мигрируют дальше от них.

Большая чувствительность самцов не только к естественному дневному свету, но и к искусственному освещению выявлена при сравнении их распределения под воздействием излучения направленной лампы теплого белого света. Так, самцы и самки бокоплавов распределялись поровну с обеих сторон канала при рассеянном свете, но перемещались в дальний затененный конец канала при освещении лампой с одной стороны, причем самцы скапливались преимущественно в темном торце канала, образуя плотные компактные группы, а самки распределялись более равномерно в тени вдоль канала. Поэтому можно заключить, что самцы реагируют более явно, чем самки.

*Опыты с управляемыми светодиодами разных цветов в полумраке.* Поскольку животные реагировали на подвижные лазеры и светодиоды в темноте более выражено, чем на свету (см. рис. 2, табл. 1), то мы предположили, что светочувствительная система бокоплавов отвечает на изменение интенсивности света. Для проверки данного предположения были использованы световые импульсы разной частоты с 50 % скважностью, излучаемые цветными светодиодами под управлением микроконтроллера (табл. 3). Выявлено, что самцы более чувствительны к белому, синему и зеленому свету по сравнению с самками при постоянном освещении в затененных каналах, но не реагируют заметно, как и самки, на красный свет. При этом применение импульсов длительностью 10 мс приводило к ослаблению реакции животных на белый, синий и зеленый пульсирующий свет. Это выражалось в уменьшении количества особей, перемещающихся в темное укрытие. Сокращение длительности световых вспышек и пауз между ними до 1 с вызывало дальнейшее ослабление реакции бокоплавов (табл. 3).

Таким образом, для всех пульсирующих *LED* характерна общая закономерность: бокоплавы почти перестают реагировать на импульсы с длиной полупериода 1 с, что сопоставимо с типичной частотой набегания морских волн 0.5 Гц.

### Обсуждение

Ранее были описаны множественные утраты генов опсинов у амфипод озера Байкал [17], связанные с его древним оледенением и погружением всех гидробионтов на долгие годы в темноту. Обнаружена потеря части опсинов в геноме мексиканского бокоплава *H. azteca*, что может быть вызвано особенностями среды обитания, историей жизни этого вида и стратегией его выживания [18]. Хорошо известны многочисленные примеры амфипод разных родов и семейств, которые не только потеряли отдельные гены, кодирующие светочувствительные рецепторы (опсины), но и, заселив глубины океанов

Таблица 3. Влияние длительности световых импульсов на реакцию убегания *C. olivii*

Table 3. Influence of light pulse duration on *C. olivii* escape reaction

Цвет	Доля животных в темной части канала					
	Постоянное освещение		Полупериод 10 мс		Полупериод 1 с	
	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
Белый	0.85 ± 0.06	0.71 ± 0.11	0.80 ± 0.09	0.73 ± 0.12	0.77 ± 0.13	0.58 ± 0.09
Синий	0.81 ± 0.09	0.70 ± 0.14	0.77 ± 0.09	0.62 ± 0.09	0.62 ± 0.17	0.44 ± 0.11
Зеленый	0.81 ± 0.04	0.70 ± 0.04	0.72 ± 0.08	0.61 ± 0.05	0.69 ± 0.06	0.49 ± 0.09
Красный	0.59 ± 0.23	0.54 ± 0.10	0.57 ± 0.12	0.56 ± 0.10	0.48 ± 0.12	0.50 ± 0.14

Примечание: ± – доверительный интервал для среднего при уровне значимости  $p = 0.95$ .

Note: ± is the confidence interval for the mean at the significance level  $p = 0.95$ .



(работа<sup>3)</sup> и [19, 20]) или пещер [21], лишились сложных органов – глаз. В целом избегание амфиподами постоянного белого, синего и зеленого, но не красного света в наших экспериментах напоминает реакцию на цветные светодиоды голубых эулимногаммарусов *Eulimnogammarus cyaneus* Dübowsky, 1874, встречающихся в литорали озера Байкал [22].

Стоит отметить, что урез воды в зоне прибоя на границе раздела фаз вода – воздух представляет собой сложное место обитания. Животные, населяющие эту зону, должны быть приспособлены не только к быстрым изменениям обстановки во время прибоя, но и к длительным временным дрейфам (суточные и сезонные циклы). Цветовое зрение таких видов может быть важнейшей функциональной системой, обеспечивающей выживание животных, поскольку, в отличие от других сенсорных систем, зрение, возможно, обеспечивает быстроту реакции обитателей на смену обстановки во время прибоя, сигнализируя организму, где тот находится в данный момент – в воздушной или водной фазе.

Подопытные морские животные реагировали на фиолетовый свет, активно избегая его, поскольку свет данной длины волны может быть сигналом о том, что особь оказалась на суше. С одной стороны, фиолетовый свет распространяется в глубину до 100 м и спектрально близок к синему свету, который проникает в толщу воды до 300 м и воспринимается многими морскими обитателями, включая простейший многоклеточный организм трихоплекс [23]. С другой стороны, фиолетовый свет спектрально граничит со смертельным УФ-излучением, но сам по себе не опасен, а поэтому может быть хорошим индикатором ультрафиолета, присутствующего в лучах солнца.

Необходимо добавить, что опыты проводили в течение двух месяцев и за это время самки амфипод успели частично выносить яйца, а доля самцов в природной популяции заметно сократилась. Самцы бокоплавов имеют более выраженную реакцию на световое воздействие, чем самки, что хорошо согласуется с большим размером глаз у самцов по сравнению с самками. Кроме того, самки иногда проявляли зеленую слепоту, а самцы, наоборот, собирались возле источника красного цвета, что может коррелировать с фазой репродуктивного цикла животных или неизвестными факторами.

Полученные нами результаты согласуются с отрывочными сведениями о белках-опсинах беспозвоночных, таких как *H. azteca* [18], *P. hawaiiensis* [24], *H. americanus* [25], *M. leidy* [12, 26] и *Trichoplax* sp. H2 [27, 28]. У одной части этих животных встречаются опсины, чувствительные к красному и зеленому свету, у другой – к зеленому и синему свету, что зависит как от таксономического статуса гидробионта, так и от его местообитания. Примечательным оказалось отсутствие заметной реакции *C. olivii* на световые импульсы длительностью 1 с и с паузой 1 с, что соответствует частоте 0.5 Гц – примерной частоте ударов волн о морское побережье. Наоборот, амфиподы откликались на случайные импульсы белого и синего света. Следовательно, животные в каналах реагируют на искусственные воздействия,

---

<sup>3)</sup> Field guide of order Amphipoda (Malacostraca, Crustacea) of Kuwait / F. Y. Al-Yamani [et al.]. Kuwait : Kuwait Institute for Scientific Research, 2019. 390 p. URL: <https://repository.marine-research.org/handle/299011/7092> (date of access: 30.11.2022).

но не отвечают на типичные раздражители, с которыми они привыкли сталкиваться в естественной среде обитания и которые не представляют для них опасность.

Важно, что глаза *C. olivii* локализованы под тонким слоем хитина, что не предполагает развитого зрения [24], а распознавание цветов, возможно, служит не для анализа сцен [29], а лишь для определения положения особи на суше или в воде. Так, на примере акул и скатов показано, что хроматическое зрение может быть малоприспособленным для подвижных морских организмов [30]. Наши исследования демонстрируют, что бокоплавов обладают развитым цветовым зрением и, вероятно, могут иметь гены опсинов, которые чувствительны, помимо зеленого, к источникам синего и фиолетового света, так как животные явно избегают соответствующего светового пятна. Получается, что зрительные рецепторы соответствуют местообитанию и стратегии выживания организма, а засветка может пугать и дезориентировать животных. Поиск и секвенирование подходящих генов, их последующее аннотирование, а также анализ продуктов и сети их взаимодействия может помочь ответить на вопросы, затронутые в данном исследовании [14, 31]. Предложенный нами экспериментальный подход к изучению поведенческих реакций бокоплавов с применением разноцветных лазеров, каналов, домиков и управляемых цветных светодиодов позволяет изучать особенности цветового зрения беспозвоночных в зависимости от приспособления к среде обитания.

### **Выводы**

В целом, в отличие от амфипод, которые обитают в темноте и частично или полностью лишены зрения, изученные нами *C. olivii*, которые живут возле уреза воды, продемонстрировали разнообразные поведенческие реакции на световые и цветовые стимулы, а именно:

- I) устойчивое избегание синего и фиолетового света;
- II) невосприимчивость к красному свету при дневном освещении, но убегание от красного света в полной темноте;
- III) разное свето- и цветовосприятие у самок и самцов;
- IV) отсутствие реакции на низкочастотные периодические световые импульсы;
- V) заметный ответ на случайные вспышки белого и синего света.

Все это указывает на сложность световосприятия у амфипод *Chaetogammarus olivii*, которое играет важную роль в жизни животного.

### **СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ**

1. Yasukouchi A., Ishibashi K. Non-visual effects of the color temperature of fluorescent lamps on physiological aspects in humans // Journal of Physiological Anthropology and Applied Human Science. 2005. Vol. 24, iss. 1. P. 41–43. doi:10.2114/jpa.24.41
2. Non-visual effects of light on melatonin, alertness and cognitive performance: can blue-enriched light keep us alert? / S. L. Chellappa [et al.] // PLoS One. 2011. Vol. 6, iss. 1. e16429. doi:10.1371/journal.pone.0016429
3. Changing color and intensity of LED lighting across the day impacts on circadian melatonin rhythms and sleep in healthy men / O. Stefani [et al.] // Journal of Pineal Research. 2021. Vol. 70, iss. 3. e12714. doi:10.1111/jpi.12714

4. *Xiao H., Cai H., Li X.* Non-visual effects of indoor light environment on humans: A review // *Physiology and Behavior*. 2021. Vol. 228. 113195. doi:10.1016/j.physbeh.2020.113195
5. Influence of light at night on murine anxiety- and depressive-like responses / L. K. Fonken [et al.] // *Behavioral Brain Research*. 2009. Vol. 205, iss. 2. P. 349–354. doi:10.1016/j.bbr.2009.07.001
6. White and Amber Light at Night Disrupt Sleep Physiology in Birds / A. E. Aulsebrook [et al.] // *Current Biology*. 2020. Vol. 30, iss. 18. 3657–3663.e5. doi:10.1016/j.cub.2020.06.085
7. Artificial nighttime lighting impacts visual ecology links between flowers, pollinators and predators / E. S. Briolat [et al.] // *Nature Communications*. 2021. Vol. 12. 4163. doi:10.1038/s41467-021-24394-0
8. *Forsburg Z. R., Guzman A., Gabor C. R.* Artificial light at night (ALAN) affects the stress physiology but not the behavior or growth of *Rana berlandieri* and *Bufo valliceps* // *Environmental Pollution*. 2021. Vol. 277. 116775. doi:10.1016/j.envpol.2021.116775
9. *Tsujimura T.* Mechanistic insights into the evolution of the differential expression of tandemly arrayed cone opsin genes in zebrafish // *Development, Growth & Differentiation*. 2020. Vol. 62, iss. 7–8. P. 465–475. doi:10.1111/dgd.12690
10. *Baden T.* Circuit mechanisms for colour vision in zebrafish // *Current Biology*. 2021. Vol. 31, iss. 12. P. R807–R820. doi:10.1016/j.cub.2021.04.053
11. *Henze M. J., Oakley T. H.* The dynamic evolutionary history of pancrustacean eyes and opsins // *Integrative and Comparative Biology*. 2015. Vol. 55, iss. 5. P. 830–842. doi:10.1093/icb/icv100
12. Unique system of photoreceptors in sea urchin tube feet / E. M. Ullrich-Lüter [et al.] // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 2011. Vol. 108, iss. 20. P. 8367–8372. doi:10.1073/pnas.1018495108
13. High opsin diversity in a non-visual infaunal brittle star / J. Delroisse [et al.] // *BMC Genomics*. 2014. Vol. 15. 1035. doi:10.1186/1471-2164-15-1035
14. Опсины гребневика *Mnemiopsis leidyi* и сеть белок-белковых взаимодействий / Е. В. Сергеева [и др.] // *Актуальные вопросы биологической физики и химии*. 2022. Т. 7, № 2. С. 222–229. EDN WLECID.
15. *Karaman G. G.* Genus *Echinogammarus* Stebbing, 1899. The Amphipoda of the Mediterranean. Monaco : Musée océanographique, 1982. P. 271–282. (Memoires de l'Institut oceanographique. ; iss. 13).
16. *Макаров Ю. Н.* Фауна Украины. Т. 26 : Высшие ракообразные. Вып. 1–2 : Десятиногие ракообразные. Киев : Наукова думка, 2004. 430 с.
17. The diversity of opsins in Lake Baikal amphipods (Amphipoda: Gammaridae) / P. Drozdova [et al.] // *BMC Ecology and Evolution*. 2021. Vol. 21, 81. doi:10.1186/s12862-021-01806-9
18. The Toxicogenome of *Hyalella azteca*: A model for sediment ecotoxicology and evolutionary toxicology / H. C. Poynton [et al.] // *Environmental Science and Technology*. 2018. Vol. 52, iss. 10. P. 6009–6022. doi:10.1021/acs.est.8b00837
19. *Karaman G. G.* Genus *Eriopisa* Stebbing, 1890. The Amphipoda of the Mediterranean. Monaco : Musée océanographique, 1982. P. 291–293. (Memoires de l'Institut oceanographique. ; iss. 13).

20. *Thurston M. H., Bett B. J.* Eyelessness in marine gammaridean Amphipoda (Crustacea): geographical, bathymetric and taxonomic considerations // *Journal of Natural History*. 1993. Vol. 27, iss. 4. P. 861–881. doi:10.1080/00222939300770531
21. *Fong D. W.* Morphological evolution of the amphipod *Gammarus minus* in caves: quantitative genetic analysis // *The American Midland Naturalist*. 1989. Vol. 121, iss. 2. P. 361–378. doi:10.2307/2426041
22. *Drozdova P. B., Saranchina A. E., Timofeyev M. A.* Spectral sensitivity of the visual system of endemic Baikal amphipods // *Limnology and Freshwater Biology*. 2020. Iss. 4. P. 781–782. doi:10.31951/2658-3518-2020-A-4-781
23. Metazoan opsin evolution reveals a simple route to animal vision / R. Feuda [et al.] // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 2012. Vol. 109, iss. 46. P. 18868–18872. doi:10.1073/pnas.1204609109
24. Analysis of the genetically tractable crustacean *Parhyale hawaiiensis* reveals the organisation of a sensory system for low-resolution vision / A. P. Ramos [et al.] // *BMC Biology*. 2019. Vol. 17, iss. 1. 67. doi:10.1186/s12915-019-0676-y
25. The American lobster genome reveals insights on longevity, neural, and immune adaptations / J. M. Polinski [et al.] // *Science Advances*. 2021. Vol. 7, iss. 26. eabe8290. doi:10.1126/sciadv.abe8290
26. Genomic organization, evolution, and expression of photoprotein and opsin genes in *Mnemiopsis leidyi*: a new view of ctenophore photocytes / C. E. Schnitzler [et al.] // *BMC Biology*. 2012. Vol. 10, 107. doi:10.1186/1741-7007-10-107
27. *Trichoplax* genomes reveal profound admixture and suggest stable wild populations without bisexual reproduction / K. Kamm [et al.] // *Scientific Reports*. 2018. Vol. 8, iss. 1. 11168. doi:10.1038/s41598-018-29400-y
28. Присваивание функций опсином трихоплаксов *Trichoplax adhaerens* и *Trichoplax* sp. H2 / И. С. Хавронюк [и др.] // *Актуальные вопросы биологической физики и химии*. 2021. Т. 6, № 4. С. 686–694. EDN XOMTIS.
29. *Hubel D. H., Wiesel T. N.* Brain mechanisms of vision // *Scientific American*. 1979. Vol. 241, iss. 3. P. 150–162. doi:10.1038/scientificamerican0979-150
30. Visual opsin diversity in sharks and rays / N. S. Hart [et al.] // *Molecular Biology and Evolution*. 2020. Vol. 37, iss. 3. P. 811–827. doi:10.1093/molbev/msz269
31. *Fernald R. D.* Casting a genetic light on the evolution of eyes // *Science*. 2006. Vol. 313, iss. 5795. P. 1914–1918. doi:10.1126/science.1127889

Поступила 07.07.2022 г.; одобрена после рецензирования 26.08.2022 г.; принята к публикации 02.11.2022 г.; опубликована 23.12.2022 г.

*Об авторах:*

**Гринцов Владимир Андреевич**, старший научный сотрудник, Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН (299011, Россия, Севастополь, пр. Нахимова, 2), кандидат биологических наук, **ORCID ID: 0000-0002-9003-3054**, **Scopus Author ID: 6508301935**, **ResearcherID: N-5869-2017**, *vgrintsov@gmail.com*

**Кузнецов Андрей Вадимович**, научный консультант, Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН (299011, Россия, Севастополь, пр. Нахимова, 2), Севастопольский государственный университет (299053, Россия, Севастополь, ул. Университетская, 33), доктор биологических наук, профессор, **ORCID ID: 0000-0002-0015-7994**, **Scopus Author ID: 57198997858**, *kuznet61@gmail.com*

**Железнова Светлана Николаевна**, научный сотрудник, Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН (299011, Россия, Севастополь, пр. Нахимова, 2), кандидат биологических наук, **ORCID ID: 0000-0003-1800-5902**, **Scopus Author ID: 57191091052**, **ResearcherID: H-3722-2014**, *zheleznovasveta@yandex.ru*

**Рябушко Виталий Иванович**, главный научный сотрудник, Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН (299011, Россия, Севастополь, пр. Нахимова, 2), доктор биологических наук, **ORCID ID: 0000-0001-5052-2024**, **Scopus Author ID: 7801673501**, **ResearcherID: H-4163-2014**, *rabushko2006@yandex.ru*

*Заявленный вклад авторов:*

**Гринцов Владимир Андреевич** – отбор проб, экспериментальные исследования, статистический анализ, анализ полученных данных, подготовка рукописи

**Кузнецов Андрей Вадимович** – постановка цели и задач исследования, отбор проб, экспериментальные исследования, анализ полученных данных, подготовка рукописи

**Железнова Светлана Николаевна** – экспериментальные исследования, анализ полученных данных

**Рябушко Виталий Иванович** – научные консультации, анализ полученных данных, подготовка и редактирование рукописи

*Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи.*