

УДК 591.185.6

ОЦЕЛЛИ НАСЕКОМЫХ: ЭКОЛОГИЯ, ФИЗИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ ВСПОМОГАТЕЛЬНОЙ ЗРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ

© 2024 г. И. Ю. Северина¹, Е. С. Новикова¹, М. И. Жуковская^{1*}¹ Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова Российской академии наук
194223, Санкт-Петербург, пр. Тореза, 44, Россия

* E-mail: mzhukovskaya@rambler.ru

Поступила в редакцию 13.02.2024 г.

После доработки 04.03.2024 г.

Принята к публикации 27.03.2024 г.

Периферическая фоторецепторная система взрослых насекомых и личинок насекомых с неполным превращением состоит из пары сложных фасеточных глаз и нескольких простых камерных глазков-оцелл. Происхождение оцелл связывают с простыми глазками личинок ракообразных; оцеллы, наряду со сложными глазами, составляют базовый план фоточувствительной системы насекомых. Развитие этих светочувствительных органов тесно связано с полетом, позволяя поддерживать положение тела по отношению к горизонту. Они обладают большой чувствительностью и быстродействием, что критично для мелких особей, легко сносимых воздушными потоками. У видов насекомых, перешедших к жизни в условиях низкой освещенности, оцеллы увеличиваются в размерах, а также могут усиливать светочувствительность за счет светоотражающего тапетума, потери поляризационной чувствительности и цветоразличения. При снижении интенсивности света ниже критического уровня, например при обитании в пещерах, оцеллы исчезают. У активно двигающихся дневных насекомых оцеллы могут приобретать поляризационную чувствительность, черты предметного зрения и несколько (обычно два) спектральных типов фоторецепторов. Высокое быстродействие оцеллярной зрительной системы обеспечивается малым числом синаптических переключений и прямыми связями с эффекторными нервными цепями.

Ключевые слова: оцеллы, зрение насекомых, простой глазок

DOI: 10.31857/S0235009224020033 EDN: DDRSHW

ВВЕДЕНИЕ

Зрительные органы взрослых насекомых, помимо сложных фасеточных глаз, включают в себя простые глазки – оцеллы, в количестве от одного до трех. Они могут быть пигментированными или светлыми, выпуклыми и вогнутыми, и даже погруженными под поверхность кутикулы (Leschen, Beutel, 2004).

У большинства насекомых оцеллы представляют собой камерные глазки с бокаловидной сетчаткой, на которой создается инвертированное, но обычно не сфокусированное изображение (Land, Nilsson, 2012). Считается, что оцеллы только оценивают уровень освещения в своем поле зрения, и эта информация затем используется для стабилизации положения тела в полете, подстройки чувствительности сложных глаз, суточных ритмов и т. п., хотя у некоторых насекомых оцеллы усложнены по структуре и приобретают новые функции.

Расположение оцелл крайне вариабельно. У большинства насекомых три оцеллуса

расположены в форме равностороннего треугольника на дорзальной поверхности головы, как у мясной мухи и орхидейной пчелы *Euglossa imperialis*, или на фронтальной части головы у саранчи и стрекозы; они могут выстраиваться в одну прямую у шмеля *Bombus terrestris* (Wilbi et al., 2019). Оцеллы, в количестве двух, находятся у дорзального края каждого из сложных глаз кукурузных мотыльков (Belušič et al., 2017) или вблизи оснований антенн у тараканов (Mizunami, 1994). У некоторых чешуекрылых (например, семейства Sphingidae) оцеллы погружены под поверхность кутикулы и теряют диоптрический аппарат, однако демонстрируют чувствительность к свету и присутствие фоторецепторов с разной спектральной чувствительностью (Parras, Eaton, 1977). У первичнобескрылых щетинохвосток *Machilis hrabei* и *Lepismachilis spp.* хорошо выраженные оцеллы расположены не на темени, как у большинства насекомых, а на нижней части головы, под сложными глазами (Böhm, Pass, 2016). У крылатых насекомых (Pterygota), личинки насекомых с неполным превращением

имеют оцелли, которые формируются во время эмбрионального развития, у насекомых с полным превращением оцелли характерны для имаго, но закладываются у личинок или предкуколок (Чайка, 2010; Mizunami, 1994; Insausti, Lazzari, 2000). Органы зрения большинства личинок насекомых с полным превращением представляют собой глазки-стеммы, которые, хотя и похожи внешне на оцелли, но признаются производными фасеточных глаз (Buschbeck, 2014). Тем не менее у личинок скорпионниц (Mesoptera), сходно с насекомыми с неполным превращением, по бокам головы находятся сложные глаза (Chen et al., 2012; Du et al., 2009; Ma et al., 2014), а для *Bittacus planus* описан дорзальный оцеллюс (Ma et al., 2023).

СТРОЕНИЕ ОЦЕЛЛЕЙ

Несмотря на огромное разнообразие, можно выделить главные черты строения оцеллей, отражающий базовый план их строения. Под кутикулярной линзой, собирающей свет, находятся прозрачные корнеагенные клетки и сетчатка, которая состоит из фоторецепторных и пигментных клеток. По периферии сетчатки располагаются эпидермальные пигментные клетки. Фоторецепторные мембраны, организованные в виде микровилл на латеральной поверхности клеток, образуют рабдомы между несколькими соседними клетками. Увеличение чувствительности оцеллей у некоторых насекомых (тараканы, мухи, стрекозы) достигается с помощью тапетума, состоящего из клеток, содержащих светоотражающие гранулы, и расположенного за ретинальными клетками (Cooter, 1975; Mizunami, 1994; Böhm, Pass, 2016). В состав таких гранул входит ксантин, гуанин или ураты (Bohm, Pass, 2016; Friedman et al., 2022).

У дневных насекомых, например медоносной пчелы *Apis mellifera* и пустынного муравья *Cataglyphis bicolor* (Penmetcha et al., 2019), рабдом образуют две соседние фоторецепторные клетки, а у ночных, например американского таракана, — от двух до шести (Mizunami, 1994). Рабдомы ночных насекомых выглядят более широкими и короткими (Somanathan et al., 2009; Narendra et al., 2017), а у дневных, например пчел и ос, они тонкие и вытянутые (Ribi, 2011; Zeil, 2014). У ночных муравьев *Myrmecia nigriceps* оцелли гораздо крупнее, чем у дневного вида того же рода *M. pyriformis* (Narendra, Ribi, 2017), широкие рабдомы самцов *M. nigriceps* подстилаются светоотражающим тапетумом, как и у *Xylocopa tranquebarica* (Somanathan et al., 2009).

У некоторых хорошо летающих насекомых (Hymenoptera, Odonata, Diptera) и у латеральных, и у медиальных глазков оцеллярная сетчатка

разделена на дорсальную и вентральную части с отчетливой экваториальной ямкой (Ribi, 2018). В вентральной части лежат более короткие и менее чувствительные клетки, которые могут обнаруживать изменения яркости неба, а в дорсальной части длинные и более чувствительные фоторецепторы, которые реагируют на изменения интенсивности света у горизонта (Berry, 2006, 2007; Ribi, 2011).

Анатомическая организация рабдомов может свидетельствовать о поляризационной чувствительности (Taylor et al., 2016; Narendra, Ribi, 2017; Ogawa et al., 2017; Ribi, Zeil, 2018). Поскольку микровиллы фоторецепторных клеток насекомых обладают дихроизмом, т. е. неодинаковой чувствительностью к плоскополяризованному свету с разным направлением поляризации (Грибакин, 1981), упорядоченное расположение микровилл рассматривается как доказательство участия оцеллей в поляризационном зрении.

Рабдомы, чувствительные к поляризации, образованы двумя ретинальными клетками, микровиллы которых ориентированы перпендикулярно длинной оси рабдома и выстраиваются преимущественно в одном направлении, что позволяет насекомым сравнивать направление колебаний электрического поля световой волны независимо от интенсивности света (Zeil et al., 2014).

Для надежного выделения зрительного сигнала о поляризации света необходима триполатная (tripolatic) система, в которой микровиллы рабдомеров, получающих свет из одной области пространства, расположены в трех направлениях под углом 60° друг к другу (Labhart, 2016), однако она встречается в сложных глазах, но не в оцеллях насекомых.

Монополатная (monopolatic) схема расположения рабдомов, характерная для оцеллей, характеризуется однонаправленным расположением микровилл, сама по себе не позволяет однозначно выделить информацию о поляризации света, но нейроны мозга, получающие информацию от трех оцеллей, если их зрительные поля пересекаются, способны это сделать (Labhart, 2016).

По-видимому, сходные принципы поляризационного зрения могут использоваться и в других конфигурациях. Так, монополатная система была недавно описана и подробно исследована для дистальных фоторецепторов с высокой поляризационной чувствительностью в основной части сложных глаз кукурузного мотылька *Ostrinia nubilalis*, в которых она, по-видимому, работает совместно с диполатной системой фоторецепторов дорзального рима, области со специализированными к рецепции поляризованного света

коротковолновыми рецепторами (Belušić et al., 2017).

Рабдомы оцеллей, не обладающие поляризационной чувствительностью, как правило, изогнуты (Berry et al., 2011), а фоторецепторные клетки, их образующие, часто имеют микровиллы в нескольких направлениях (Narendra, Ribí, 2017). Оцеллярная поляризационная чувствительность более характерна для дневных, чем для ночных видов пчел и муравьев (Mote, Wehner, 1980; Geiser, Labhart, 1982; Fent, Wehner, 1985; Berry et al., 2011; Ogawa et al., 2017). У ночной пчелы *Megalopta genalis*, как и у ночных муравьев *Myrmecia nigriceps* (Narendra, Ribí, 2017; Ribí, Zeil, 2018) оцеллярные рабдомы расположены беспорядочно и, вследствие этого, не чувствительны к поляризации, в то время как дневные медоносные пчелы (Geiser, Labhart, 1982), шмели (Zeil, 2014), орхидейные пчелы (Taylor, 2016) и муравьи (Narendra, Ribí, 2017) обладают высокой поляризационной чувствительностью, о чем свидетельствуют упорядоченно расположенные рабдомы в виде прямых пластинок.

Поляризационная чувствительность, измененная при помощи внутриклеточных отведений, для УФ-чувствительных рецепторов была выше, чем для зеленочувствительных, кроме того, рецепторы, получающие стимуляцию с вентрального поля зрения, реагировали преимущественно на вертикально поляризованный свет, а с дорзального – разные клетки отвечали на разные направления поляризации света (Ogawa et al., 2017).

Понятно, что оцеллярные фоторецепторы ночных насекомых оптимизированы для поглощения максимального количества фотонов, а поляризационная чувствительность, связанная с избирательным поглощением света только определенного качества, более выгодна при ярком освещении.

У многих видов пчел сетчатка оцеллей разделена на вентральную и дорзальную области, при этом в вентральной, поле зрения которой – небо над насекомым, клетки короткие, а в дорзальной области, смотрящей на горизонт, – длинные. Между двумя частями есть углубление – экваториальная ямка, похожее на фовеа позвоночных (Ribí, Zeil, 2018). Тем не менее у ночной пчелы-плотника *Xylocopa tranquebarica* большие линзы оцеллей не фокусируют свет на фоторецепторах (Somanathan et al., 2009). У стрекоз, насекомых с быстрым маневренным полетом, линза среднего глазка создает изображение с большим разрешением по горизонтали, чем по вертикали, при этом точечный

источник света растягивается в полоску (Stange et al., 2002). Линзы оцеллей дневных и ночных бумажных ос формируют фокусы вблизи проксимальных границ сетчатки (Warrant et al., 2006). Оцелли саранчи имеют пространственное разрешение, достаточное, чтобы различать полосы с частотой около 0.5 на градус (Berry et al., 2007).

Оцелли некоторых насекомых демонстрируют структурные изменения при адаптации к свету, контролируя количество света, попадающего на фоторецепторные мембраны. В оцеллях саранчи *Schistocerca gregaria* (Goodman, 1970) и совки *Trichoplusia ni* (Dow, Eaton, 1976) в адаптированном к темноте состоянии рабдомы окружены эндоплазматическими цистернами, в то время как в светоадаптированном состоянии цистерны значительно уменьшаются и смещаются в медиальную область клетки.

Формирование цистерн – палисада – предположительно способствует удержанию света внутри рабдома посредством отражения. У щетинохвосток *Machilis hrabei* и *Lepismachilis* spp. в светоадаптированном состоянии пигментные гранулы распределены по всей фоторецепторной клетке, экранируя рабдомы друг от друга, а при темновой адаптации они перемещаются под светоотражающий тапетум (Bohm, Pass, 2016).

У некоторых насекомых, например саранчи, стрекоз и перепончатокрылых, оцелли имеют подвижную пигментную оболочку (ирис) между линзой и рецепторными клетками, которая открывает и закрывает апертуру хрусталика, реагируя на уровень освещения сходно с радужной оболочкой глаза позвоночных, при этом ирис каждого из глазков одного насекомого реагирует на свет независимо от остальных (Wilson, 1975; Godman 1981; Stavenga et al., 1979).

У кровососущего клопа (kissing bug) *Triatoma infestans*, переносчика трипаносом, вызывающих болезнь Шагаса, структура, похожая на ирис, не реагирует на свет, но изменяется с возрастом, расширяясь к 20-му дню имагинальной жизни, когда насекомые начинают расселительные полеты и репродуктивную активность (Insausti, Lazzari, 2000). Однако у этих клопов оцелли адаптируются за счет перемещения пигментов внутри фоторецепторных клеток: на свету пигментные гранулы располагаются в рабдомерной дистальной области ретикулярной клетки, а в темноте переходят в медиальную область клетки, где нет фоторецепторных мембран, однако циркадианных изменений при отсутствии освещения не обнаруживается (Insausti 1999; Lazzari et al., 2011).

ОЦЕЛЛЯРНЫЕ ЗРИТЕЛЬНЫЕ ПИГМЕНТЫ

Зрительные пигменты оцеллей изучены недостаточно. Однако у большинства исследованных видов обнаруживаются УФ и зеленочувствительные пигменты (Henze et al., 2012; Van Der Kooi et al., 2021). Согласно молекулярным и, отчасти, физиологическим данным, базовым для насекомых считается набор из четырех зрительных пигментов — двух длинноволновых, сине- и УФ-чувствительных (Van Der Kooi et al., 2021), однако во многих случаях, на которые опираются эволюционные построения, некоторые данные могут быть сомнительными из-за сложности и неоднозначности экспериментальных подходов (Böhm et al., 2018). По крайней мере некоторые насекомые имеют специфические оцеллярные опсины, которые не экспрессируются в сложных глазах (Briscoe, Chiitka, 2001; Velarde et al., 2005; Guignard et al., 2021; Henze et al., 2015).

Электроретинографические исследования оцеллей двупятнистого сверчка *Gryllus bimaculatus* свидетельствуют о двух пиках чувствительности в УФ и зеленой областях спектра. Результаты экспериментов с дифференциальной адаптацией позволяют утверждать о присутствии двух зрительных пигментов с максимумами чувствительности 511 и 350 нм (Henze et al., 2012).

Оцелли пчелы состоят из фоторецепторов двух спектральных классов — зеленочувствительных с максимумом поглощения 500 нм и ультрафиолет-чувствительных, 360 нм, в которых экспрессированы два опсина — коротковолновый AmUVop и специфический оцеллярный длинноволновый AmLop2 (Velarde et al., 2005).

Зеленочувствительный фоторецептор в сложных глазах, экспрессирующий другой длинноволновый опсин AmLop1, имеет максимальную чувствительность около 550 нм (Peitsch et al., 1992; Kevan et al., 2001). Молекулярно-генетические данные свидетельствуют о присутствии одного УФ-чувствительного пигмента AmUVop и в оцеллях, и в сложных глазах пчел (Velarde et al., 2005).

Перепончатокрылые обычно имеют в сложных глазах и оцеллях разные варианты длинноволновых зрительных пигментов, LW1 и LW2 (Guignard et al., 2021; Henze et al., 2015), при этом максимум чувствительности оцеллярного LW2 немного сдвинут в коротковолновую область, в сравнении с LW1 сложных глаз (Mote, Wehner, 1980). Вероятно, оба оцеллярных опсина двупятнистого сверчка *Gryllus bimaculatus* отличаются от сходных по спектральной чувствительности зрительных пигментов сложных глаз, однако

присутствие УФ-пигмента не удалось подтвердить в оцеллях иммуногистохимически (Henze et al., 2012).

Оцеллярная сетчатка ночной пчелы *Megalopta genalis* состоит только из фоторецепторов с зеленочувствительным зрительным пигментом (Berry et al., 2011). Прежние электрофизиологические данные свидетельствуют в пользу присутствия только одного зеленочувствительного пигмента в оцеллях американского таракана (Goldsmith, 1958), однако эти сведения не были подтверждены другими исследованиями. В недавней работе (Guignard et al., 2022) утверждается, что опсин таракана GO2 специфичен для оцеллей на основании сходства его последовательности с оцеллярными опсинами сверчка (Henze et al., 2012), однако экспериментально это предположение не подтверждено. У клопов семейства Miridae показано присутствие двух длинноволновых опсинов, также описываемых как LW1 и LW2, при этом оцелли полностью отсутствуют (Xu et al., 2021), т. е. ни один из двух пигментов не может рассматриваться как оцеллярный.

У мух в 80-е годы прошлого века был обнаружен сенсibiliзирующий пигмент в фоторецепторных клетках, позволяющий расширить чувствительность единственного оцеллярного длинноволнового пигмента в коротковолновую область спектра (Kirschfeld et al., 1988). Позже сходный механизм был обнаружен и в фоторецепторах сложных глаз (Hamdorf et al., 1992). К сожалению, подобные исследования с тех пор более не проводили, и мы не знаем, насколько сенсibiliзирующие пигменты распространены среди насекомых и есть ли специфика их экспрессии в оцеллях и сложных глазах.

Таким образом, несмотря на значительный прогресс, набор оцеллярных пигментов большинства насекомых неизвестен, что пока не позволяет сделать однозначные заключения о сходстве и различии зрительных пигментов оцеллей и сложных глаз насекомых и, соответственно, затрудняет понимание эволюции оцеллей, а также результатов электрофизиологических и поведенческих экспериментов.

ОБРАБОТКА ИНФОРМАЦИИ ОТ ОЦЕЛЛЕЙ

Аксоны оцеллярных фоторецепторных клеток короткие, так что первый нейропилль, в котором лежат синаптические контакты с нейронами первого порядка L1, расположен непосредственно под оцеллями (Simmons, 2002). Фоторецепторы насекомых, в том числе оцеллярные, деполаризуются в ответ на свет, выделяя гистамин

в качестве синаптического медиатора (Simmons, Hardie, 1988).

Пресинапсы оцеллярных фоторецепторов содержат нейромедиатор гистамин, также, как и у всех представителей Euarthropoda, включающих, помимо насекомых, многоножек, ракообразных и хелицерных (Harzsch, 2006). Одновременные внутриклеточные отведения от оцеллярного фоторецептора и L1 нейрона показали, что первый синапс инвертирует сигнал, т. е. постсинаптический нейрон демонстрирует градуальный гиперполяризационный ответ, сходно с первым синапсом сложных глаз у таких разных насекомых, как саранча и пчела (Guy et al., 1979; Simmons, 1995; Stuart et al., 2007). Выключение света вызывает деполяризацию фоторецептора, которая может приводить к возникновению одного или нескольких спайков (Mizunami, Tateda, 1986; Patterson, Goodman, 1974).

Большое количество (часто несколько сотен) ретинальных волокон сходится на меньшем количестве (обычно нескольких десятках) больших и малых нейронов второго порядка (Goodman, 1981; Mizunami, 1995). Такая система лучше всего подходит для обнаружения небольших изменений интенсивности света, интегрированных в широком поле зрения (Wilson, 1978).

Нейроны второго порядка большого диаметра (8–20 мкм) называют L-нейронами, а мелкие (5 мкм) – S-нейронами. L-нейроны образуют основной путь передачи информации от оцеллей в мозг (Goodman, 1981). По-видимому, среди мелких S-нейронов оцеллярного тракта присутствуют эфферентные волокна, модулирующие информацию, поступающую от оцеллей (Guy et al., 1979; Ohуama, Toh, 1986) посредством ГАМК-эргических синапсов (Lee et al., 2007). Аксоны L-нейронов приходят в оцеллярный нейропилль надглоточного ганглия через оцеллярный нерв. Проекционные зоны оцеллярных нейронов второго порядка включают в себя оцеллярный тракт, задний склон мозга и торакальные двигательные центры (Mizunami et al., 1994).

Нейронные пути оцеллярной сенсорной системы насекомых можно разделить на три функциональных типа:

1) высокочувствительный медленный, в котором фоторецепторы конвергируют всего на четыре нейрона второго порядка и далее на большое число нейронов третьего порядка, и уже по ним сигналы поступают в мозг; этот тип характерен для тараканов и является трисинаптическим;

2) высокоскоростной тип, не очень чувствительный, в нем сигналы от оцеллей передаются

на нейроны разных отделов мозга многочисленными нейронами второго порядка; этот тип характерен для пчел и мух и является бисинаптическим;

3) промежуточный тип, быстрый и чувствительный, характерен для саранчи и стрекоз. У пустынной саранчи *Schistocerca gregaria* некоторые L-нейроны образуют синапсы с нейронами третьего порядка в нейропиле оцеллярного тракта, как и L-нейроны тараканов, в то время как другие проходят через оцеллярный тракт, не образуя синапсов, как L-нейроны пчелы; таким образом, оцеллярная система саранчи имеет как би-, так и трисинаптические пути, по которым сигналы передаются в некоторые области мозга нейронами второго порядка, а в другие нейропиле – нейронами третьего порядка (Mizunami, 1995).

Синаптическая организация оцеллярного тракта насекомых с полным превращением (пчел, ос, мотыльков и мух) представлена бисинаптическим типом; их оцеллярный тракт состоит из волокон, разделенных глиальными клетками, которые не образуют синапсов до тех пор, пока они не войдут в задний склон мозга. Среди изученных насекомых с неполным превращением (стрекоз, саранчи, сверчков и тараканов) есть как би-, так и трисинаптические пути, а оцеллярный тракт представляет собой интеграционный нейропилль (Mizunami, 1995). Меньшее количество переключений в оцеллярной системе обеспечивает высокую скорость передачи сигналов по сравнению со сложными глазами.

Кроме того, среди L-нейронов у насекомых есть нисходящие, которые обеспечивают быструю передачу сигналов в торакальные моторные центры. Например, у стрекоз *Aechna* и *Hemicordulia* оцеллярные интернейроны LD и MD посылают отростки к боковым и среднему глазку и напрямую нисходят в торакальные ганглии в области управления полетом (Berry, 2006, 2007; Severina et al., 2016). Эти нейроны мультимодальны и получают также информацию от ветрочувствительных рецепторов головы (Berry, 2006, 2007), таким образом обеспечивая высокую маневренность полета стрекозы с учетом погоды. У медоносной пчелы описано пять пар крупных нисходящих нейронов LD1–LD5, четыре из которых имеют первичные дендритные поля в дорсальной области оцеллярного нейропиля, а нейрон LD3 посылает дендриты только в вентральную область, аксоны этих нейронов нисходят в торакальные ганглии (Hung, Ibotson, 2014).

Нейроны третьего порядка выходят из оцеллярного тракта или заднего склона и проецируются в различные области мозга, включая

оптические доли, механосенсорный центр, антеннальные доли, грибовидные тела, центральный комплекс, премоторные области и моторные центры торакальных ганглиев (Mizunami, 1994). Такое разнообразное распределение этих нейронов предполагает множественность их функций, включая модуляцию других сенсорных модальностей и моторных цепей.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ОЦЕЛЛЕЙ

Простые глазки, состоящие из фоторецепторных и пигментных клеток с линзой, собирающей свет, или без нее широко распространены у беспозвоночных (Zhukov et al., 2002; Bitsch, 2005; Land, Nilsson, 2012). По-видимому, именно такой тип фоторецепторных органов дал начало всем типам глаз (Hartenstein, Reh, 2002).

Эволюционным предшественником оцеллей насекомых, по-видимому, следует считать науплиальный глаз личинок и некоторых взрослых форм ракообразных, поскольку их фоторецепторы проецируются в центральный протоцеребрум, а не в специализированные зрительные нейроны (Koenemann, Jenner, 2005; Strausfeld et al., 2016). Дальнейшая эволюция проходила путем его дубликации и специализации, что привело к появлению нескольких пар простых глазков — предшественников оцеллей и пары сложных глаз (Bitsch, 2005; Friedrich, 2006). Затем число оцеллей сократилось до четырех, а далее — до трех (Mizunami, 1995). Часто наблюдается двухлопастная структура медиального глазка (оцеллюса), что связывают со слиянием в ходе эволюции двух симметричных структур (Goodman, 1981; Friedrich et al., 2006). В ходе индивидуального развития у дрозофилы из каждого глазо-антеннального имажинального диска образуется один из двух латеральных оцеллей и половина медиального (Jean-Guillaume, Kumar, 2022).

По-видимому, у крупных насекомых, появившихся в каменноугольном периоде и только осваивающих полет (Горохов, 2004; Clapham, Kagg, 2012), размер даже неспециализированных оцеллей позволял им хорошо ориентироваться в полете при низкой освещенности. Так, в настоящее время шершень *Vespa crabro* продлевает свою активность до сумерек или даже лунной ночи, по сравнению с близкородственными дневными осами *Vespula vulgaris*, при этом их оцелли различаются лишь размером (Poidatz et al., 2018). Уменьшение размеров насекомых, соответственно, привело к уменьшению их органов зрения, что, вероятно, запустило эволюцию как строения оцеллей, так и их нервных структурно-функциональных адаптаций у насекомых.

Часто усложнение оцеллей тесно связано с полетом: хорошо летающие насекомые в целом обладают развитыми оцеллями, характеризующимися фоторецепторами нескольких спектральных типов, регионализированной сетчаткой и кутикулярными линзами сложной формы (Mizunami, 1995). Однажды утраченные оцелли не возникают вновь, а их функции берут на себя сложные глаза. Например, у жуков подавляющее большинство летающих видов лишены оцеллей (Leschen, Beutel, 2004; Baird, Yilmaz, 2023).

ЭКОЛОГИЯ

Летающие насекомые обладают более развитыми оцеллями по сравнению с нелетающими, даже в пределах одного вида (Donovan et al., 2000; Narendra, Ribí, 2017). Например, живущие в закрытых гнездах термиты лишены оцеллей и сложных глаз, в то время как крылатые особи обоих полов имеют оба типа органов зрения (Eggleton, 2010).

Сходно, рабочие муравьи большинства видов не имеют оцеллей, в отличие от крылатых самцов и самок (Narendra et al., 2016). Однако эта закономерность неверна для некоторых групп насекомых. Например, у рабочих муравьев рода *Myrmecia* (Narendra et al., 2017), пустынного муравья-бегунка *Cataglyphis bicolor* (Mote, Wehner, 1980; Fent, Wehner, 1985) и суперсолдат *Gesomyrmex chaperi* (Peeters et al., 2017), которые, как все рабочие муравьи, не летают, оцелли не просто присутствуют как рудимент, но и хорошо развиты. У палочников (Phasmatodea) встречаются как летающие виды с хорошо развитыми, так и летающие виды с редуцированными и вовсе отсутствующими оцеллями (Bank, Bradler, 2021). Мухи, паразитирующие на летучих мышах, постоянно живущие при крайне слабом освещении, лишены оцеллей, а их сложные глаза сильно редуцированы, тем не менее некоторые виды сохранили полет (Porter et al., 2020). Нелетающие паразитические овечьи кровососки *Melophagus ovinus* также не имеют оцеллей, и их сложные глаза редуцированы (Duan et al., 2017; Borja et al., 2022; Zhang et al., 2023).

Смещение активности вида на периоды сниженной освещенности, сумерки и ночь, приводит к увеличению размеров оцеллей и их кутикулярных линз (Somanathan et al., 2009; Berry et al., 2011), свидетельствуя о том, что увеличение энергозатрат на работу этих органов компенсируется важностью информации, получаемой от них (Niven, Laughlin, 2008). При падении интенсивности света ниже критических величин преимущество от использования оцеллей и, часто, сложных

глаз снижается, что приводит к их редукции или полному исчезновению.

Так, ископаемый пещерный сверчок *Araneagrillus dylani* лишен оцеллей, хотя сложные глаза у него есть (Heds, 2010). Ныне живущий *Diestrammena (Gymnaeta) chenhui* демонстрирует такую же закономерность, а у близкородственного *Diestrammena (Gymnaeta) aspes* оцелли хотя и присутствуют, но сильно редуцированы (Rampini et al., 2008).

Редукция оцеллей вплоть до полного исчезновения показана и у пещерных тараканов (Sendi et al., 2020). Лишенные оцеллей мотыльки *Kangerosithyris kotumarensis* (Biswas, 2009) никогда не покидают пещеру и даже не приближаются к выходу из нее, хотя некоторые другие представители семейства (*Tineoidea*) имеют функционирующие оцелли (Robinson, 1988).

В противоположность этому быстрый маневренный полет, миграции и даже пешие перемещения на открытой местности у пустынных муравьев при ярком освещении приводят к тому, что оцелли берут на себя дополнительные функции, такие как поляризационная чувствительность (Geiser, Labhart, 1982; Fent, Wehner, 1985; Zeil et al., 2014; Taylor et al., 2016; Baird, Iilmas, 2023) и оценка оптического потока для получения информации о движении относительно неподвижных ориентиров на земле (Van Kleef et al., 2008) и на небе (Schwarz et al., 2011).

ФУНКЦИИ ОЦЕЛЛЕЙ

Основной функцией оцеллей у крылатых насекомых считается стабилизация полета (Taylor, Krapp, 2007), идея, которая также может быть реализована в летательных аппаратах (Gremillion et al., 2014).

Летающие насекомые обычно имеют три глазка, которые расположены на темени, и их поля зрения совпадают с положением горизонта при прямом полете. Боковые глазки смотрят по бокам, а средний — вперед. Крен влево во время полета приводит к затемнению левого бокового и осветлению правого глазка, а наклон вверх — к осветлению среднего.

Поскольку каждый оцеллюс суммирует информацию со всей сетчатки, эта концепция была названа гипотезой одного датчика (Stange et al., 2002). Более того, контраст между небом и землей оказывается наиболее резким для ультрафиолетовой части солнечного спектра, а у большинства хорошо летающих насекомых оцелли содержат УФ-рецепторы (Berry et al., 2007). У стрекозы в эксперименте с закрепленным полетом освещение оцеллюса снизу вызывало переворот (dorsal

light response) (Stange, Howard, 1979). Сходные реакции были показаны и у саранчи (Taylor, 1981). Оцелли нелетающих рабочих особей австралийского пустынного муравья *Melophorus bagoti* участвуют в навигации по небесным ориентирам, но не наземным вехам (Schwarz et al., 2011).

Световая депривация оцеллярной системы путем закрашивания или заклеивания глазков препятствует правильной работе двухкомпонентной зрительной системы насекомых, включающей также сложные глаза. Согласно работе (Lindauer, Schrickler, 1963), пчелы с закрашенными оцеллями начинают вылеты за взятком позже интактных и заканчивают раньше, однако это наблюдение не было подтверждено в более поздней работе (Renner, Heinzeller, 1979), которая показала, что закрашивание оцеллей с последующим контролем полноты закрашивания практически полностью прекращает фуражировочные полеты пчел.

С другой стороны, у предварительно обученных маршруту пчел, внезапное боковое освещение вызывало отклонение от маршрута в сторону источника света у интактных пчел и в противоположном направлении у пчел с закрашенными оцеллями (Kastberger, 1990).

Закрашивание оцеллей влияло на выбор между перелезанием сверху и проползанием под препятствием у таракана *Blaberus discoidalis*, который у интактных животных связан с уровнем освещенности (Harley et al., 2009).

Согласно результатам математического моделирования, информация от глазков вносит свой вклад в механизмы константности цветового восприятия у пчел (Garcia et al., 2017), подстраивая чувствительность трех спектральных классов фоторецепторов сложных глаз.

Имеются данные о том, что у таракана оцелли ответственны за модуляцию отрицательного фототаксиса — избегания освещенных участков, при этом ведущая роль в запуске моторного ответа остается за сложными глазами (Okada, Toh, 1998; Honegger, Campan, 1989). Оцелли слегка влияли на характер движения к источнику феромона у тараканов — они двигались к цели медленнее, тогда как закрашивание сложных глаз не имело такого эффекта (Willis et al., 2011). У клопа *Triatoma infestans* оцелли, независимо от сложных глаз, могут запускать отрицательный фототаксис (Lazzari et al., 1998).

Оцелли, вероятно, участвуют в подстройке чувствительности сложных глаз к меняющемуся уровню освещенности. Так, чувствительность сложных глаз, измеренная при помощи электроретинографии у сверчка *Teleogryllus commodus*,

уменьшалась при закрашивании глазков и восстанавливалась при их последующей очистке (Rence et al. 1988), однако эти данные плохо представлены (показано только увеличение ЭРГ сложных глаз после очистки) и противоречат логике (при затемнении глазков чувствительность зрительной системы должна увеличиваться), поэтому требуют дополнительной проверки.

Роль оцеллей в синхронизации суточных и сезонных ритмов у насекомых противоречива и недостаточно изучена. Многие исследователи утверждают, что только фоторецепторы сложных глаз, личиночных стемм и экстраретинального органа Хофбауера–Бушнера (Hofbauer–Buchner eyelet) необходимы и достаточны для регуляции ритмов (Saunders, 1997, 2012; Goto, 2022). Другие указывают на существенную роль информации, поступающей от оцеллей (Ball, 1971; Rivault, 1976). Удаление оцеллей или перерезка оцеллярного тракта не препятствовали синхронизации суточных ритмов у тараканов (Nishitsutsuji-Uwo, Pittendrigh, 1968; Roberts, 1974) или сверчков (Yukizane, Tomioka, 1995), тогда как прерывание зрительного тракта фасеточных глаз приводило к аритмичности поведения, независимо от режима освещения (Nishiitsutsuji-Uwo, Pittendrigh, 1968; Page et al., 1977; Page, Barrett, 1989). Однако закрашивание глазков приводило к рассинхронизации суточных ритмов активности (Ball, 1971; Rivault, 1976), что, по-видимому, связано с поступлением сигнала от оцеллей об отсутствии света.

Первые убедительные данные о локализации циркадианного осциллятора в оптических долях таракана было получено Терри Пейджем (Page, 1982), который показал, что трансплантация оптической доли от тараканов-доноров, содержавших при одном световом режиме, тараканам-реципиентам с удаленными своими оптическими долями и содержавшимся в другом режиме, приводила к смене ритма реципиентов на ритм донора. В дальнейшем эти данные были подтверждены и существенно уточнены, а именно было показано, что нейроны добавочной медуллы (accessory medulla, AMe), экспрессирующие pdf (pigment dispersing factor), образуют биологические часы (Reischig, Stengl, 2003).

Проекция оцеллярных нейронов третьего и четвертого порядка, достигающие всех трех нейропилей зрительных долей, были идентифицированы у американского таракана (Mizunami, Tateda, 1986; Mizunami, 1995). Отведения от AMe с последующей окраской позволили обнаружить нейрон, соединяющий оцеллярный нерв и контралатеральный оцеллярный тракт с лобулой и AMe у таракана *Rhyarobia (Leucophaea) maderae*

(Loesel, Homberg, 2001), нейрон отвечал ингибированием импульсной активности в ответ на свет. Однако у препарата были удалены оцелли для получения доступа к оптическим ганглиям, что позволило лишь показать присутствие нейронных путей, но не изучить их функционирование.

У мясной мухи *Calliphora vicina* нейрон лобулярной пластинки отвечает на стимуляцию оцеллей, имитирующую поворот головы, и сигналы о самодвижении со сложных глаз (Parsons et al., 2006). Однако, несмотря на очевидные нервные связи оцеллярных фоторецепторов со структурами, участвующими в генерации ритмов, их вклад не очевиден.

Оцелли, по-видимому, играют вспомогательную роль в подстройке суточных ритмов активности к условиям освещения, например к экстремальным фотопериодам, как показано с использованием мутантных мух-дрозофил с отсутствующими или нефункционирующими оцеллями и/или сложными глазами (Rieger et al., 2003).

Таким образом, у большинства изученных к настоящему времени насекомых оцелли не могут рассматриваться как главный источник информации для синхронизации суточных ритмов с циклом день–ночь, однако, вероятно, модулируют работу биологических часов через существующие нервные связи.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Взаимодействие организма со средой во многом обеспечивается его сенсорными возможностями, обеспечивающими основные потребности – обнаружение пищи, убежищ, половых партнеров и избегания опасностей. Насекомые сумели приспособиться к различным условиям, в том числе освоили полет и быстрое передвижение по поверхности земли и воды.

Зрительная система насекомых, состоящая из сложных глаз, обеспечивающих предметное зрение, и простых глазков – оцеллей, настроенных на суммацию попадающего через линзу света и быстрые реакции вследствие небольшого числа синаптических переключений, позволяет разделить функции между двумя типами световоспринимающих органов.

Функции оцеллей и сложных глаз дополняют друг друга, особенно в пограничных условиях освещения, сумерках, пещерах и ночью. В условиях низкого освещения высокая степень суммации сигнала позволяет ориентироваться даже на очень слабые источники света.

Высокоспециализированные оцелли некоторых, в основном дневных, насекомых развили поляризационную чувствительность и предметное зрение, но, по-видимому, за счет потери общей чувствительности. Некоторые насекомые теряют наружный светопреломляющий аппарат, но расположенные под кутикулой оцеллярные фоторецепторы генерируют ответ на свет. Другие полностью теряют оцелли, а их функции частично берут на себя сложные глаза.

Работа оцеллей, обработка сигналов от них и интеграция с информацией, поступающей от сложных глаз, мало исследованы и требуют дальнейшего изучения. Принципы функционирования разделенных фоточувствительных систем небольшого размера могут быть в дальнейшем использованы для конструирования миниатюрных приборов и механизмов, оснащенных техническим зрением.

ИСТОЧНИК ФИНАНСИРОВАНИЯ

Работа выполнена при поддержке гранта Российского научного фонда № 23-74-01147.

УЧАСТИЕ АВТОРОВ

Идея, общий план и заключение статьи — М.И. Жуковская, написание отдельных глав — М.И. Жуковская, И.Ю. Северина и Е.С. Новикова, подготовка рукописи к печати — И.Ю. Северина и М.И. Жуковская.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы статьи подтвердили отсутствие конфликта интересов, о котором необходимо сообщить.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Горохов А.В. Примитивные Titanoptera и ранняя эволюция Polyneoptera. *Чтения памяти Н.А. Холодковского*. 2004. Т. 57(1). С. 1–54.
- Грибакин Ф.Г. *Механизмы фоторецепции насекомых*. Л.: Наука. 1981. 213 с.
- Чайка С.Ю. *Нейроморфология насекомых*. М.: Типография Россельхозакадемии. 2010. 396 с.
- Ball H.J. The receptor site for photic entrainment of circadian rhythms in the cockroach. *Periplaneta americana. Annals of the Entomological Society of America*. 1971. V. 64. P. 1010–1015. <https://doi.org/10.1093/aesa/64.5.1010>
- Bank S., Bradler S. A second view on the evolution of flight in stick and leaf insects (Phasmatodea). *BMC ecology and evolution*. 2022. V. 22. Article 62. <https://doi.org/10.1186/s12862-022-02018-5>
- Baird E., Yilmaz A. Insect dorsal ocelli: a brief overview. In: *Distributed Vision: From Simple Sensors to Sophisticated Combination Eyes* (Buschbeck E., Bok M. eds). Cham Springer. 2023. P. 205–221. https://doi.org/10.1007/978-3-031-23216-9_8
- Belušič G., Šporar K., Meglič A. Extreme polarization sensitivity in the retina of the corn borer moth *Ostrinia*. *Journal of Experimental Biology*. 2017. V. 220(11). P. 2047–2056. <https://doi.org/10.1242/jeb.153718>
- Berry R., Stange G., Olberg R., van Kleef J. The mapping of visual space by identified large second-order neurons in the dragonfly median ocellus. *Journal of Comparative Physiology. A*. 2006. V. 192. P. 1105–1123. <https://doi.org/10.1007/s00359-006-0142-5>
- Berry R.P., Warrant E.J., Stange G. Form vision in the insect dorsal ocelli: an anatomical and optical analysis of the locust ocelli. *Vision Research*. 2007. V. 47(10). P. 1382–1393. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2007.01.020>
- Berry R.P., Wcislo W.T., Warrant E.J. Ocellar adaptations for dim light vision in a nocturnal bee. *Journal of Experimental Biology*. 2011. V. 214(8). P. 1283–1293. <https://doi.org/10.1242/jeb.050427>
- Biswas J. Kotumsar Cave biodiversity: a review of cavernicoles and their troglobiotic traits. *Biodiversity and conservation*. 2010. V. 19(1). P. 275–289. <https://doi.org/10.1007/s10531-009-9710-7>
- Bitsch C.O., Bitsch J.A. Evolution of eye structure and arthropod phylogeny. In: *Crustacea and arthropod relationships* Ed. Koenemann S., Jenner R.A., Schram F.R. New York: CRC Press. 2005. P. 185–214.
- Böhm A., Pass G. The ocelli of Archaeognatha (Hexapoda): functional morphology, pigment migration and chemical nature of the reflective tapetum. *Journal of Experimental Biology*. 2016. V. 219(19). P. 3039–3048. <https://doi.org/10.1242/jeb.141275>
- Böhm A., Meusemann K., Misof B., Pass G. Hypothesis on monochromatic vision in scorpionflies questioned by new transcriptomic data. *Scientific Reports*. 2018. V. 8(1). P. 9872. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-28098-2>
- Borja A.T., Cruz-Quintana S., Velastegui G., Vasquez C.L. Prevalence of *Melophagus ovinus* (Diptera, Hippoboscidae) in sheep in the province of Tungurahua, Ecuador. *Iranian Journal of Veterinary Science and Technology*. 2022. V. 14(3). P. 29–37. <https://doi.org/10.22067/ijvst.2022.76650.1147>
- Briscoe A.D., Chittka L. The evolution of color vision in insects. *Annual review of entomology*. 2001. V. 46(1). P. 471–510. <https://doi.org/10.1007/s00441-004-0994-3>
- Buschbeck E.K. Escaping compound eye ancestry: the evolution of single-chamber eyes in holometabolous larvae. *Journal of Experimental Biology*. 2014. V. 217(16). P. 2818–2824. <https://doi.org/10.1242/jeb.085365>

- Clapham M.E., Karr J.A. Environmental and biotic controls on the evolutionary history of insect body size. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2012. V. 109(27). P. 10927–10930. <https://doi.org/10.1073/pnas.1204026109>
- Chen Q., Li T., Hua B. Ultrastructure of the larval eye of the scorpionfly Panorpadaubia (Mecoptera: Panorpidae) with implications for the evolutionary origin of holometabolous larvae. *Journal of Morphology*. 2012. V. 273(6). P. 561–571. <https://doi.org/10.1002/jmor.20001>
- Cooter R.J. Ocellus and ocellar nerves of *Periplaneta americana* L. (Orthoptera: Dictyoptera). *International Journal of Insect Morphology and Embryology*. 1975. V. 4(3). P. 273–288. [https://doi.org/10.1016/0020-7322\(75\)90036-7](https://doi.org/10.1016/0020-7322(75)90036-7)
- Donovan S.E., Jones D.T., Sands W.A., Eggleton P. Morphological phylogenetics of termites (Isoptera). *Biological Journal of the Linnean Society*. 2000. V. 70(3). P. 467–513. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2000.tb01235.x>
- Dow M.A., Eaton J.L. Fine structure of the ocellus of the cabbage looper moth (*Trichoplusia ni*). *Cell and Tissue Research*. 1976. V. 171. P. 523–533. <https://doi.org/10.1007/BF00220243>
- Du X.L., Yue C., Hua B.Z. Embryonic development of the scorpionfly Panorpaemarginata Cheng with special reference to external morphology (Mecoptera: Panorpidae). *Journal of Morphology*. 2009. V. 270. P. 984–995. <https://doi.org/10.1002/jmor.10736>
- Duan D., Wang Y., Cheng T. Morphological and molecular identification of *Melophagusovinus*. *Acta Veterinaria et Zootechnica Sinica*. 2017. V. 48(11). P. 2181–2188.
- Eggleton P. An introduction to termites: biology, taxonomy and functional morphology. In: *Biology of Termites: a Modern Synthesis* (Bignell D., Roisin Y., Lo N. eds). Dordrecht: Springer. 2010. P. 1–26. https://doi.org/10.1007/978-90-481-3977-4_1
- Fent K., Wehner R. Ocelli: a celestial compass in the desert ant *Cataglyphis*. *Science*. 1985. V. 228. P. 192–194. <https://doi.org/10.1126/science.228.4696.192>
- Friedman O., Böhm A., Rechav K., Pinkas I., Brumfeld V., Pass G., Weiner S., Addadi L. Structural organization of xanthine crystals in the median ocellus of a member of the ancestral insect group Archaeognatha. *Journal of structural biology*. 2022. V. 214(1). Article 107834. <https://doi.org/10.1016/j.jsb.2022.107834>
- Friedrich M. Ancient mechanisms of visual sense organ development based on comparison of the gene networks controlling larval eye, ocellus, and compound eye specification in *Drosophila*. *Arthropod structure & development*. 2006. V. 35(4). P. 357–378. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2006.08.010>
- Garcia J.E., Hung Y.S., Greentree A.D., Rosa M.G., Endler J.A., Dyer A.G. Improved color constancy in honey bees enabled by parallel visual projections from dorsal ocelli. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2017. V. 114(29). P. 7713–7718. <https://doi.org/10.1073/pnas.1703454114>
- Geiser F.X., Labhart T. Electrophysiological investigation on the ocellar retina of the honeybee (*Apis mellifera*). *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen*. 1982. V. 75. P. 307.
- Goldsmith T.H., Ruck P.R. The spectral sensitivities of the dorsal ocelli of cockroaches and honeybees: an electrophysiological study. *The Journal of General Physiology*. 1958. V. 41(6). P. 1171. <https://doi.org/10.1085/jgp.41.6.1171>
- Goodman L.J. The structure and function of the insect dorsal ocellus. *Advances in insect physiology*. 1970. V. 7. P. 97–195. [https://doi.org/10.1016/S0065-2806\(08\)60241-6](https://doi.org/10.1016/S0065-2806(08)60241-6)
- Goodman L.J. Organization and physiology of the insect dorsal ocellar system. In: *Handbook of sensory physiology* (Autrum H. ed.). Berlin. Springer. 1981. V. VII/6C.
- Goto S.G. Photoperiodic time measurement, photoreception, and circadian clocks in insect photoperiodism. *Applied Entomology and Zoology*. 2022. V. 57(3). P. 193–212. <https://doi.org/10.1007/s13355-022-00785-7>
- Gremillio G., Humbert J.S., Krapp H.G. Bio-inspired modeling and implementation of the ocelli visual system of flying insects. *Biological cybernetics*. 2014. V. 108. P. 735–746. <https://doi.org/10.1007/s00422-014-0610-x>
- Guignard Q., Spaethe J., Slippers B., Strube-Bloss M., Allison J.D. Evidence for UV-green dichromacy in the basal hymenopteran *Sirexnoctilio* (Siricidae). *Scientific Reports*. 2021. V. 11(1). Article 15601. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-95107-2>
- Guy R.G., Goodman L.J., Mobbs P.G. Visual interneurons in the bee brain: synaptic organization and transmission by graded potentials. *Journal of Comparative physiology*. 1979. V. 134. P. 253–264. <https://doi.org/10.1002/neu.480200602>
- Hamdorf K., Hochstrate P., Hoglund G., Moser M., Sperber S., Schlecht P. Ultra-violet sensitizing pigment in blowfly photoreceptors r1–6 – probable nature and binding sites. *Journal of Comparative physiology A*. 1992. V. 171. P. 601–615. <https://doi.org/10.1007/BF00194108>
- Harley C.M., English B.A., Ritzmann R.E. Characterization of obstacle negotiation behaviors in the cockroach, *Blaberus discoidalis*. *Journal of Experimental Biology*. 2009. V. 212(10). P. 1463–1476. <https://doi.org/10.1242/jeb.028381>
- Hartenstein V., Reh T.A. Homologies between vertebrate and invertebrate eyes. *Drosophila eye development*. 2002. P. 219–255. https://doi.org/10.1007/978-3-540-45398-7_14
- Harzsch S. Neurophylogeny: Architecture of the nervous system and a fresh view on arthropod phylogeny. *Integrative and Comparative Biology*. 2006. V. 46(2) P.162–194. <https://doi.org/10.1093/icb/icj011>
- Heads S.W. The first fossil spider cricket (Orthoptera: Gryllidae: Phalangopsinae): 20 million years of troglobiogenesis or exaptation in the dark? *Zoological Journal*

- ant, *Cataglyphis bicolor*. *Journal of Comparative physiology*. 1980. V. 137. P. 63–71. <https://doi.org/10.1007/BF00656918>
- Narendra A., Ramirez-Esquivel F., Ribi W.A. Compound eye and ocellar structure for walking and flying modes of locomotion in the Australian ant, *Camponotus consobrinus*. *Scientific reports*. 2016. V. 6(1). Article 22331. <https://doi.org/10.1038/srep22331>
- Narendra A., Ribi W.A. Ocellar structure is driven by the mode of locomotion and activity time in *Myrmecia* ants. *Journal of Experimental Biology*. 2017. V. 220(23). P. 4383–4390. <https://doi.org/10.1242/jeb.159392>
- Nishiitsutsuji-Uwo J., Pittendrigh C.S. Central nervous system control of circadian rhythmicity in the cockroach: III. The optic lobes, locus of the driving oscillation? *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*. 1968. V. 58. P. 14–46. <https://doi.org/10.1007/BF00302434>
- Niven J.E., Laughlin S.B. Energy limitation as a selective pressure on the evolution of sensory systems. *Journal of Experimental Biology*. 2008. V. 211(11). P. 1792–1804. <https://doi.org/10.1242/jeb.017574>
- Ogawa Y., Ribi W., Zeil J., Hemmi J.M. Regional differences in the preferred e-vector orientation of honeybee ocellar photoreceptors. *Journal of Experimental Biology*. 2017. V. 220(9). P. 1701–1708. <https://doi.org/10.1242/jeb.156109>
- Ohyama T., Toh Y. Multimodality of ocellar interneurons of the American cockroach. *Journal of Experimental Biology*. 1986. V. 125(1). P. 405–409. <https://doi.org/10.1242/jeb.125.1.405>
- Okada J., Toh Y. Shade response in the escape behavior of the cockroach, *Periplaneta americana*. *Zoological science*. 1998. V. 15(6). P. 831–835. <https://doi.org/10.2108/zsj.15.831>
- Page T.L., Caldarola P.C., Pittendrigh C.S. Mutual entrainment of bilaterally distributed circadian pacemaker. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 1977. V. 74(3). P. 1277–1281. <https://doi.org/10.1073/pnas.74.3.1277>
- Page T.L. Transplantation of the cockroach circadian pacemaker. *Science*. 1982. V. 216. P. 73–75. <https://doi.org/10.1126/science.216.4541.73>
- Page T.L., Barrett R.K. Effects of light on circadian pacemaker development: II. Responses to light. *Journal of Comparative Physiology A*. 1989. V. 165. P. 51–59. <https://doi.org/10.1007/BF00613799>
- Pappas L.G., Eaton J.L. The internal ocellus of *Manduca sexta*: electroretinogram and spectral sensitivity. *Journal of Insect Physiology*. 1977. V. 23(11-12). P. 1355–1358. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(77\)90157-3](https://doi.org/10.1016/0022-1910(77)90157-3)
- Parsons M.M., Krapp H.G., Laughlin S.B. A motion-sensitive neuron responds to signals from the two visual systems of the blowfly, the compound eyes and ocelli. *Journal of Experimental Biology*. 2006. V. 209(22). P. 4464–4474. <https://doi.org/10.1242/jeb.02560>
- Peeters C., Ito F., Wiwatwitaya D., Keller R.A., Hashim R., Molet M. Striking polymorphism among infertile helpers in the arboreal ant *Gesomyrmex*. *Asian Myrmecol*. 2017. V. 9. P. 1–15. <https://doi.org/10.20362/am.009015>
- Peitsch D., Fietz A., Hertel H., de Souza J., Ventura D.F., Menzel R. The spectral input systems of hymenopteran insects and their receptor-based colour vision. *Journal of Comparative Physiology A*. 1992. V. 170. P. 23–40. <https://doi.org/10.1007/BF00190398>
- Penmetcha B., Ogawa Y., Ribi W.A., Narendra A. Ocellar structure of African and Australian desert ants. *Journal of Comparative Physiology A*. 2019. V. 205. P. 699–706. <https://doi.org/10.1007/s00359-019-01357-x>
- Poidatz J., Monceau K., Bonnard O., Thiéry D. Activity rhythm and action range of workers of the invasive hornet predator of honeybees *Vespa velutina*, measured by radio frequency identification tags. *Ecology and Evolution*. 2018. V. 8. P. 7588–7598. <https://doi.org/10.1002/ece3.4182>
- Porter M.L., Cronin T.W., Dick C.W., Simon N., Dittmar K. Visual system characterization of the obligate bat ectoparasite *Trichobius frequens* (Diptera: Streblidae). *Arthropod structure & development*. 2021. V. 60. Article 101007. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2020.101007>
- Rampini M., Di Russo C., Cobolli M. The Aemodogryllinae cave crickets from Guizhou, Southern China (Orthoptera, Rhaphidophoridae). *Monografie naturalistiche*. 2008. V. 3. P. 129–141.
- Reischig T., Stengl M. Ectopic transplantation of the accessory medulla restores circadian locomotor rhythms in arrhythmic cockroaches (*Leucophaea maderae*). *Journal of Experimental Biology*. 2003. V. 206(11). P. 1877–1886. <https://doi.org/10.1242/jeb.00373>
- Rence B.G., Lisy M.T., Garves B.R., Quinlan B.J. The role of ocelli in circadian singing rhythms of crickets. *Physiological entomology*. 1988. V. 13(2). P. 201–212. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1988.tb00924.x>
- Renner M., Heinzeller T. Do trained honeybees with reliably blinded ocelli really return to the feeding site? *Journal of Apicultural Research*. 1979. V. 18(3). P. 225–229. <https://doi.org/10.1080/00218839.1979.11099974>
- Ribi W., Warrant E.J., Zeil J. The organization of honeybee ocelli: regional specializations and rhabdom arrangements. *Arthropod structure & development*. 2011. V. 40. P. 509–520. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2011.06.004>
- Ribi W., Zeil J. Diversity and common themes in the organization of ocelli in Hymenoptera, Odonata and Diptera. *Journal of Comparative Physiology A*. 2018. V. 204(5). P. 505–517. <https://doi.org/10.1007/s00359-018-1258-0>
- Rieger D., Stanewsky R., Helfrich-Forster C. Cryptochrome, compound eyes, H-B eyelets and ocelli play different roles in the entrainment and masking pathway of the locomotor activity rhythm in the fruit fly *Drosophila melanogaster*. *Journal of biological rhythms*. 2003. V. 18. P. 377–391. <https://doi.org/10.1177/0748730403256>

- Rivault C. The role of the eyes and ocelli in the initiation of circadian activity rhythms in cockroaches. *Physiological Entomology*. 1976. V. 1(4). P. 277–286. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1976.tb00977.x>
- Roberts S.K. Circadian rhythms in cockroaches: effects of optic lobe lesions. *Journal of Comparative Physiology*. 1974. V. 88(1). P. 21–30. <https://doi.org/10.1007/BF00695920>
- Robinson G.S. A phylogeny for the Tineoidea (Lepidoptera). *Insect Systematics & Evolution*. 1988. V. 19(2). P. 117–129. <https://doi.org/10.1163/187631289x00113>
- Saunders D.S. Insect circadian rhythms and photoperiodism. *Invertebrate Neuroscience*. 1997. V. 3. P. 155–164. <https://doi.org/10.1007/BF02480370>
- Saunders D.S. Insect photoperiodism: seeing the light. *Physiological Entomology*. 2012. V. 37(3). P. 207–218. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.2012.00837.x>
- Schwarz S., Albert L., Wystrach A., Cheng K. Ocelli contribute to the encoding of celestial compass information in the Australian desert ant *Melophorus bagoti*. *Journal of Experimental Biology*. 2011. V. 214(6). P. 901–906. <https://doi.org/10.1242/jeb.049262>
- Sendi H., Vršanský P., Podstrelena L., Hinkelman J., Kúdelová T., Kúdela M., Vidlička L., Ren X., Quicke D.L. Nocticolid cockroaches are the only known dinosaur age cave survivors. *Gondwana Research*. 2020. V. 82. P. 288–298. <https://doi.org/10.1016/j.gr.2020.01.002>
- Severina I.Y., Isavnina I.L., Knyazev A.N. Topographic anatomy of ascending and descending neurons of the supraesophageal, meso- and metathoracic ganglia in paleo- and neopterous insects. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*. 2016. V. 52. P. 397–406. <https://doi.org/10.1134/S0022093016050082>
- Simmons P.J. The transfer of signals from photoreceptor cells to large 2nd order neurons in the ocellar visual-system of the locust *Locusta migratoria*. *Journal of Experimental Biology*. 1995. V. 198. P. 537–549. <https://doi.org/10.1242/jeb.198.2.537>
- Simmons P.J., Hardie R.C. Evidence that histamine is a neurotransmitter of photoreceptors in the locust ocellus. *Journal of Experimental Biology*. 1988. V. 138(1). P. 205–219. <https://doi.org/10.1242/jeb.138.1.205>
- Simmons P.J. Signal processing in a simple visual system: the locust ocellar system and its synapses. *Microscopy research and technique*. 2002. V. 56(4). P. 270–280. <https://doi.org/10.1002/jemt.10030>
- Somanathan H., Kelber A., Borges R.M., Wallén R., Warrant E.J. Visual ecology of Indian carpenter bees II: adaptations of eyes and ocelli to nocturnal and diurnal lifestyles. *Journal of Comparative Physiology A*. 2009. V. 195. P. 571–583. <https://doi.org/10.1007/s00359-009-0432-9>
- Stange G., Howard J. An ocellar dorsal light response in a dragonfly. *Journal of Experimental Biology*. 1979. V. 83(1). P. 351–355. <https://doi.org/10.1242/jeb.83.1.351>
- Stange G., Stowe S., Chahl J., Massaro A. Anisotropic imaging in the dragonfly median ocellus: a matched filter for horizon detection. *Journal of Comparative Physiology A*. 2002. V. 188. P. 455–467. <https://doi.org/10.1007/s00359-002-0317-7>
- Stavenga D.G., Bernard G.D., Chappell R.L., Wilson M. Insect pupil mechanisms: III. On the pigment migration in dragonfly ocelli. *Journal of Comparative Physiology A*. 1979. V. 129(3). P. 199–205. <https://doi.org/10.1007/BF00657654>
- Strausfeld N.J., Ma X., Edgecombe G.D., Fortey R.A., Land M.F., Liu Y., Cong P., Hou X. Arthropod eyes: the early Cambrian fossil record and divergent evolution of visual systems. *Arthropod Structure & Development*. 2016. V. 45(2). P. 152–172. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2015.07.005>
- Stuart A.E., Borycz J., Meinertzhagen I.A. The dynamics of signaling at the histaminergic photoreceptor synapse of arthropods. *Progress in neurobiology*. 2007. V. 82(4). P. 202–227. <https://doi.org/10.1016/j.pneurobio.2007.03.006>
- Taylor F. Ecology and evolution of physiological time in insects. *The American Naturalist*. 1981. V. 117(1). P. 1–23. <https://doi.org/10.1086/283683>
- Taylor G.K., Krapp H.G. Sensory systems and flight stability: what do insects measure and why? *Advances in insect physiology*. 2007. V. 34. P. 231–316. [https://doi.org/10.1016/S0065-2806\(07\)34005-8](https://doi.org/10.1016/S0065-2806(07)34005-8)
- Taylor G.J., Ribi W., Bech M., Bodey A.J., Rau C., Steuwer A., Warrant E.J., Baird E. The dual function of orchid bee ocelli as revealed by x-ray microtomography. *Current Biology*. 2016. V. 26. P. 1319–1324. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2016.03.038>
- Van Kleef J., Berry R., Stange G. Directional selectivity in the simple eye of an insect. *Journal of Neuroscience*. 2008. V. 28(11). P. 2845–2855. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5556-07.2008>
- Van der Kooi C.J., Stavenga D.G., Arikawa K., Belušič G., Kelber A. Evolution of insect color vision: from spectral sensitivity to visual ecology. *Annual review of entomology*. 2021. V. 66. P. 435–461. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-061720-071644>
- Velarde R.A., Sauer C.D., Walden K.K., Fahrback S.E., Robertson H.M. Pteropsin: a vertebrate-like non-visual opsin expressed in the honey bee brain. *Insect biochemistry and molecular biology*. 2005. V. 35(12). P. 1367–1377. <https://doi.org/10.1016/j.ibmb.2005.09.001>
- Warrant E., Nilsson D.E. *Invertebrate vision*. Cambridge University Press. 2006.
- Wilby D., Aarts T., Tichit P., Bodey A., Rau C., Taylor G., Baird E. Using micro-CT techniques to explore the role of sex and hair in the functional morphology of bumblebee (*Bombus terrestris*) ocelli. *Vision Research*. 2019. V. 158. P. 100–108. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2019.02.008>

- Wilson M. Autonomous pigment movement in the radial pupil of locust ocelli. *Nature*. 1975. V. 258. P. 603–604. <https://doi.org/10.1038/258603a0>
- Wilson M. The functional organization of locust ocelli. *Journal of Comparative Physiology*. 1978. V. 124. P. 297–316. <https://doi.org/10.1007/BF00661380>
- Xu P., Lu B., Chao J., Holdbrook R., Liang G., Lu Y. The evolution of opsin genes in five species of mirid bugs: duplication of long-wavelength opsins and loss of blue-sensitive opsins. *BMC Ecology and Evolution*. 2021. V. 21(1). P. 66. <https://doi.org/10.1186/s12862-021-01799-5>
- Yukizane M., Tomioka K. Neural pathways involved in mutual interactions between optic lobe circadian pacemakers in the cricket *Gryllus bimaculatus*. *Journal of Comparative Physiology A*. 1995. V. 176. P. 601–610. <https://doi.org/10.1007/BF01021580>
- Zeil J., Ribi W., Narendra A. Polarization vision in ants, bees and wasps. In: *Polarized light and polarization vision in animal sciences* (Horváth G. ed). Heidelberg. Springer. 2014. V. 2. https://doi.org/10.1007/978-3-642-54718-8_3
- Zhang Q., Zhou Q., Han S., Li Y., Wang Y., He H. The genome of sheep ked (*Melophagus ovinus*) reveals potential mechanisms underlying reproduction and narrower ecological niches. *BMC genomics*. 2023. V. 24(1). P. 1–11. <https://doi.org/10.1186/s12864-023-09155-1>
- Zhukov V.V., Bobkova M.B., Vakolyuk I.A. Eye structure and vision in the freshwater pulmonate mollusk *Planorbarius corneus*. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*. 2002. V. 38. P. 419–430. <https://doi.org/10.1023/A:1021101919847>

Insect ocelli: ecology, physiology, and morphology of the accessory visual system

I. Yu. Severina, E. S. Novikova, M. I. Zhukovskaya[#]

Sechenov Institute of Evolutionary Physiology and Biochemistry, Russian Academy of Sciences, 194223, Saint Petersburg, Thorez Pr., 44, Russia

[#] E-mail: mzhukovskaya@rambler.ru

The peripheral photoreceptor system of adult insects and insect larvae of hemimetabolous insects consists of a pair of compound facet eyes and several simple chamber eyes, the ocelli. The origin of the ocelli is attributed to the simple eyes of crustacean larvae; the ocelli, along with the compound eyes, present the basic plan of the photosensitive system of insects. The evolution of these light-sensitive organs is closely related to flight, allowing to maintain the position of the body in relation to the horizon, they have high sensitivity and fast signal processing, which is critical for small animals easily carried away by air currents. In low light conditions, ocelli increase in size and in some cases also increase light sensitivity through light-reflecting tapetum, loss of polarization sensitivity and color separation. When light intensity is reduced below a critical level, such as in cave dwellers, ocelli disappear. In actively moving diurnal insects, ocelli can acquire polarization sensitivity, features of object vision, and several, mostly two, spectral types of photoreceptors. The high speed of the ocellar visual system is ensured by a small number of synaptic connections projecting to motor circuits.

Keywords: ocelli, insect vision, simple eye

REFERENCES

- Gorokhov A.B. Primitive Titanoptera and early evolution of Polyneoptera. *Chteniya pamyati N.A. Kholodkovskogo*. 2004. V. 57(1). P. 1–54. (in Russian).
- Gribakin F.G. *Mekhanizmy fotoretseptiv nasekomykh* [Mechanisms of insect photoreception]. Leningrad: Nauka. 1981. 213 p. (in Russian).
- Chayka S. Yu. *Neuromorphology of insects*. Moscow: 2010. 396 p. (in Russian).
- Ball H.J. The receptor site for photic entrainment of circadian rhythms in the cockroach. *Periplaneta americana*. *Annals of the Entomological Society of America*. 1971. V. 64. P. 1010–1015. <https://doi.org/10.1093/aesa/64.5.1010>
- Bank S., Bradler S. A second view on the evolution of flight in stick and leaf insects (Phasmatodea). *BMC ecology and evolution*. 2022. V. 22. Article 62. <https://doi.org/10.1186/s12862-022-02018-5>
- Baird E., Yilmaz A. Insect dorsal ocelli: a brief overview. In: *Distributed Vision: From Simple Sensors to Sophisticated Combination Eyes* (Buschbeck E., Bok M. eds). Cham Springer. 2023. P. 205–221. https://doi.org/10.1007/978-3-031-23216-9_8
- Belušič G., Šporar K., Meglič A. Extreme polarization sensitivity in the retina of the corn borer moth *Ostrinia*. *Journal of Experimental Biology*. 2017. V. 220(11). P. 2047–2056. <https://doi.org/10.1242/jeb.153718>
- Berry R., Stange G., Olberg R., van Kleef J. The mapping of visual space by identified large second-order neurons in the dragonfly median ocellus. *Journal of Comparative Physiology. A*. 2006. V. 192. P. 1105–1123. <https://doi.org/10.1007/s00359-006-0142-5>
- Berry R.P., Warrant E.J., Stange G. Form vision in the insect dorsal ocelli: an anatomical and optical analysis of the locust ocelli. *Vision Research*. 2007. V. 47(10). P. 1382–1393. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2007.01.020>

- Berry R.P., Weislo W.T., Warrant E.J. Ocellar adaptations for dim light vision in a nocturnal bee. *Journal of Experimental Biology*. 2011. V. 214(8). P. 1283–1293. <https://doi.org/10.1242/jeb.050427>
- Biswas J. Kotumsar Cave biodiversity: a review of cavernicoles and their troglobiotic traits. *Biodiversity and conservation*. 2010. V. 19(1). P. 275–289. <https://doi.org/10.1007/s10531-009-9710-7>
- Bitsch C.O., Bitsch J.A. Evolution of eye structure and arthropod phylogeny. In: *Crustacea and arthropod relationships*. Ed. Koenemann S., Jenner R.A., Schram F.R. New York: CRC Press. 2005. P. 185–214.
- Böhm A., Pass G. The ocelli of Archaeognatha (Hexapoda): functional morphology, pigment migration and chemical nature of the reflective tapetum. *Journal of Experimental Biology*. 2016. V. 219(19). P. 3039–3048. <https://doi.org/10.1242/jeb.141275>
- Böhm A., Meusemann K., Misof B., Pass G. Hypothesis on monochromatic vision in scorpionflies questioned by new transcriptomic data. *Scientific Reports*. 2018. V. 8(1). P. 9872. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-28098-2>
- Borja A.T., Cruz-Quintana S., Velastegui G., Vasquez C.L. Prevalence of Melophagus ovinus (Diptera, Hippoboscidae) in sheep in the province of Tungurahua, Ecuador. *Iranian Journal of Veterinary Science and Technology*. 2022. V. 14(3). P. 29–37. <https://doi.org/10.22067/ijvst.2022.76650.1147>
- Briscoe A.D., Chittka L. The evolution of color vision in insects. *Annual review of entomology*. 2001. V. 46(1). P. 471–510. <https://doi.org/10.1007/s00441-004-0994-3>
- Buschbeck E.K. Escaping compound eye ancestry: the evolution of single-chamber eyes in holometabolous larvae. *Journal of Experimental Biology*. 2014. V. 217(16). P. 2818–2824. <https://doi.org/10.1242/jeb.085365>
- Clapham M.E., Karr J.A. Environmental and biotic controls on the evolutionary history of insect body size. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2012. V. 109(27). P. 10927–10930. <https://doi.org/10.1073/pnas.1204026109>
- Chen Q., Li T., Hua B. Ultrastructure of the larval eye of the scorpionfly Panorpapadua (Mecoptera: Panorpidae) with implications for the evolutionary origin of holometabolous larvae. *Journal of Morphology*. 2012. V. 273(6). P. 561–571. <https://doi.org/10.1002/jmor.20001>
- Cooter R.J. Ocellus and ocellar nerves of *Periplaneta americana* L. (Orthoptera: Dictyoptera). *International Journal of Insect Morphology and Embryology*. 1975. V. 4(3). P. 273–288. [https://doi.org/10.1016/0020-7322\(75\)90036-7](https://doi.org/10.1016/0020-7322(75)90036-7)
- Donovan S.E., Jones D.T., Sands W.A., Eggleton P. Morphological phylogenetics of termites (Isoptera). *Biological Journal of the Linnean Society*. 2000. V. 70(3). P. 467–513. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2000.tb01235.x>
- Dow M.A., Eaton J.L. Fine structure of the ocellus of the cabbage looper moth (*Trichoplusia ni*). *Cell and Tissue Research*. 1976. V. 171. P. 523–533. <https://doi.org/10.1007/BF00220243>
- Du X.L., Yue C., Hua B.Z. Embryonic development of the scorpionfly *Panorpa marginata* Cheng with special reference to external morphology (Mecoptera: Panorpidae). *Journal of Morphology*. 2009. V. 270. P. 984–995. <https://doi.org/10.1002/jmor.10736>
- Duan D., Wang Y., Cheng T. Morphological and molecular identification of *Melophagus ovinus*. *Acta Veterinaria et Zootechnica Sinica*. 2017. V. 48(11). P. 2181–2188.
- Eggleton P. An introduction to termites: biology, taxonomy and functional morphology. In: *Biology of Termites: a Modern Synthesis* (Bignell D., Roisin Y., Lo N. eds). Dordrecht: Springer. 2010. P. 1–26. https://doi.org/10.1007/978-90-481-3977-4_1
- Fent K., Wehner R. Ocelli: a celestial compass in the desert ant *Cataglyphis*. *Science*. 1985. V. 228. P. 192–194. <https://doi.org/10.1126/science.228.4696.192>
- Friedman O., Böhm A., Rechav K., Pinkas I., Brumfeld V., Pass G., Weiner S., Addadi L. Structural organization of xanthine crystals in the median ocellus of a member of the ancestral insect group Archaeognatha. *Journal of structural biology*. 2022. V. 214(1). Article 107834. <https://doi.org/10.1016/j.jsb.2022.107834>
- Friedrich M. Ancient mechanisms of visual sense organ development based on comparison of the gene networks controlling larval eye, ocellus, and compound eye specification in *Drosophila*. *Arthropod structure & development*. 2006. V. 35(4). P. 357–378. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2006.08.010>
- Garcia J.E., Hung Y.S., Greentree A.D., Rosa M.G., Endler J.A., Dyer A.G. Improved color constancy in honey bees enabled by parallel visual projections from dorsal ocelli. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2017. V. 114(29). P. 7713–7718. <https://doi.org/10.1073/pnas.1703454114>
- Geiser F.X., Labhart T. Electrophysiological investigation on the ocellar retina of the honeybee (*Apis mellifera*). *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen*. 1982. V. 75. P. 307.
- Goldsmith T.H., Ruck P.R. The spectral sensitivities of the dorsal ocelli of cockroaches and honeybees: an electrophysiological study. *The Journal of General Physiology*. 1958. V. 41(6). P. 1171. <https://doi.org/10.1085/jgp.41.6.1171>
- Goodman L.J. The structure and function of the insect dorsal ocellus. *Advances in insect physiology*. 1970. V. 7. P. 97–195. [https://doi.org/10.1016/S0065-2806\(08\)60241-6](https://doi.org/10.1016/S0065-2806(08)60241-6)
- Goodman L.J. Organization and physiology of the insect dorsal ocellar system. In: *Handbook of sensory physiology* (Autrum H ed). Berlin. Springer. 1981. V. VII/6C.

- Goto S.G. Photoperiodic time measurement, photoreception, and circadian clocks in insect photoperiodism. *Applied Entomology and Zoology*. 2022. V. 57(3). P. 193–212. <https://doi.org/10.1007/s13355-022-00785-7>
- Gremillio G., Humbert J.S., Krapp H.G. Bio-inspired modeling and implementation of the ocelli visual system of flying insects. *Biological cybernetics*. 2014. V. 108. P. 735–746. <https://doi.org/10.1007/s00422-014-0610-x>
- Guignard Q., Spaethe J., Slippers B., Strube-Bloss M., Allison J.D. Evidence for UV-green dichromacy in the basal hymenopteran *Sirex noctilio* (Siricidae). *Scientific Reports*. 2021. V. 11(1). Article 15601. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-95107-2>
- Guy R.G., Goodman L.J., Mobbs P.G. Visual interneurons in the bee brain: synaptic organization and transmission by graded potentials. *Journal of Comparative physiology*. 1979. V. 134. P. 253–264. <https://doi.org/10.1002/neu.480200602>
- Hamdorf K., Hochstrate P., Hoglund G., Moser M., Sperber S., Schlecht P. Ultra-violet sensitizing pigment in blowfly photoreceptors r1–6 – probable nature and binding sites. *Journal of Comparative physiology A*. 1992. V. 171. P. 601–615. <https://doi.org/10.1007/BF00194108>
- Harley C.M., English B.A., Ritzmann R.E. Characterization of obstacle negotiation behaviors in the cockroach, *Blaberus discoidalis*. *Journal of Experimental Biology*. 2009. V. 212(10). P. 1463–1476. <https://doi.org/10.1242/jeb.028381>
- Hartenstein V., Reh T.A. Homologies between vertebrate and invertebrate eyes. *Drosophila eye development*. 2002. P. 219–255. https://doi.org/10.1007/978-3-540-45398-7_14
- Harzsch S. Neurophylogeny: Architecture of the nervous system and a fresh view on arthropod phylogeny. *Integrative and Comparative Biology*. 2006. V. 46(2) P.162–194. <https://doi.org/10.1093/icb/ijc011>
- Heads S.W. The first fossil spider cricket (Orthoptera: Gryllidae: Phalangopsinae): 20 million years of troglomorphic evolution or exaptation in the dark? *Zoological Journal of the Linnean Society*. 2010. V. 158. P. 56–65. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2009.00587.x>
- Henze M.J., Dannenhauer K., Kohler M., Labhart T., Gsemann M. Opsin evolution and expression in Arthropod compound eyes and ocelli: Insights from the cricket *Gryllus bimaculatus*. *BMC evolutionary biology*. 2012. V. 12. P. 163. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-12-163>
- Henze M.J., Oakley T.H. The dynamic evolutionary history of Pancrustacean eyes and opsins. *Integrative and Comparative Biology*. 2015. V. 55(5). P. 830–842. <https://doi.org/10.1093/icb/icv100>
- Honegger H. W., Campan R. Vision and visually guided behavior. In: *Cricket behavior and neurobiology* (Huber F eds). Ithaca London. Cornell University Press. 1989. P. 147–177.
- Hung Y.S., Ibbotson M.R. Ocellar structure and neural innervation in the honeybee. *Front Neuroanatomy*. 2014. V. 8. P. 6. <https://doi.org/10.3389/fnana.2014.00006>
- Insausti T.C., Lazzari C.R. An ocellar “pupil” that does not change with light intensity, but with the insect age in *Triatoma infestans*. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*. 2000. V. 95. P. 743–746. <https://doi.org/10.1590/S0074-02762000000500024>
- Insausti T.C., Lazzari C.R. The postembryonic development of the ocellar system of *Triatoma infestans* Klug (Heteroptera: Reduviidae). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*. 2000. V. 95. P. 877–881. <https://doi.org/10.1590/S0074-02762000000500024>
- Jean-Guillaume C.B., Kumar J.P. Development of the ocellar visual system in *Drosophila melanogaster*. *The FEBS journal*. 2022. V. 289(23). P. 7411–7427. <https://doi.org/10.1111/febs.16468>
- Kastberger G. The ocelli control the flight course in honeybees. *Physiological Entomology*. 1990. V. 15(3). P. 337–346. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1990.tb00521.x>
- Kelber A., Jonsson F., Wallén R., Warrant E., Kornfeldt T., Baird E. Hornets can fly at night without obvious adaptations of eyes and ocelli. *PLOS ONE*. 2011. V. 6. P. e21892. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0021892>
- Kevan P.G., Chittka L., Dyer A.G. Limits to the salience of ultraviolet: lessons from colour vision in bees and birds. *Journal of Experimental Biology*. 2001. V. 204(14). P. 2571–2580. <https://doi.org/10.1242/jeb.204.14.2571>
- Kirschfeld K., Feiler R., Vogt K. Evidence for a sensitizing pigment in the ocellar photoreceptors of the fly (*Musca, Calliphora*). *Journal of Comparative physiology A*. 1988. V. 163. P. 421–423. <https://doi.org/10.1007/BF00604896>
- Koenemann S., Jenner R. *Crustacea and arthropod relationships*. New York. CRC Press. 2005.
- Labhart T. Can invertebrates see the e-vector of polarization as a separate modality of light? *Journal of Experimental Biology*. 2016. V. 219(24). P. 3844–3856. <https://doi.org/10.1242/jeb.139899>
- Land M.F., Nilsson D.E. *Animal eyes*. Oxford. Oxford University Press. 2012. P. 271. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199581139.001.0001>
- Lazzari C.R., Reiseman C.E., Insausti T.C. The role of the ocelli in the phototactic behaviour of the haematophagous bug *Triatoma infestans*. *Journal of insect physiology*. 1998. V. 44(12). P. 1159–1162. [https://doi.org/10.1016/S0022-1910\(98\)00080-8](https://doi.org/10.1016/S0022-1910(98)00080-8)
- Lazzari C.R., Fischbein D., Insausti T.C. Differential control of light-dark adaptation in the ocelli and compound eyes of *Triatoma infestans*. *Journal of insect physiology*. 2011. V. 57(11). P. 1545–1552. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2011.08.005>
- Lee M., Hwang J., Lin J., Tung L. Characteristics of GABA receptors on the ocellar L-neurons of American

- cockroach *Periplaneta americana*. *Chinese Journal of Physiology*. 2007. V. 50(4). P. 178.
- Leschen R.A.B., Beutel R.G. Ocellar atavism in Coleoptera: Plesiomorphy or apomorphy? *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. 2004. V. 42. P. 63–69. <https://doi.org/10.1046/j.0947-5745.2003.00241.x>
- Lindauer M., Schrickler B. Über die Funktion der Ocellen bei den Dämmerungsflügen der Honigbiene. *Biol. Zeitblatt*. 1963. V. 82. P. 721–725.
- Loesel R., Homberg U. Anatomy and physiology of neurons with processes in the accessory medulla of the cockroach *Leucophaea maderae*. *Journal of Comparative Neurology*. 2001. V. 439(2). P. 193–207. <https://doi.org/10.1002/cne.1342>
- Ma N., Chen H., Hua B. Larval morphology of the scorpionfly *Dicerapanorpa magna* (Chou) (Mecoptera: Panorpididae) and its adaptive significance. *Zoologischer Anzeiger—A Journal of Comparative Zoology*. 2014. V. 253(3). P. 216–224. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2013.10.002>
- Ma W.R., Chen Q.X., Bai J.L., Hua B.Z. Ultrastructure of the dorsal ocellus of *Bittacus planus* larvae (Mecoptera: Bittacidae) with evolutionary significance. *Arthropod Structure & Development*. 2023. V. 72, P. 101234. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2023.101234>
- Mizunami M., Tateda H. Classification of ocellar interneurons in the cockroach brain. *Journal of Experimental Biology*. 1986. V. 125(1). P. 57–70. <https://doi.org/10.1242/jeb.125.1.57>
- Mizunami M. Information processing in the insect ocellar system: comparative approaches to the evolution of visual processing and neural circuits. In: *Advances in insect physiology* (Evans P.D., ed.). Academic Press. Cambridge. 1994. V. 25. P. 151–265. [https://doi.org/10.1016/S0065-2806\(08\)60065-X](https://doi.org/10.1016/S0065-2806(08)60065-X)
- Mizunami M. Functional diversity of neural organization in insect ocellar systems. *Vision Research*. 1995. V. 35. P. 443–452. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(94\)00192-O](https://doi.org/10.1016/0042-6989(94)00192-O)
- Mote M.I., Wehner R. Functional characteristics of photoreceptors in the compound eye and ocellus of the desert ant, *Cataglyphis bicolor*. *Journal of Comparative physiology*. 1980. V. 137. P. 63–71. <https://doi.org/10.1007/BF00656918>
- Narendra A., Ramirez-Esquivel F., Ribi W.A. Compound eye and ocellar structure for walking and flying modes of locomotion in the Australian ant, *Camponotus consobrinus*. *Scientific reports*. 2016. V. 6(1). Article 22331. <https://doi.org/10.1038/srep22331>
- Narendra A., Ribi W.A. Ocellar structure is driven by the mode of locomotion and activity time in *Myrmecia* ants. *Journal of Experimental Biology*. 2017. V. 220(23). P. 4383–4390. <https://doi.org/10.1242/jeb.159392>
- Nishiitsutsuji-Uwo J., Pittendrigh C.S. Central nervous system control of circadian rhythmicity in the cockroach: III. The optic lobes, locus of the driving oscillation? *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*. 1968. V. 58. P. 14–46. <https://doi.org/10.1007/BF00302434>
- Niven J.E., Laughlin S.B. Energy limitation as a selective pressure on the evolution of sensory systems. *Journal of Experimental Biology*. 2008. V. 211(11). P. 1792–1804. <https://doi.org/10.1242/jeb.017574>
- Ogawa Y., Ribi W., Zeil J., Hemmi J.M. Regional differences in the preferred e-vector orientation of honeybee ocellar photoreceptors. *Journal of Experimental Biology*. 2017. V. 220(9). P. 1701–1708. <https://doi.org/10.1242/jeb.156109>
- Ohyama T., Toh Y. Multimodality of ocellar interneurons of the American cockroach. *Journal of Experimental Biology*. 1986. V. 125(1). P. 405–409. <https://doi.org/10.1242/jeb.125.1.405>
- Okada J., Toh Y. Shade response in the escape behavior of the cockroach, *Periplaneta americana*. *Zoological science*. 1998. V. 15(6). P. 831–835. <https://doi.org/10.2108/zsj.15.831>
- Page T.L., Caldarola P.C., Pittendrigh C.S. Mutual entrainment of bilaterally distributed circadian pacemaker. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 1977. V. 74(3). P. 1277–1281. <https://doi.org/10.1073/pnas.74.3.1277>
- Page T.L. Transplantation of the cockroach circadian pacemaker. *Science*. 1982. V. 216. P. 73–75. <https://doi.org/10.1126/science.216.4541.73>
- Page T.L., Barrett, R.K. Effects of light on circadian pacemaker development: II. Responses to light. *Journal of Comparative Physiology A*. 1989. V. 165. P. 51–59. <https://doi.org/10.1007/BF00613799>
- Pappas L.G., Eaton J.L. The internal ocellus of *Manduca sexta*: electroretinogram and spectral sensitivity. *Journal of Insect Physiology*. 1977. V. 23(11-12). P. 1355–1358. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(77\)90157-3](https://doi.org/10.1016/0022-1910(77)90157-3)
- Parsons M.M., Krapp H.G., Laughlin S.B. A motion-sensitive neurone responds to signals from the two visual systems of the blowfly, the compound eyes and ocelli. *Journal of Experimental Biology*. 2006. V. 209(22). P. 4464–4474. <https://doi.org/10.1242/jeb.02560>
- Peeters C., Ito F., Wiwatwitaya D., Keller R.A., Hashim R., Molet M. Striking polymorphism among infertile helpers in the arboreal ant *Gesomyrmex*. *Asian Myrmecol*. 2017. V. 9. P. 1–15. <https://doi.org/10.20362/am.009015>
- Peitsch D., Fietz A., Hertel H., de Souza J., Ventura D.F., Menzel R. The spectral input systems of hymenopteran insects and their receptor-based colour vision. *Journal of Comparative Physiology A*. 1992. V. 170. P. 23–40. <https://doi.org/10.1007/BF00190398>
- Penmetcha B., Ogawa Y., Ribi W.A., Narendra A. Ocellar structure of African and Australian desert ants. *Journal of Comparative Physiology A*. 2019. V. 205. P. 699–706. <https://doi.org/10.1007/s00359-019-01357-x>

- Poidatz J., Monceau K., Bonnard O., Thiéry D. Activity rhythm and action range of workers of the invasive hornet predator of honeybees *Vespa velutina*, measured by radio frequency identification tags. *Ecology and Evolution*. 2018. V. 8. P. 7588–7598. <https://doi.org/10.1002/ece3.4182>
- Porter M.L., Cronin T.W., Dick C.W., Simon N., Dittmar K. Visual system characterization of the obligate bat ectoparasite *Trichobius frequens* (Diptera: Streblidae). *Arthropod structure & development*. 2021.V. 60. Article 101007. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2020.101007>
- Rampini M., Di Russo C., Cobolli M. The Aemodogryllinae cave crickets from Guizhou, Southern China (Orthoptera, Rhaphidophoridae). *Monografie naturalistiche*. 2008. V. 3. P. 129–141.
- Reischig T., Stengl M. Ectopic transplantation of the accessory medulla restores circadian locomotor rhythms in arrhythmic cockroaches (*Leucophaea maderae*). *Journal of Experimental Biology*. 2003. V. 206(11). P. 1877–1886. <https://doi.org/10.1242/jeb.00373>
- Rence B.G., Lisy M.T., Garves B.R., Quinlan B.J. The role of ocelli in circadian singing rhythms of crickets. *Physiological entomology*. 1988. V. 13(2). P. 201–212. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1988.tb00924.x>
- Renner M., Heinzler T. Do trained honeybees with reliably blinded ocelli really return to the feeding site? *Journal of Apicultural Research*. 1979. V. 18(3). P. 225–229. <https://doi.org/10.1080/00218839.1979.11099974>
- Ribi W., Warrant E.J., Zeil J. The organization of honeybee ocelli: regional specializations and rhabdom arrangements. *Arthropod structure & development*. 2011. V. 40. P. 509–520. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2011.06.004>
- Ribi W., Zeil J. Diversity and common themes in the organization of ocelli in Hymenoptera, Odonata and Diptera. *Journal of Comparative Physiology A*. 2018. V. 204(5). P. 505–517. <https://doi.org/10.1007/s00359-018-1258-0>
- Rieger D., Stanewsky R., Helfrich-Forster C. Cryptochrome, compound eyes, H-B eyelets and ocelli play different roles in the entrainment and masking pathway of the locomotor activity rhythm in the fruit fly *Drosophila melanogaster*. *Journal of biological rhythms*. 2003. V. 18. P. 377–391. <https://doi.org/10.1177/0748730403256>
- Rivault C. The role of the eyes and ocelli in the initiation of circadian activity rhythms in cockroaches. *Physiological Entomology*. 1976. V. 1(4). P. 277–286. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1976.tb00977.x>
- Roberts S.K. Circadian rhythms in cockroaches: effects of optic lobe lesions. *Journal of Comparative Physiology*. 1974. V. 88(1). P. 21–30. <https://doi.org/10.1007/BF00695920>
- Robinson G.S. A phylogeny for the Tineoidea (Lepidoptera). *Insect Systematics & Evolution*. 1988. V. 19(2). P. 117–129. <https://doi.org/10.1163/187631289x00113>
- Saunders D.S. Insect circadian rhythms and photoperiodism. *Invertebrate Neuroscience*. 1997. V. 3. P. 155–164. <https://doi.org/10.1007/BF02480370>
- Saunders D.S. Insect photoperiodism: seeing the light. *Physiological Entomology*. 2012. V. 37(3). P. 207–218. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.2012.00837.x>
- Schwarz S., Albert L., Wystrach A., Cheng K. Ocelli contribute to the encoding of celestial compass information in the Australian desert ant *Melophorus bagoti*. *Journal of Experimental Biology*. 2011. V. 214(6). P. 901–906. <https://doi.org/10.1242/jeb.049262>
- Sendi H., Vršanský P., Podstrelena L., Hinkelman J., Kúdelová T., Kúdela M., Vidlička L., Ren X., Quicke D.L. Nocticolid cockroaches are the only known dinosaur age cave survivors. *Gondwana Research*. 2020. V. 82. P. 288–298. <https://doi.org/10.1016/j.gr.2020.01.002>
- Severina I.Y., Isavnina I.L., Knyazev A.N. Topographic anatomy of ascending and descending neurons of the supraesophageal, meso- and metathoracic ganglia in paleo- and neopterous insects. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*. 2016. V. 52. P. 397–406. <https://doi.org/10.1134/S0022093016050082>
- Simmons P.J. The transfer of signals from photoreceptor cells to large 2nd order neurons in the ocellar visual-system of the locust *Locusta migratoria*. *Journal of Experimental Biology*. 1995. V. 198. P. 537–549. <https://doi.org/10.1242/jeb.198.2.537>
- Simmons P.J., Hardie R.C. Evidence that histamine is a neurotransmitter of photoreceptors in the locust ocellus. *Journal of Experimental Biology*. 1988. V. 138(1). P. 205–219. <https://doi.org/10.1242/jeb.138.1.205>
- Simmons P.J. Signal processing in a simple visual system: the locust ocellar system and its synapses. *Microscopy research and technique*. 2002. V. 56(4). P. 270–280. <https://doi.org/10.1002/jemt.10030>
- Somanathan H., Kelber A., Borges R.M., Wallén R., Warrant E.J. Visual ecology of Indian carpenter bees II: adaptations of eyes and ocelli to nocturnal and diurnal lifestyles. *Journal of Comparative Physiology A*. 2009. V. 195. P. 571–583. <https://doi.org/10.1007/s00359-009-0432-9>
- Stange G., Howard J. An ocellar dorsal light response in a dragonfly. *Journal of Experimental Biology*. 1979. V. 83(1). P. 351–355. <https://doi.org/10.1242/jeb.83.1.351>
- Stange G., Stowe S., Chahl J., Massaro A. Anisotropic imaging in the dragonfly median ocellus: a matched filter for horizon detection. *Journal of Comparative Physiology A*. 2002. V. 188. P. 455–467. <https://doi.org/10.1007/s00359-002-0317-7>
- Stavenga D.G., Bernard G.D., Chappell R.L., Wilson M. Insect pupil mechanisms: III. On the pigment migration in dragonfly ocelli. *Journal of Comparative Physiology A*. 1979. V. 129(3). P. 199–205. <https://doi.org/10.1007/BF00657654>

- Strausfeld N.J., Ma X., Edgecombe G.D., Fortey R.A., Land M.F., Liu Y., Cong P., Hou X. Arthropod eyes: the early Cambrian fossil record and divergent evolution of visual systems. *Arthropod Structure & Development*. 2016. V. 45(2). P. 152–172. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2015.07.005>
- Stuart A.E., Borycz J., Meinertzhagen I.A. The dynamics of signaling at the histaminergic photoreceptor synapse of arthropods. *Progress in neurobiology*. 2007. V. 82(4). P. 202–227. <https://doi.org/10.1016/j.pneurobio.2007.03.006>
- Taylor F. Ecology and evolution of physiological time in insects. *The American Naturalist*. 1981. V. 117(1). P. 1–23. <https://doi.org/10.1086/283683>
- Taylor G.K., Krapp H.G. Sensory systems and flight stability: what do insects measure and why? *Advances in insect physiology*. 2007. V. 34. P. 231–316. [https://doi.org/10.1016/S0065-2806\(07\)34005-8](https://doi.org/10.1016/S0065-2806(07)34005-8)
- Taylor G.J., Ribí W., Bech M., Bodey A.J., Rau C., Steuwer A., Warrant E.J., Baird E. The dual function of orchid bee ocelli as revealed by x-ray microtomography. *Current Biology*. 2016. V. 26. P. 1319–1324. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2016.03.038>
- Van Kleef J., Berry R., Stange G. Directional selectivity in the simple eye of an insect. *Journal of Neuroscience*. 2008. V. 28(11). P. 2845–2855. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5556-07.2008>
- Van der Kooi C.J., Stavenga D.G., Arikawa K., Belušič G., Kelber A. Evolution of insect color vision: from spectral sensitivity to visual ecology. *Annual review of entomology*. 2021. V. 66. P. 435–461. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-061720-071644>
- Velarde R.A., Sauer C.D., Walden K.K., Fahrbach S.E., Robertson H.M. Pteropsin: a vertebrate-like non-visual opsin expressed in the honey bee brain. *Insect biochemistry and molecular biology*. 2005. V. 35(12). P. 1367–1377. <https://doi.org/10.1016/j.ibmb.2005.09.001>
- Warrant E., Nilsson D.E. *Invertebrate vision*. Cambridge University Press. 2006.
- Wilby D., Aarts T., Tichit P., Bodey A., Rau C., Taylor G., Baird E. Using micro-CT techniques to explore the role of sex and hair in the functional morphology of bumblebee (*Bombus terrestris*) ocelli. *Vision Research*. 2019. V. 158. P. 100–108. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2019.02.008>
- Wilson M. Autonomous pigment movement in the radial pupil of locust ocelli. *Nature*. 1975. V. 258. P. 603–604. <https://doi.org/10.1038/258603a0>
- Wilson M. The functional organization of locust ocelli. *Journal of Comparative Physiology*. 1978. V. 124. P. 297–316. <https://doi.org/10.1007/BF00661380>
- Xu P., Lu B., Chao J., Holdbrook R., Liang G., Lu Y. The evolution of opsin genes in five species of mirid bugs: duplication of long-wavelength opsins and loss of blue-sensitive opsins. *BMC Ecology and Evolution*. 2021. V. 21(1). P. 66. <https://doi.org/10.1186/s12862-021-01799-5>
- Yukizane M., Tomioka K. Neural pathways involved in mutual interactions between optic lobe circadian pacemakers in the cricket *Gryllus bimaculatus*. *Journal of Comparative Physiology A*. 1995. V. 176. P. 601–610. <https://doi.org/10.1007/BF01021580>
- Zeil J., Ribí W., Narendra A. Polarization vision in ants, bees and wasps. In: *Polarized light and polarization vision in animal sciences* (Horváth G. ed). Heidelberg. Springer. 2014. V. 2. https://doi.org/10.1007/978-3-642-54718-8_3
- Zhang Q., Zhou Q., Han S., Li Y., Wang Y., He H. The genome of sheep ked (*Melophagus ovinus*) reveals potential mechanisms underlying reproduction and narrower ecological niches. *BMC genomics*. 2023. V. 24(1). P. 1–11. <https://doi.org/10.1186/s12864-023-09155-1>
- Zhukov V.V., Bobkova M.B., Vakolyuk I.A. Eye structure and vision in the freshwater pulmonate mollusk *Planorbium* *corneus*. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*. 2002. V. 38. P. 419–430. <https://doi.org/10.1023/A:1021101919847>