

# СВЕТОВОЕ АНТРОПОГЕННОЕ ЗАГРЯЗНЕНИЕ: ДЕЙСТВИЕ НА НАСЕКОМЫХ

**М.И. Жуковская\*, И.Ю. Северина, Е.С. Новикова**

Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова Российской академии наук,  
Санкт-Петербург, Россия

\* Эл. почта: [mzhukovskaya@rambler.ru](mailto:mzhukovskaya@rambler.ru)

Статья поступила в редакцию 31.03.2022; принята к печати 25.05.2022

Насекомые в силу их многочисленности и разнообразия в значительной степени обеспечивают устойчивость экосистем Земли. Быстро изменяющиеся вследствие деятельности человека условия освещения приводят к разнонаправленным изменениям в поведении, физиологии и, в конечном счете, численности этих животных. Настоящий обзор посвящен изменениям в биологии насекомых при антропогенном световом загрязнении. Насекомые с ночной активностью более подвержены прямому негативному влиянию света в ночное время суток, приводящему к падению их численности вследствие укорочения периодов питания и размножения. Дневные виды могут получать некоторые преимущества от более продолжительного активного периода. Наступление позволяющего пережить зиму состояния временного физиологического покоя – диапаузы – критически зависит от длительности дня, при этом удлинение светлого времени суток приводит к более позднему или неполному формированию этой защитной стадии как у дневных, так и у ночных насекомых. Мигрирующие насекомые наиболее подвержены влиянию точечных источников света, которые приводят к нарушению маршрутов их следования и массовой гибели. Непрямое световое загрязнение связано с применением материалов, поляризующих свет, таких как асфальтовые покрытия дорог и полимерные пленки, что связано с использованием насекомыми поляризованного света для обнаружения водных поверхностей. Несмотря на относительно недавнее почти повсеместное распространение искусственного света, некоторые насекомые уже демонстрируют приспособление к новым условиям. Действие светового загрязнения на насекомых остается малоизученным не только вследствие их огромного видового разнообразия, но и в связи с быстрым изменением применяемых источников света, их яркостью и спектральными характеристиками. Подбор параметров освещения может не только сгладить негативное действие ночного освещения на насекомых в природе, но и сконструировать специальные осветители в качестве нетоксичных средств борьбы с вредителями тепличных культур и запасов, а также синантропных насекомых в изолированных от окружающей среды помещениях.

*Ключевые слова:* насекомые; искусственное освещение; световое загрязнение.

## ANTHROPOGENIC LIGHT POLLUTION: IMPACT ON INSECTS

**M.I. Zhukovskaya\*, I.Yu. Severina, Ye.S. Novikova**

I.M. Sechenov Institute of Evolutionary Physiology and Biochemistry, Saint Petersburg, Russia

Email: [mzhukovskaya@rambler.ru](mailto:mzhukovskaya@rambler.ru)

The amounts and diversity of insects make them significant contributors to ecosystems stability. Human activities are associated with rapid changes in the lighting conditions of ecosystems. These changes produce diverse alterations to behavior, physiology and, ultimately, population sizes of insects. The present review addresses the changes in insects that occur upon anthropogenic light pollution. The insects that are active in nighttime are subject to direct negative impacts of light at night primarily because it shortens the foraging and reproduction periods and thus diminishes insect populations, whereas diurnal species may benefit somehow due to the lengthening of the periods of their activity. The physiological state that allows insects to survive during winter, the diapause, critically depends on daytime duration; therefore, longer periods of illumination may result in a delayed or incomplete diapause in both diurnal and nocturnal insects. Nocturnal migratory insects are subject to changes in point light sources, because such changes may interfere with migration routes and thus lead to massive losses of insects. Indirect light pollution cases are associated with the use of light polarizing materials, such as asphalt pavements and polymeric films, which interfere with insects' abilities to use light polarization for detecting of water surfaces. Although the almost ubiquitous light pollution is a relatively recent phenomenon, some insect species have already developed adaptations to it. However, the impact of light pollution on insects is still poorly studied not only because of their enormous diversity but also because of rapidly changing characteristics of artificial light sources, such as their luminosity and spectra. Proper choices of illumination parameters may not only ameliorate the negative impact of light at night on insects but also may help to develop illumination means of control of indoor pests and synanthropic insects.

*Keywords:* insects, artificial illumination, light pollution.

## Введение

Рост численности народонаселения, сопровождающийся интенсификацией сельскохозяйственного производства, промышленности и туризма, оказывает существенное давление на экосистемы. Мы живем в эпоху шестого массового вымирания (пятое, произошедшее в меловой период примерно 66 млн лет назад, закончилось вымиранием порядка 75% видов [78]). Причины сокращения видового разнообразия и численности организмов не до конца понятны, однако ускоренное вымирание совпадает по времени с усилением антропогенного воздействия на природу. В то время как вопросам потепления климата и химического загрязнения уделяется большое внимание ученых и политиков, и для их решения вырабатываются меры контроля, в том числе по снижению промышленного загрязнения воды и воздуха, переработке и захоронению твердых бытовых отходов, по уменьшению автомобильных выхлопов, по ограничению изготовления пластиковых упаковок (Программа ООН по окружающей среде, <https://www.unep.org/>), серьезное отношение к световому загрязнению и его влиянию на сообщества живых организмов только начинает формироваться [45, 85, 88].

Световое загрязнение складывается в основном из освещения городских улиц, зданий и рекламных щитов. Значительная часть излучаемого света отражается вверх, что создает над городами так называемые «световые купола», достигающие высоты 60 км. Аэрозольные частицы, взвешенные в воздухе, усиливают эффект осветления неба за счет рассеяния излучаемого света [7]. Вне крупных городов также есть хорошо освещенные зоны – это теплицы, вышки связи, мосты, автомобильные и железнодорожные трассы. Переход на экономичное флюоресцентное и светодиодное освещение вызвал существенное увеличение светимости ночной поверхности Земли, регистрируемое искусственными спутниками, причем полученные значения, свидетельствующие о почти 50%-м увеличении за последние 25 лет, представляются недооцененными из-за слабой чувствительности камер спутников в коротковолновой области [93].

У человека световое загрязнение вызывает многочисленные проблемы со здоровьем – бессонницу, диабет, ожирение и растущий риск онкологических заболеваний, связанный со светозависимым подавлением синтеза мелатонина [20, 65, 67]. Некачественный сон, причиной которого может служить уличное освещение, ослабляет организм, увеличивая восприимчивость к вирусным инфекциям, и влияет на тяжесть протекания заболевания, в том числе и COVID-19 [19].

На животных световое загрязнение влияет по-разному, в зависимости от образа жизни – дневного, ночного и сумеречного. Животные с дневной активностью могут получать некоторые преимущества от удлинения

светлого периода из-за светового загрязнения, такие как продление периода пищедобывательной активности, более раннее размножение, увеличение числа потомков в выводке и поколений за сезон [49, 94]. Ночное освещение может «будить» дневных животных вследствие эффекта «маскинга» [83], в результате чего уменьшается время отдыха и его качество. Проснувшиеся ночью животные оказываются дезориентированы и рискуют оказаться в опасности. Возможно, основное неблагоприятное воздействие на дневных животных имеет не столько ночное освещение само по себе, сколько общее удлинение светлого периода, ведущее к неверной оценке сезонных изменений [30, 33].

Ночные животные испытывают негативное влияние искусственного освещения в основном ночью, хотя некоторые, например слизни, увеличивают свою численность на освещенных участках, предположительно вследствие уменьшения активности ночных хищников и увеличения количества мертвых насекомых, погибших из-за приближения к источникам света [55].

Поскольку свет – источник энергии для фотосинтеза, вопрос о влиянии светового загрязнения ночью на растения кажется естественным. Однако интенсивность искусственного освещения в среднем составляет всего 0,002% естественного дневного и не может вносить сколько-нибудь заметный вклад в продукцию органического вещества растениями; тем не менее, ночная подсветка влияет на биоритмы растений, что приводит к изменению в растительных сообществах и изменению их фенологии [54, 90]. Однако в непосредственной близости к фонарям, где интенсивность света существенно выше, деревьям достаточно света для фотосинтеза [3], что обеспечивает растениям некоторые преимущества для роста в городской среде.

Насекомые – самый многочисленный класс животных, играющий решающее значение в формировании и поддержании экосистем в качестве:

- кормовой базы для более крупных животных;
- опылителей цветковых растений;
- участников переработки биомассы;
- фактора формирования почв и даже ландшафтов;
- переносчиков паразитов и инфекций растений, животных и человека.

Наружное освещение может значительно сократить количество обитающих рядом насекомых [68, 96]. Недавние исследования показали, что в освещенных местах разнообразие насекомых и их численность быстро уменьшаются [56]. Насекомые являются важнейшими компонентами всех наземных пищевых сетей, и любые потери биомассы насекомых, вероятно, будут иметь широко распространенные экологические последствия.

Культивируемые насекомые: пчелы, тутовый шелкопряд, кошениль, лаковые червцы – давно исполь-

зуются в хозяйстве, причем пчелы, фуражирующие в открытой среде, попадают под непосредственное действие неблагоприятных факторов, возникающих из-за человеческой деятельности.

В то время как общая численность насекомых стремительно уменьшается [56, 76], вредители леса, сельскохозяйственных культур и продовольственных запасов демонстрируют вспышки численности [14, 15, 62, 89, 114].

Целью настоящей работы была систематизация имеющихся к настоящему времени данных о влиянии создаваемого человеком светового загрязнения на насекомых, занимающих разные экологические ниши.

### Роль света в жизни насекомых

Свет используется насекомыми для ориентации в пространстве при поиске пищи, укрытий и партнеров, избегании хищников и при организации ритмов активности в соответствии со сменой дня и ночи. Естественные источники света: солнце, луна, зарницы и свет звезд в ночное время – имеют широкие, но несколько различающиеся спектры излучения, которые варьируют по интенсивности примерно на 8 порядков [101], при этом освещенность земной поверхности регулярно и закономерно изменяется. Солнечный свет имеет решающее значение для синхронизации циркадных ритмов с природным суточным циклом, что особенно необходимо в естественных условиях при широтных миграциях. Фотопериодическая реакция, обеспечивающая подстройку роста и развития насекомых к сезонным изменениям, а также наступление диапаузы, позволяющей пережить неблагоприятные условия, зависит от изменения длины дня и использует механизмы биологических часов [23, 32].

Насекомые способны определять разные характеристики света, такие как интенсивность [116], спектральный состав [1, 53, 66, 123], направление и степень поляризации [2, 38, 72, 118]. Диапазон длин волн света, воспринимаемого насекомыми, смещен в коротковолновую область. Большинство видов насекомых чувствительны к ультрафиолетовому (УФ) излучению [52, 79]. УФ свет используется насекомыми не только для поиска пищи и ориентации в пространстве, но также дает информацию о положении солнца относительно горизонта: вблизи горизонта наиболее резко падает интенсивность УФ излучения. Насекомые способны воспринимать направление поляризации света благодаря особой структуре своих фоторецепторов, в мембранах микроворсинок которых встроено большое количество молекул зрительного пигмента родопсина [2]. При ориентации по плоскости поляризации света насекомые могут определять положение Солнца на небе, даже когда оно скрыто облаками; например, так ориентируются медоносные пчелы *Apis mellifera* [44, 69]. Водные насекомые в полете обнару-

живают водоемы по частично поляризованному свету, отраженному от воды [97, 118], и часто оказываются на плоских гладких поверхностях сделанных человеком предметов, таких как крыши автомобилей, окна зданий, куски пластиковой пленки, разливы нефтепродуктов и масел [61]. Самцы стрекозы ориентируются по поляризованному свету, чтобы установить границы своей территории, в то время как самки – при поиске водной поверхности для яйцекладки [120]. Навозный жук формирует навозный шар и откатывает его от источника пищи, обычно следуя по прямой линии [22], для чего жуки используют комбинацию визуальных сигналов, включающих поляризованный свет [42]. Даже пустынные муравьи-жнецы *Veromessor pergandei*, фуражирующие в колонне, идущей по тропе, используют в дополнение к следовым феромонам и ориентации по наземным предметам поляризованный свет для навигации [43]. Удивительно, но ночной вид жука-скарабея *Scarabaeus zambesianus* использует для ориентации поляризационный паттерн ночного неба, который формируется отражением солнечного света от луны и оказывается в миллион раз тусклее дневного паттерна [26, 27]. Кроме того, жук может также использовать луну в качестве ориентира для определения прямого курса [28], и даже Млечный Путь используется в качестве ориентира жуками *Scarabaeus satyrus* [29].

Некоторые насекомые преодолевают значительные расстояния в поисках пищи и хоминге (возвращении в место постоянного обитания), или при сезонных миграциях [17]. Прямолинейный курс движения в выбранном направлении обеспечивается удерживанием изображения удаленных источников света, в том числе солнца или луны, в определенных участках глаза [6].

### Световоспринимающие органы

Приспособление организмов к условиям естественного освещения привели к появлению разнообразных фоточувствительных структур. Наиболее сложные из них, глаза, адаптированы как к ночному, так и к дневному образу жизни в широком диапазоне интенсивности света [73]. Насекомые обладают двумя типами органов зрения – фасеточными (сложными) глазами и простыми глазками. Фасеточные глаза состоят из большого числа элементарных глазков-омматидиев, а зрительный образ формируется из множества точечных изображений, создаваемых отдельными омматидиями. Сложные глаза отвечают за ориентацию по зрительным стимулам и обеспечивают насекомых информацией о цвете, а также участвуют в организации суточных ритмов [1, 16]. У большинства насекомых на лобно-теменной поверхности головы расположены простые глазки-оцелли, а у некоторых личинок еще и стеммы по бокам головы. Морфологические структуры простых глазков и омматидиев в целом схожи: све-



топреломляющая линза, под которой расположен слой прозрачных клеток, а далее – фоторецепторы, отвечающие на свет [1, 6]. Глазки способны регистрировать как уровень общей освещенности, так и изменение этой освещенности [121], особенно в области крайне низких значений [81]. Оцелли играют важную роль в контроле полета насекомого: они передают в мозг информацию о положении головы относительно линии горизонта и других небесных ориентиров [102, 115], а также оказывают тоническое влияние на общий уровень возбуждения центральной нервной системы [80]. Глазки, по крайней мере у некоторых насекомых, обладают поляризационной чувствительностью [40, 82, 91, 108].

Многие насекомые перешли к ночному образу жизни, что снижает риск гибели от хищников и уменьшает конкуренцию за пищевые ресурсы. Зрение ночных насекомых хорошо приспособлено к условиям низкой освещенности, чувствительность к свету суперпозиционного глаза, характерного для многих насекомых, активных в темное время суток, выше на 2–3 порядка по сравнению с аппозиционным глазом дневных насекомых [116]. Особенности физиологических ответов отдельных фоторецепторных клеток на отдельные фотоны у ночных насекомых также вносят свой вклад в способность реагировать на очень слабые стимулы, при этом возможности адаптации фоторецепторов к яркому свету ограничены [58]. Такое увеличение чувствительности приводит к снижению спектральной чувствительности и пространственно-временного разрешения зрительного стимула, ограничивая возможности зрения в ночное время [64].

### **Реакции насекомых на свет в ночное время Привлечение на свет**

Представители почти всех отрядов насекомых с самыми разными особенностями образа жизни летят на свет. В большинстве своем это насекомые, активные ночью и в сумерки, но у источника света могут оказываться и типично дневные формы [16]. Источники ультрафиолетового излучения даже днем привлекают многих насекомых с дневной активностью в условиях пониженной освещенности под пологом леса [11]. Если активных дневных насекомых днем выпустить в комнату с занавешенными окнами и горящей лампой, то они полетят на свет этой лампы в точности так же, как и ночные насекомые в ночное время [16]. Снижение освещенности до сумеречной является препятствием для полета большинства дневных насекомых [16]. Ночные же насекомые способны к полету при очень низких освещенностях. Чувствительность фоторецепторов ночных насекомых, которые днем не прячутся в затененные места, днем снижается на порядки [5]. Около трети насекомых, приближающихся к уличному фонарю, погибают [37]. Мотыльки, лета-

ющие вокруг источников света, не реагируют на летучих мышей и становятся их легкой добычей [104].

Существует несколько теорий, объясняющих, почему насекомые летят на свет, некоторые из них описаны в обзоре [86]. Различные виды насекомых прилетают к свету по-разному, в зависимости от среды обитания, температуры, влажности, интенсивности освещения и скорости движения. Одна из гипотез, объясняющая прилет к источнику света, была предложена еще в 1917 году В. фон Будденброком [24]. Ночные насекомые ориентируются по естественным источникам света (луна). Для насекомого луна находится практически в бесконечности, поэтому лучи света от нее воспринимаются как параллельные. Пока насекомое находится под одним и тем же углом к лучам света, оно будет лететь по прямой. Источники искусственного света на относительно небольшом удалении испускают радиальное излучение, ориентируясь по которому насекомое все больше приближается к светильнику по логарифмической спирали. Эта гипотеза объясняет, почему прилетающие на свет насекомые вьются вокруг лампочки. По теории «открытого пространства» [5], в попытке выбраться из опасных ситуаций насекомые летят из более темных мест в освещенные, поскольку свет может служить признаком открытого пространства. В пользу этого свидетельствует и тот факт, что насекомых привлекает не только точечный источник света, но и просто освещенная зона, например светящийся экран (широко используемый энтомологами для отлова насекомых). Ни одна из гипотез пока не получила окончательного подтверждения, так что вопрос о причинах и механизмах привлечения насекомых светом остается открытым.

Насекомые, живущие в городах или в других освещаемых местах, со временем претерпевают эволюционные изменения, выражающиеся, в том числе, в изменении поведенческих реакций на свет. Так, привлекательность света становится значительно меньше для популяций горностаевой бересклетовой моли *Yponomeuta cagnagella*, живущих в освещенных местах [18].

### **Изменения в пищевом, половом и миграционном поведении**

Повышение освещенности в ночное время может вызывать непосредственные ответы, дезорганизующие естественное поведение. Насекомые, которые кормятся в темное время суток, откладывают питание, ожидая достаточно темных условий [35]. Например, у четырех видов бабочек из семейств Noctuidae, Geometridae и Erebidae интенсивность питания была выше, когда особи находились в темноте, чем при воздействии искусственного освещения различного спектрального состава (красный, белый или зеленый свет), которое сокращало время питания на 63–82%

[74]. И наоборот, освещение может продлить пищедобывательную активность дневных и сумеречных насекомых [87]. Показано, что дневная оса-паразитоид *Venturia canescens* при освещении ночью с интенсивностью 0,7 и 20 люкс, что соответствует свечению неба вблизи городов и свету уличных фонарей, соответственно, удлиняет фуражирный период, что приводит к увеличению количества потомков у особей, содержащихся в экспериментальных режимах, по сравнению с контролем (темнота ночью) [49, 94]. Повышение освещенности в сумеречное время нарушает световую коммуникацию у светляков *Photuris versicolor* [41], уменьшая количество вспышек примерно на 70%. Бабочки зимней пяденицы *Operophtera brumata* избегают освещенных мест ночью, при этом привлекательность полового феромона для самцов падает, приводя к существенному уменьшению процента спарившихся самок на освещенных местах [47, 48]. Свет в ночное время не только уменьшает продукцию половых феромонов у капустной совки *Mamestra brassica*, но и нарушает соотношение компонентов, вероятно уменьшая их привлекательность для самцов [46].

Локальные миграции вверх по течению ручья у самок поденок перед яйцекладкой направляются горизонтально поляризованными отражениями от воды [39], они нарушаются световым загрязнением, таким как мостовые лампы [106]. Роение поденок *Ephoron virgo* и некоторых других видов вдоль освещенных речных берегов и мостов описывается как «летний снег» [71, 109], потому что насекомые привлекаются в таких количествах, что земля вблизи огней покрыта ими толщиной в сантиметр. Хотя большинство насекомых использует воздушные потоки (ветер) для дальних перелетов [25, 51], появляются немногочисленные сведения о том, что искусственный свет может нарушать и дальние перелеты насекомых, например австралийская совка богонга (*Agrotis infusa*) отклоняется от своего маршрута ярким освещением вокруг Канберры, что приводит к накоплению мотыльков в общественных зданиях, где они блокируют воздухопроводы, замыкают электрические цепи и вызывают негативные реакции у местного населения [117]. Поскольку многие виды насекомых относятся к факультативным мигрантам, у которых часть популяции остается на месте, а другая часть мигрирует, световое загрязнение, вероятно, будет влиять не столько на численность насекомых, сколько на изменение пропорции мигрирующих особей.

### **Поляризованный свет и поляризующие антропогенные материалы**

Экологическое воздействие антропогенных источников поляризованного света становится настолько значимым, что был предложен термин «поляризации-

онное световое загрязнение» [61]. Поляризованный свет привлекает как дневных, так и ночных насекомых, при этом его рукотворные источники часто оказываются более эффективными в привлечении насекомых, чем природные [59, 60, 70]. Искусственное освещение гладких темных поверхностей, таких как асфальт, имитирует поляризованный свет, отраженный от воды, в результате чего некоторые водные насекомые могут отложить яйца на мостах и автодорогах [36, 106]. Яйца, которые не попали в воду, должны рассматриваться как потери для популяции вида, значительность последствий которых пока не оценена.

### **Организация суточных ритмов и реакция «маскинга»**

Вся жизнедеятельность насекомых периодична. Ритмы активности насекомых, как и других организмов, подстраиваются к чередованию дня и ночи. Внешними факторами, регулирующими ритмы, являются суточные и годовые колебания интенсивности света, температуры и др., при этом наиболее важным регулятором суточных и сезонных ритмов у большинства видов насекомых является свет [21]. Организация суточных ритмов связана со спектральными характеристиками светового сигнала. Так, у прусаков *Blattella germanica* УФ свет вызывает резкие изменения локомоторной активности, а зеленый организует наиболее устойчивый циркадный ритм активности [77]. Регулярное освещение в ночное время влияет на суточный ритм активности животных, а нерегулярное – вызывает непосредственные ответы, известные как «маскинг». Показано, что ночные животные становятся неактивными на свету в ночную фазу суточного цикла, а дневные – в дневную фазу при затемнении, показывая поведение, свойственное противоположной фазе суточного цикла при кратковременных изменениях освещенности [8, 9, 21, 83]. Насекомые имеют в своем суточном цикле неактивную фазу или сноподобное состояние, которое, как и сон млекопитающих, характеризуется особой позой, гомеостазом и повышенным порогом реакции на сенсорные стимулы [57, 110, 111]. Длительные изменения светового режима, особенно постоянное освещение, приводит к исчезновению суточной ритмики и снижает общую жизнеспособность животных.

### **Фотопериодические реакции насекомых**

Регуляция сезонных ритмов развития и наступления диапаузы, позволяющей пережить неблагоприятные условия, зависит от изменения длительности дня [12, 13] и непосредственно связана с механизмом биологических часов [23, 32]. Температурные условия развития насекомого вносят существенный вклад в подготовку к неблагоприятному периоду, как модифицируя фотопериодическую реакцию, так и непосред-

ственно индуцируя ее [4, 10]. Экспериментальных данных о влиянии светового загрязнения на формирование диапаузы у насекомых крайне мало. Поскольку современное искусственное освещение изменяет длительность дня, но не температуру, это может привести к экологическим несоответствиям. Например, питание ночной пчелы-плотника *Xylocopa tranquebarica* запускается сумерками и совпадает с открытием ночных цветков [100]. Освещение задерживает начало поиска пищи у этой пчелы, что может нарушить процесс опыления, особенно если открытие цветка происходит под воздействием температуры окружающей среды, а не света [34, 95]. Однако световому загрязнению часто сопутствует потепление климата, особенно в населенных пунктах и вблизи них, что приводит к более позднему наступлению диапаузы и уменьшению пропорции диапаузирующих особей (например, у комара *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) [119] и мухи *Sarcophaga similis*, [84]), при этом не вошедшие в диапаузу особи имеют достаточно большие шансы выжить. Последствия светового загрязнения для численности популяций трудно рассчитать, однако следует быть готовым к появлению дополнительных поколений у некоторых видов, в том числе значимых для человека, и к вспышкам их численности.

### Синантропные насекомые и искусственный свет

Приспособление синантропных насекомых к жизни вблизи и внутри построек проходила поэтапно, от кратковременного нахождения внутри или вблизи зданий до постоянного обитания, при котором весь жизненный цикл проходит в антропогенной среде. Облигатными синантропными насекомыми-паразитами являются, прежде всего, представители отряда вшей Anoplura, некоторые виды отряда блох Siphonaptera, а также постельный клоп *Cimex lectularius* L. (Hemiptera: Cimicidae). Насекомые-комменсалы сожительствуют с человеком, используя его жилища и постройки как оптимальные местообитания, питаясь присутствующими в зданиях органическими субстратами. Часть синантропных насекомых, например мухи [112] и муравьи [107], активны днем, однако большинство видов демонстрируют ночную или сумеречную активность, избегая прямого контакта с человеком. Такие насекомые, как тараканы *Blattella germanica* и домашние сверчки *Acheta domesticus*, имеют долгую историю жизни с человеком, постоянно вырабатывая новые адаптации [113] к изменяющимся условиям жизни в помещениях, в то время как другие, например сверчки *Gryllus bimaculatus*, лишь изредка заходят в дома, обитая в агроценозах, и иногда наносят существенный ущерб проросткам сельскохозяйственных культур [50].

Динамику численности популяций синантропных видов обычно связывают со степенью успешности их

контроля [99, 103]. Однако присутствие синантропных насекомых в последнее десятилетие значительно уменьшилось, в том числе в местах, где инсектициды не применялись активно ([https://ru.wikipedia.org/wiki/Депопуляция\\_таракановых\\_в\\_странах\\_СНГ](https://ru.wikipedia.org/wiki/Депопуляция_таракановых_в_странах_СНГ)). Эти колебания численности совпали с массовым введением в эксплуатацию люминесцентных, а затем и светодиодных ламп, а также бытовой и промышленной техники, излучающей в широком электромагнитном диапазоне. Наши исследования свидетельствуют о возможном взаимодействии искусственного света, особенно «холодного», имеющего большую пропорцию коротковолнового излучения в своем спектре, с механизмами внутренних часов [8, 9, 124]. Рассогласование суточных ритмов приводит к затруднению внутривидовой коммуникации, нарушению питания и, возможно, более глубоким биохимическим нарушениям. Так, подавление или изменение синтеза мелатонина из-за искусственного освещения может влиять посредством каскадных эффектов на несколько постэмбриональных процессов, таких как линька или метаморфоз, и приводить к увеличению периода неполовозрелого роста [92] или нарушить ритмы локомоторной активности у тараканов [63]. По-видимому, скорость адаптации насекомых к таким изменениям недостаточна. Но современные требования по безопасности в помещениях, в которых постоянно находятся люди, ужесточаются, приближая условия в помещениях к естественным, что может привести к вспышкам численности синантропных насекомых.

### Заключение

Световое загрязнение оказывает в целом негативное воздействие на насекомых, причем виды, ведущие ночной образ жизни, испытывают наиболее сильное воздействие. Однако это не означает, что для дневных насекомых освещение ночью неопасно. Оно может приводить к замедлению наступления диапаузы, позволяющей пережить холодное время года. Некоторые насекомые получают преимущества при продлении светлого периода, что приводит к увеличению численности. Световое загрязнение приводит к ускоряющейся эволюции вредных и синантропных насекомых, находящихся богатую кормовую базу, создаваемую людьми. Изменения их численности трудно предсказуемы и способны нанести большой ущерб. Вместе с тем, тщательное и подробное изучение реакций насекомых на свет позволяет создавать нетоксичные методы контроля насекомых, особенно внутри зданий, складов и теплиц.

**Источник финансирования.** Работа выполнена при финансовой поддержке госбюджета РФ, программы АААА-А18-118013090245-6 и № 075-0152-22-00.



## Литература

## Список русскоязычной литературы

1. Грибакин ФГ. Механизмы фоторецепции насекомых. Л.: Наука; 1981.
2. Грибакин ФГ, Поляновский АД, Уханов КЮ, Алексеев ЕН, Говардовский ВИ. Поляризованный сенсор насекомых: оптика, устройство, физиология. Сенсорные системы. 1998;12:389.
3. Липчанская ИИ, Довганюк АИ. Изучение влияния декоративной подсветки в городе на морфологические показатели древесных растений. Вестник ландшафтной архитектуры. 2018;(15):41-4.
4. Лопатина ЕБ, Кипятков ВЕ, Балашов СВ, Кучеров ДА. Взаимодействие фотопериода и температуры – новая форма сезонной регуляции роста и развития у насекомых, исследованная на примере жужелицы *Amara communis* (Coleoptera, Carabidae). Журн эволюц биохим физиол. 2011;47(6):491-503.
5. Мазохин-Поршняков ГА. Зрение насекомых. М.: Наука; 1965.
6. Мазохин-Поршняков ГА, Елизаров ЮА, Жантиев РД, Чернышов ВБ. Руководство по физиологии органов чувства насекомых. М.: МГУ; 1983.
7. Матвеев ЛТ, Вершель ЕА, Матвеев ЮЛ. Влияние антропогенных факторов на климат городов. Ученые записки РГГМУ. 2011;(17):41-50.
8. Новикова ЕС, Жуковская МИ. Реакция заморозки под действием яркого света у американского таракана, *Periplaneta americana*. Сенсорные системы. 2017;31(1):44-50.
9. Новикова ЕС, Северина ИЮ, Исавнина ИЛ, Жуковская МИ. Даунрегуляция ультрафиолет-чувствительного зрительного пигмента таракана уменьшает эффект маскирования при коротковолновом освещении. Сенсорные системы. 2021;35(1):22-9.
10. Резник СЯ. Экологические и эволюционные аспекты фототермической регуляции диапаузы у трихограмм. Журн эволюц биохим физиол. 2011;47(6):434-43.
11. Самков МН. Возможности сбора насекомых на искусственный свет в дневное время. Зоологич журн. 1989;68(4):110-3.
12. Саулич АХ, Волкович ТА. Экология фотопериодизма насекомых. СПб.: Изд-во СПбГУ; 2004.
13. Саулич АХ, Мусолин ДЛ. Летняя диапауза как особая сезонная адаптация насекомых: разнообразие форм проявления, механизмов контроля и экологическое значение. Энтомологическое обозрение. 2017;96(4):665-703.
14. Селиховкин АВ. Могут ли вспышки массового размножения насекомых-дендрофагов оказать

существенное влияние на состояние биосферы? Биосфера. 2009;1(1):072-81.

15. Фролов АН. Закономерности динамики численности вредителей и фитосанитарный прогноз. Вестник защиты растений. 2019;(3):4-33.
16. Чернышев ВБ. Экология насекомых. М.: Изд-во МГУ; 1996.

## Общий список литературы/Reference List

1. Gribakin FG. [Mekhanizmy Fotoretseptsii Nasekomykh]. Leningrad: Nauka 1981. (In Russ.)
2. Gribakin FG, Polyanovskiy AD, Ukhanov KYu, Alekseev YeN, Govardovskiy VI. [Polarization sensor in insects: Optics, design and physiology]. Sensornye Sistemy. 1998;12:389. (In Russ.)
3. Lipchanskaya II, Dovganyuk AI. [Studies of the effects of decorative illumination in cities on the morphological characteristics of trees]. Vestnik Landshaftnoy Arkhitektury. 2018;(15):41-4. (In Russ.)
4. Lopatina YEB, Kipiatkov VYE, Balashov SV, Kucherov DA. [Interactions between photoperiod and temperature: A novel mode of seasonal regulation of growth and development in insects as exemplified with the carabus *Amara communis* (Coleoptera, Carabidae)]. Zhurn Evoliuts Biokhim Fiziol. 2011;47(6):491-503. (In Russ.)
5. Mazokhin-Porshnyakov GA. Zreniye Nasekomykh. Moscow: Nauka; 1965. (In Russ.)
6. Mazokhin-Porshnyakov GA, Yelizarov YuA, Zhantiev RD, Chernyshov VB. Rukovodstvo po Fiziologii Organov Chuvctva Nasekomykh. Moscow: MGU; 1983. (In Russ.)
7. Matveev LT, Bershel YEA, Matveev YuL. [The effects of anthropogenic factors on urban climate]. Uchenye Zapiski RGGMU. 2011;(17):41-50. (In Russ.)
8. Novikova YeS, Zhukovskaya MI. [The freezing response induced in American cockroaches *Periplaneta americana* by bright light]. Sensornye Sistemy. 2017;31(1):44-50. (In Russ.)
9. Novikova YeS, Severina IYu, Isavnina IL, Zhukovskaya MI. [Downregulation of the UV-sensitive visual pigment reduces the masking effect in cockroaches upon short-wave illumination]. Sensornye Sistemy. 2021;35(1):22-9. (In Russ.)
10. Reznik SYa. [Ecological and evolutionary aspects of the photo-thermal regulation of diapaus in trichogrammatids]. Zhurn Evolyuts Biohim Fiziol. 2011;47(6):434-43. (In Russ.)
11. Samkov MN. [Opportunities for insect collection using artificial light in daytime]. Zoologicheskii Zhurnal. 1989;68(4):110-3.

12. Saulich Akh, Volkovich TA. [Ekologiya Fotoperiodizma Nasekomykh]. Saint Peterwburg: SPbGU; 2004. (In Russ.)
13. Saulich AKh, Musolin DL. [Summertime diapause as a special seasonal adaptation in insects: Diversity of manifestations and control mechanisms and ecological significance]. Entomologicheskoye Obozreniye. 2017;96(4):665-703. (In Russ.)
14. Selikhovkin AV. [Can outbreaks of dendrophagous insects make a considerable impact on the Biosphere?]. Biosfera. 2009;1(1):072-81.
15. Frolov AN. [Regularities in the dynamics of pest quantities and the phytosanitary forecasting]. Vestnik Zashchity Rasteniy. 2019;(3):4-33.
16. Chernyshov VB. Ekologiya Nasekomykh. Moscow: MGU; 1996.
17. Able KP. Mechanisms of orientation, navigation and homing. In: Animal Migration, Orientation and Navigation. Academic Press; 1980. P. 283-373.
18. Altermatt F, Ebert D. Reduced flight-to-light behaviour of moth populations exposed to long-term urban light pollution. Biol Lett. 2016;12(4):e20160111.
19. Argentiero A, Cerqueti R, Maggi M. Outdoor light pollution and COVID-19: The Italian case. Environ Impact Assess Rev. 2021; 90:e106602.
20. Anisimov VN. Light pollution, reproductive function and cancer risk. NeuroEndocrinol Lett. 2006;27(1-2):35-52.
21. Aschoff J. Freerunning and entrained circadian rhythms. In: Biological Rhythms: Boston, MA: Springer; 1981. P. 81-93.
22. Baird E, Byrne M, Scholtz C, Warrant E, Dacke M. Bearing selection in ball-rolling dung beetles: is it constant? J Comp Physiol A. 2010;196:801-6.
23. Beer K, Helfrich-Förster C. Model and non-model insects in chronobiology. Front Behav Neurosci. 2020;14:221.
24. von Buddenbrock W. Die Lichtkompassbewegungen bei den Insekten, insbesondere den Schmetterlingsraupen. Sitzungsber Heidelb Akad Wiss Math. Naturwiss Kl. 1917;8:1-26.
25. Chapman JW, Nesbit RL, Burgin LE, Reynolds DR, Smith AD, Middleton DR, Hill JK. Flight orientation behaviors promote optimal migration trajectories in high-flying insects. Science. 2010;327:682-5.
26. Dacke M, Nordstrom P, Scholtz CH. Twilight orientation to polarised light in the crepuscular dung beetle *Scarabaeus zambesianus*. J Exp Biol. 2003;206:1535-43.
27. Dacke M, Nilsson DE, Scholtz CH, Byrne M, Warrant EJ. Insect orientation to polarized moonlight. Nature. 2003;424:33.
28. Dacke M, Byrne MJ, Scholtz CH, Warrant EJ. Lunar orientation in a beetle. Proc Biol Sci. 2004;271:361-5.
29. Dacke M, Baird E, Byrne M, Scholtz CH, Warrant E J. Dung beetles use the Milky Way for orientation. Curr Biol. 2013;23(4):298-300.
30. Da Silva A, Valcu M, Kempenaers B. Light pollution alters the phenology of dawn and dusk singing in common European songbirds. Philos Trans R Soc B Biol Sci. 2015;370:e20140126.
31. Djuretic A, Kostic M. Actual energy savings when replacing high-pressure sodium with LED luminaires in street lighting. Energy. 2018;157:367-78.
32. Dolezel D. Photoperiodic time measurement in insects. Curr Opin Insect Sci. 2015;7:98-103.
33. Dominoni D, Quetting M, Partecke J. Artificial light at night advances avian reproductive physiology. Proc R Soc B. 2013;280:e20123017.
34. van Doorn WG, van Meeteren U. Flower opening and closure: a review. J Exp Bot. 2003;54:1801-12.
35. Dreisig H. The importance of illumination level in the daily onset of flight activity in nocturnal moths. Physiol Entomol. 1980;5(4):327-42.
36. Egri Á, Száz D, Farkas A, Pereszlényi Á, Horváth G, Kriska G. Method to improve the survival of night-swarmer mayflies near bridges in areas of distracting light pollution. R Soc Open Sci. 2017;4(11):171166.
37. Eisenbeis G, Hänel A, McDonnell M, Hahs A, Breuste J. Light pollution and the impact of artificial night lighting on insects. In: Ecology of Cities and Towns. Cambridge University Press; 2009. P. 243-63.
38. El Jundi B, Foster JJ, Byrne MJ, Baird E, Dacke M. Spectral information as an orientation cue in dung beetles. Biol Lett. 2015;11(11):e20150656.
39. Farkas TE, Mononen T, Comeault AA, Nosil P. Observational evidence that maladaptive gene flow reduces patch occupancy in a wild insect metapopulation. Evolution. 2016;70:2879-88.
40. Fent K, Wehner R. Ocelli: a celestial compass in the desert ant *Cataglyphis*. Science. 1985;228:192-4.
41. Firebaugh A, Haynes KJ. Experimental tests of light-pollution impacts on nocturnal insect courtship and dispersal. Oecologia. 2016;182:1203-11.
42. Frantsevich L, Govardovski V, Gribakin F, Nikolajev G, Pichka V, Polanovsky A, Shevchenko V, Zolotov V. Astroorientation in *Lethrus* (Coleoptera, Scarabaeidae). J Comp Physiol. 1977;121:253-71.
43. Freas CA, Plowes NJ, Spetch ML. Not just going with the flow: foraging ants attend to polarised light even while on the pheromone trail. J Comp Physiol A. 2019;205:755-67.



44. von Frisch K. The Dance Language and Orientation of Bees. Cambridge, UK: Harvard University Press; 1993.
45. Gaston KJ, Visser ME, Hölker F. The biological impacts of artificial light at night: the research challenge. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.* 2015;370(1667):e20140133.
46. Geffen van KG, van Grunsven RHA, van Ruijven J, Berendse F, Veenendaal EM. Artificial light at night causes diapause inhibition and sex-specific life history changes in a moth. *Ecol Evolut.* 2014;4:2082-9.
47. Geffen van KG et al. Artificial light at night inhibits mating in a Geometrid moth. *Insect Conserv Divers.* 2015;8(3):282-7.
48. Geffen van KG, van Eck E, de Boer RA, van Grunsven RH, Salis L, Berendse F, Veenendaal EM. Artificial night lighting disrupts sex pheromone in a noctuid moth. *Ecol Entomol.* 2015;40(4):401-8.
49. Gomes E, Rey B, Débias F, Amat I, Desouhant E. Dealing with host and food searching in a diurnal parasitoid: consequences of light at night at intra and trans generational levels. *Insect Conserv Divers.* 2021;14(2):235-46.
50. Govender P. Management of insect pests: Have the goalposts changed with certification? *The Southern African Forestry J.* 2002;195(1):39-45.
51. Greenslade AF, Chapman JW, Reynolds DR. High-altitude migration of Psylloidea (Hemiptera) over England. *Entomol Gazette.* 2021;72(3):189-98.
52. Gribakin FG, Vishnevskaya TM, Polyanskiy AD. Polarization and spectral sensitivity of single photoreceptors of the domestic cricket. *J Neurophysiol.* 1979;11(5):358-65.
53. Gribakin FG. Cellular basis of colour vision in the honey bee. *Nature.* 1969;223:639-41.
54. Grubisic M. Waters under artificial lights: does light pollution matter for aquatic primary producers? *Limnol Oceanogr Bull.* 2018;27(3):76-81.
55. Grunsven van RHA, Jähnichen D, Grubisic M, Hölker F. Slugs (Arionidae) benefit from nocturnal artificial illumination. *J Exp Zool A Ecol Integr Physiol.* 2018;329(8-9):429-433.
56. Hallmann CA, Sorg M, Jongejans E, Siepel H, Hofland N, Schwan H, Stenmans W, Müller A, Sumser H, Hörren T, Goulson D. More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLoS One.* 2017;12(10):e0185809.
57. Hendricks JC, Sehgal A, Pack AI. The need for a simple animal model to understand sleep. *Prog Neurobiol.* 2000;61(4):339-51.
58. Honkanen A, Immonen E-V, Salmela I, Heimonen K, Weckstrom M. Insect photoreceptor adaptations to night vision. *Phil Trans R Soc B.* 2017;372:e20160077.
59. Horváth G, Zeil J. Kuwait oil lakes as insect traps. *Nature.* 1996;379:303-4.
60. Horváth G, Bernáth B, Molnár G. Dragonflies find crude oil visually more attractive than water: multiple-choice experiments on dragonfly polarotaxis. *Naturwissenschaften.* 1998;85:292-7.
61. Horváth G, Kriska G, Malik P, Robertson B. Polarized light pollution: a new kind of ecological photopollution. *Front Ecol Environ.* 2009;7(6):317-25.
62. Ivantsova ED, Pyzhev AI, Zander EV. Economic consequences of insect pests outbreaks in boreal forests: A literature review. *J Sib Fed Univ Humanit Soc Sci.* 2019;12(4):627-42.
63. Kamruzzaman ASM, Hiragaki S, Watari Y, Natsukawa T, Yasuhara A, Ichihara, N, Mohamed AA, Elgendy AM, Takeda M. Clock controlled arylalkylamine N-acetyltransferase (aaNAT) regulates circadian rhythms of locomotor activity in the American cockroach, *Periplaneta americana*, via melatonin/MT2like receptor. *J Pineal Res.* 2021;71(2):e12751.
64. 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;6(7):e21892.
65. Kim YJ, Lee E, Lee HS, Kim M, Park MS. High prevalence of breast cancer in light polluted areas in urban and rural regions of South Korea: An ecological study on the treatment prevalence of female cancers based on National Health Insurance data. *Chronobiol Int.* 2015;32(5):657-67.
66. Kinoshita M, Arikawa K. Colour constancy in the swallowtail butterfly *Papilio Xuthus*. *J Exp Biol.* 2000;203:3521-30.
67. Kloog I, Haim A, Stevens RG, Portnov BA. Global co-distribution of light at night (LAN) and cancers of prostate, colon, and lung in men. *Chronobiol Int.* 2009;26(1):108-25.
68. Kolligs D. Ecological effects of artificial light sources on nocturnally active insects, in particular on butterflies (Lepidoptera). *Faunistisch-Oekologische Mitteilungen Supplement.* 2000;28:1-136.
69. Kraft P, Evangelista C, Dacke M, Labhart T, Srinivasan MV. Honeybee navigation: following routes using polarized-light cues. *Philos Trans R Soc B Biol Sci.* 2011;366(1565):703-8.
70. Kriska G, Horváth G and Andrikovics S. Why do mayflies lay their eggs en masse on dry asphalt roads? Water-imitating polarized light reflected from asphalt attracts Ephemeroptera. *J Exp Biol.* 1998;201:2273-86.

71. Kureck A, Fontes RJ. The life cycle and emergence of *Ephoron virgo*, a large potamal mayfly that has returned to the River Rhine. Arch Hydrobiol. Suppl (Large Rivers 10). 1996;113:319-23.
72. Labhart T, Meyer EP. Neural mechanisms in insect navigation: polarization compass and odometer. Curr Opin Neurobiol. 2002;12:707-14.
73. Land M F, Fernald RD. The evolution of eyes. Annu Rev Neurosci. 1992;15(1):1-29.
74. Langevelde van F, van Grunsven RH, Veenendaal EM, Fijen TP. Artificial night lighting inhibits feeding in moths. Biol Lett. 2017;13:e20160874.
75. Langevelde van F, Braamburg-Annegarn M, Huijgens ME, Groendijk R, Poitevin O, van Deijk JR, Wallis DeVries MF. Declines in moth populations stress the need for conserving dark nights. Glob Chang Biol. 2018;24(3):925-32.
76. Leather SR. “Ecological Armageddon” – more evidence for the drastic decline in insect numbers. Ann Appl Biol. 2017;172(1):1-3.
77. Leppla NC, Fisher WR. Total quality control in insect mass production for insect pest management I. J Appl Entomol. 1989;108(1-5):452-61.
78. Lyson TR, Miller IM, Bercovici AD, Weissenburger K, Fuentes AJ, Clyde WC, Hagadorn JW, Butrim MJ, Johnson KR, Fleming RF, Barclay RS. Exceptional continental record of biotic recovery after the Cretaceous–Paleogene mass extinction. Science. 2019;366:977-83.
79. Mensel R. Spectral sensitivity and colour vision in invertebrates. In: Autrum H, ed. Handbook of Sensory Physiology Vol. VII/6A: Invertebrate Photoreceptors. Berlin, Heidelberg, New York: Springer; 1979. P. 503-79.
80. Milde JJ, Homberg U. Ocellar interneurons in the honeybee. J Comp Physiol A. 1984;155(2):151-60.
81. Mizunami M. Functional diversity of neural organization in insect ocellar systems. Vision Res. 1995;35(4):443-52.
82. Mote MI, Wehner R. Functional characteristics of photoreceptors in the compound eye and ocellus of the desert ant, *Cataglyphis bicolor*. J Comp Physiol. 1980;137(1):63-71.
83. Mrosovsky N. Masking: history, definitions, and measurement. Chronobiol Int. 1999;16(4):415-29.
84. Mukai A, Yamaguchi K, Goto SG. Urban warming and artificial light alter dormancy in the flesh fly. R Soc Open Sci. 2021;8(7):210866.
85. Newbold T, Hudson LN, Hill SL, Contu S, Lysenko I, Senior RA, Börger L, Bennett DJ, Choimes A, Collen B, Day J. Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. Nature. 2015;520:45-50.
86. Nowinszky L. The orientation of insects by light – major theories. In: Nowinszky L, ed. The Handbook of Light Trapping. Szombathely: Savaria University Press; 2003. P. 15-8.
87. Owens AC, Lewis SM. The impact of artificial light at night on nocturnal insects: a review and synthesis. Ecol Evol. 2018;8(22):11337-58.
88. Owens AC, Cochard P, Durrant J, Farnworth B, Perkin EK, Seymoure B. Light pollution is a driver of insect declines. Conserv Biol. 2020;241:e108259.
89. Peng W, Ma NL, Zhang D, Zhou Q, Yue X, Khoo SC, Yang H, Guan R, Chen H, Zhang X, Wang Y. A review of historical and recent locust outbreaks: Links to global warming, food security and mitigation strategies. Environ Res. 2020;191:e110046.
90. Raven JA, Cockell CS. Influence on photosynthesis of starlight, moonlight, planetlight, and light pollution (reflections on photosynthetically active radiation in the universe). Astrobiology. 2006;6:668-75.
91. Ribí W, Warrant E, Zeil J. The organization of honeybee ocelli: regional specializations and rhabdom arrangements. Arthropod Struct Dev. 2011;40(6):509-20.
92. Richter K, Peschke E, Peschke D. A neuroendocrine releasing effect of melatonin in the brain of an insect, *Periplaneta americana* (L.). J Pineal Res. 2000;28:129-35.
93. Sánchez de Miguel A, Bennie J, Rosenfeld E, Dzurjak S, Gaston KJ. First estimation of global trends in nocturnal power emissions reveals acceleration of light pollution. Remote Sens. 2021;13(16):3311.
94. Senzaki M, Barber JR, Phillips JN, Carter NH, Cooper CB, Ditmer MA, Fristrup KM, McClure CJ, Mennitt DJ, Tyrrell LP, Vukomanovic J. Sensory pollutants alter bird phenology and fitness across a continent. Nature. 2020;587:605-9.
95. Seymoure BM. Enlightening butterfly conservation efforts: the importance of natural lighting for butterfly behavioral ecology and conservation. Insects. 2018;9(1):22.
96. Scheibe M. Über den Einfluss von Straßenbeleuchtung auf aquatische Insekten (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera, Diptera: Simuliidae, Chironomidae, Empididae). Natur und Landschaft. 2003;6:264-7.
97. Schwind R. Polarization vision in water insects and insects living on a moist substrate. J Comp Physiol A. 1991;169(5):531-40.
98. Shahzad G, Yang H, Ahmad AW, Lee C. Energy-efficient intelligent street lighting system using traffic-adaptive control. IEEE Sens J. 2016;16:5397-405.
99. Schal C. Relation among efficacy of insecticides, resistance levels, and sanitation in the control of

- the German cockroach (Diptera: Blattellidae). J Econ Entomol. 1988;81(2):536-44.
100. Somanathan H, Borges RM, Warrant EJ, Kelber A. Visual ecology of Indian carpenter bees I: light intensities and flight activity. J Comp Physiol A. 2008;194(1):97-107.
  101. Spitschan M, Aguirre GK, Brainard DH, Sweeney AM. Variation of outdoor illumination as a function of solar elevation and light pollution. Sci Rep. 2016;6(1):1-14.
  102. Stange G. The ocellar component of flight equilibrium control in dragonflies. J Comp Physiol. 1981;141(3):335-47.
  103. Stejskal V. 'Economic Injury Level' and preventive pest control. J Pest Sci. 2003;76(6):170-2.
  104. Svensson AM, Rydell J. Mercury vapour lamps interfere with the bat defence of tympanate moths (Operophter spp.; Geometridae). Anim Behav. 1998;55(1):223-6.
  105. Svensson AM, Eklöf J, Skals N, Rydell J. Light dependent shift in the anti-predator response of a pyralid moth. Oikos. 2003;101(2):239-46.
  106. Szaz D, Horvath G, Barta A, Robertson BA, Farkas A, Egri A, Kriska G. Lamp-lit bridges as dual light-traps for the night-swarmer mayfly, *Ephoron virgo*: interaction of polarized and unpolarized light pollution. PLoS One. 2015;10(3):e0121194.
  107. Sudd JH. The foraging method of Pharaoh's ant, *Monomorium pharaonis* (L.). Anim Behav. 1960;8(1-2):67-75.
  108. Taylor GJ, Ribí W, Bech M, Bodey AJ, Rau C, Steuwer A, Warrant EJ, Baird E. The dual function of orchid bee ocelli as revealed by X-ray microtomography. Curr Biol. 2016;26(10):1319-24.
  109. Tobias W. Sommernächtliches 'Schneetreiben' am Main. Zum Phänomen des Massenfluges von Eintagsfliegen. Natur und Museum. 1996;126(2):37-54.
  110. Tobler I. Effect of forced locomotion on the rest-activity cycle of the cockroach. Behav Brain Res. 1983;8:351-60.
  111. Tobler I, Neuner-Jehle M. 24-h variation of vigilance in the cockroach *Blaberus giganteus*. J Sleep Res. 1992;1(4):231-9.
  112. Uribe-MN, Wolff M, de Carvalho CJB. Synanthropy and ecological aspects of Muscidae (Diptera) in a tropical dry forest ecosystem in Colombia. Revista Brasileira de Entomologia. 2010;54(3):462-70.
  113. Wada-Katsumata A, Robertson HM, Silverman J, Schal C. Changes in the peripheral chemosensory system drive adaptive shifts in food preferences in insects. Front Cell Neurosci. 2018;281.
  114. Walter JA, Ives AR, Tooker JF, Johnson DM. Life history and habitat explain variation among insect pest populations subject to global change. Ecosphere. 2018;9(5):e02274.
  115. Warrant EJ, Kelber A, Wallén R, Weislo WT. Ocellar optics in nocturnal and diurnal bees and wasps. Arthropod Struct Dev. 2006;35(4):293-305.
  116. Warrant E, Dacke M. Vision and visual navigation in nocturnal insects. Annu Rev Entomol. 2011;56:239-54.
  117. Warrant E, Frost B, Green K, Mouritsen H, Dreyer D, Adden A, Heinze S. The Australian Bogong moth *Agrotis infusa*: a long-distance nocturnal navigator. Front Behav Neurosci. 2016;10:77.
  118. Wehner R. Polarization vision – a uniform sensory capacity? J Exp Biol. 2001;204(14):2589-96.
  119. Westby KM, Medley KA. Cold nights, city lights: artificial light at night reduces photoperiodically induced diapause in urban and rural populations of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae). J Med Entomol. 2020;57(6):1694-99.
  120. Wildermuth H. Dragonflies recognize the water of rendezvous and oviposition sites by horizontally polarized light: a behavioural field test. Naturwissenschaften. 1998;85(6):297-302.
  121. Wilson M. The functional organisation of locust ocelli. J Comp Physiol. 1978;124(4):297-316.
  122. Wilson JF, Baker D, Cheney J, Cook M, Ellis M, Freestone R., Young H. A role for artificial nighttime lighting in long-term changes in populations of 100 widespread macro-moths in UK and Ireland: a citizen-science study. Ann Appl Biol. 2018;173:180-9.
  123. Yang EC, Lin HC, Hung YS. Patterns of chromatic information processing in the lobula of the honeybee, *Apis mellifera* L. J Insect Physiol. 2004;50(10):913-25.
  124. Zhukovskaya M, Novikova E, Saari P, Frolov RV. Behavioral responses to visual overstimulation in the cockroach *Periplaneta americana* L. J Comp Physiol A. 2017; 203(12):1007-15.