

УДК 591.171:595.76

Л. И. Францевич

## КИНЕМАТИКА ПЕРЕВОРОТА У ЖЕСТКОКРЫЛЫХ

## II. Приемы переворота

В предыдущей статье (Францевич, 1982) мы описали координацию движений во время поиска опорного субстрата, подъема с упором на опору и собственно переворота с зацеплением за субстрат, а также рефлекс, контролирующее запуск и выполнение этих движений. Здесь мы покажем, как основные координационные схемы движений модифицируются в отдельных группах жесткокрылых, обычно в соответствии с особенностями строения тела.

**Односторонний поиск.** У некоторых жуков (светлячок-самец *Lampyrus noctiluca*, златка *Capnodis tenebrionis*, листоед *Leptinotarsa decemlineata*, долгоносик *Attelabus nitens*) поисковые движения нередко выполняются тремя ногами только одной стороны, средняя нога движется в противофазу с задней и передней. Противоположные ноги согнуты вентрально и мало подвижны.

Листоед *Chrysolina graminis*, долгоносик *Larinus obtusus*, зацепившись одной из ног за субстрат, опускают бедро, не сгибая голени. Это движение поворачивает жука на бок, и он опускает на субстрат ноги противоположной стороны, зацепляясь ими.

**Симметричные подъемы и зацепы.** Установив обе задние ноги (последовательно или одновременно) в опорное положение, хрущи, бронзовки, карапузики одновременно отталкиваются ими от субстрата. Это движение эффективно понижает переднюю сторону тела, но не может само по себе перевернуть жука, так как центр тяжести находится впереди точек опоры ног и точек их прикрепления (тазиков). Приподнимаясь, жук в конце концов срывается на спину, но при этом проскальзывает вперед. И опускание передней стороны тела, и проскальзывание на новое место увеличивают шансы зацепиться. Плавунцы отталкиваются гребным движением задних ног, навозник *Copris lunaris* синхронно отталкивается средними ногами.

Последовательно зацепляясь обеими задними ногами, трубокверты (*Attelabidae*) переворачиваются через пигидий (рис. 1, Ж, З). Схема этого движения показана на рис. 4 в предыдущей статье. Точно такое же движение, только в противоположном направлении, через голову, совершают многие листоеды и коровки, зацепляясь обеими передними ногами (кроме наблюдавшихся *Criocerinae* и *Galerucinae*).

Так как центр тяжести проектируется на субстрат вне опорной площадки, образованной точкой касания на теле и точками зацепления, то перевороты симметричным зацепом неустойчивы. Они требуют надежного сцепления лапок с субстратом и на гладкой поверхности невыполнимы.

Раскрывая элитры и поднимаясь на них, листоеды и коровки обеспечивают себе устойчивость. Так как при этом передний конец тела опускается, то поиск зацепления облегчается (рис. 1, Б).

Усачи из подсем. *Lamiinae* и некоторые *Scambusinae* поднимаются на антеннах, облегчая условия для зацепления (рис. 1, А). Обследованные усачи из подсем. *Prioninae* и короткоусые *Scambusinae* подняться на антеннах не могут. Рогахи и навозники не используют мандибул или рогов для подъема.

**Кувьрки.** Длинноногие хрущи и бронзовки могут забросить задние ноги настолько далеко вперед, что центр тяжести оказывается между точками опоры и прикрепления ног. Подъем на обеих опорных ногах

поэтому устойчив. Срыв происходит тогда, когда жук, повернувшись на пигидии, обращается к субстрату вентральной стороной (рис. 1, Г—Е, 2). Устойчивый переворот подъемом на двух ногах (**кувырок**) — наиболее эффективный прием. Он удается и на гладкой поверхности.

Мы наблюдали и асимметричные кувырки. Навозник *Gymnopleurus topsus* заносит за центр тяжести заднюю и противоположную среднюю

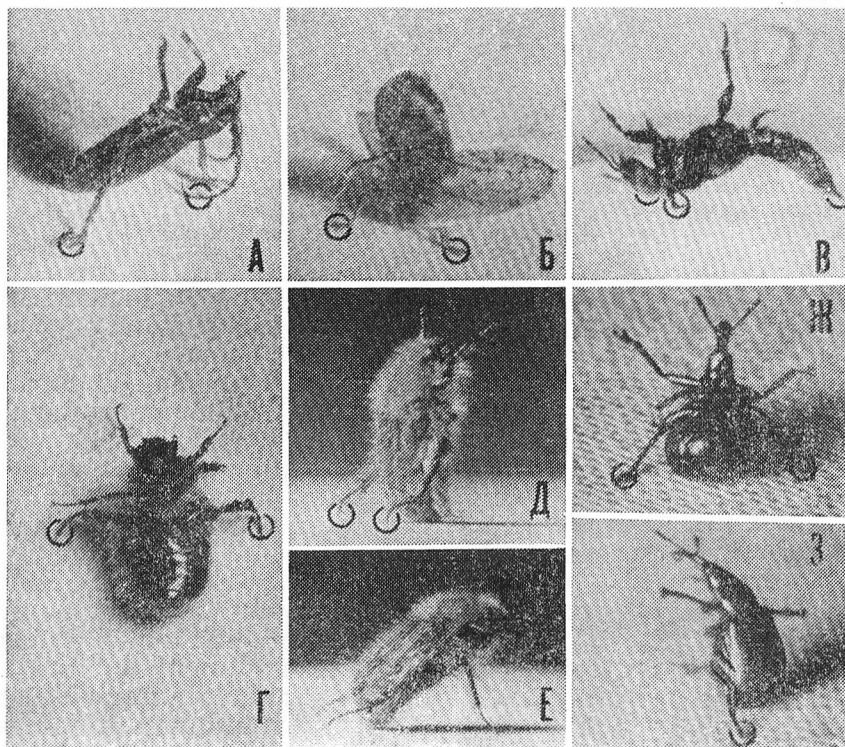


Рис. 1. Приемы переворота у жуков (точки опоры или зацепа отмечены кружками):

А — *Dorcadion fulvum*, Б — *Cassida nebulosa*, В — *Emus hirtus*, Г, Д, Е — *Epicometis hirta*, Ж, З — *Byctiscus betulae*.

ногу и переворачивается через задне-боковой край тела (полудиагональный кувырок). Наиболее сложное движение выполняют некоторые жуки с диагональной схемой поиска (жужелица *Broscus cephalotes*, усач *Rhagium inquisitor*, долгоносики *Curculio glandinum*, *Hylobius abietis*). Жук использует для опоры переднюю и противоположную заднюю ногу. Высоко приподнимаясь на передней ноге, жук имеет возможность поставить на субстрат согнутую в суставе бедро—голень среднюю ногу той же стороны и использовать ее как дополнительную опору. Кувырок выполняется через боковой или передне-боковой край тела (рис. 3 в предыдущей статье). Можно сместить положение центра тяжести жука, приклеив к спинке небольшой груз. Из-за нарушений устойчивости жук теперь в состоянии только приподняться над гладкой поверхностью, но перевернуться уже не может. Кинематика диагонального кувырка, который выполняется очень быстро, заслуживает подробного изучения.

**Особые приемы.** Некоторые жуки используют для переворота гибкость межсегментных сочлений тела. Пестряк *Trichodes apiarius* поворачивает узкую переднеспинку на 90° вокруг продольной оси и получает возможность поставить переднюю ногу, согнутую в суставе бедро—голень, на субстрат дальше продольной линии опоры. Отталкиваясь этой ногой, жук легко перекачивается на вентральную сторону. Нарывник *Mylabris quadripunctata*, положенный на спину; сгибается

в вентральную сторону и перекачивается на бок. Поворачивая переднегрудь, он может поставить на субстрат разогнутую переднюю ногу с опорной стороны тела, вынося ее далеко за линию опоры, кроме того, он опускает на субстрат ноги противоположной стороны. Жук встает, опуская бедро опорной ноги и поднимая бедро противоположной ноги (рис. 3). Жуки-хищники (Staphylinidae), сгибая тело дугой в дорзаль-

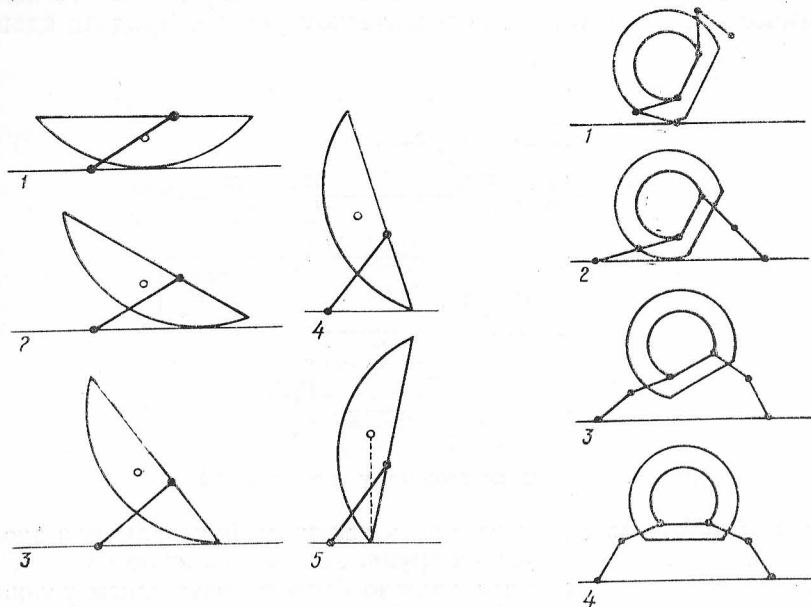


Рис. 2. Плоская модель движений симметричного кувырка:

1—5 — последовательные фазы (точка внутри сегмента — положение центра тяжести); 5 — метастабильное положение модели.

Рис. 3. Плоская модель движений передних ног во время переворота у *Mylabris*: 1—4 — последовательные фазы.

ную сторону, буквально встают над субстратом, опираясь на темя, пигидий и одну из средних ног (рис. 1, B), а затем падают на бок в сторону, противоположную опорной. Во время полудиагональной опоры ноги этой стороны совершают обычные поисковые движения.

**Прыжки.** Жуки, прыгающие с помощью задних ног (земляные блошки *Altica oleracea*), не используют этой способности для переворота. Все ноги у них действуют по координационной схеме симметричного или диагонального поиска.

Щелкуны (Elateridae) не всегда сразу же подскакивают после падения на спину. Мало потревоженные или утомленные щелкуны используют обычный поиск. Прыжок, кинематику которого детально описал Ивенс (Evans, 1973), происходит на высоту до 15—20 см. Во время щелчка тело приобретает вращательный момент вокруг поперечной горизонтальной оси и — из-за случайной асимметрии исходного положения — вокруг продольной оси. Жук совершает в воздухе несколько оборотов и винтов, при падении рикошетирует и в конце концов с равной вероятностью оказывается в нормальном или перевернутом положении.

Карапузики рода *Hister s. l.* (*H. unicolor*, *Margarinotus ventralis*, *Atholus duodecimstriatus*) щелкают предварительно разведенными в стороны элитрами. При быстром возврате элитр в исходное положение жук подскакивает в воздух: мелкий *A. duodecimstriatus* — на 2—2,5 см, крупный *H. unicolor* — не выше 5—7 мм. Нередко они удачно приземляются. Биомеханика прыжка щелчком элитр будет рассмотрена в отдельной работе.

**З а к л ю ч е н и е.** Основными элементами, лежащими в основе движений переворота, являются специфическое поисковое движение ноги

и противоположное ему возвратное движение или движение зацепа; блокирование опорной ноги в разогнутом состоянии (это — предельное выражение поискового движения); координация движений всех ног в «два чередующиеся треножника».

Адаптивные изменения движений, позволяющие наилучшим образом использовать форму тела, возникают, вероятно, только на нейроморфологическом, а затем и на поведенческом уровне. Вряд ли адапта-

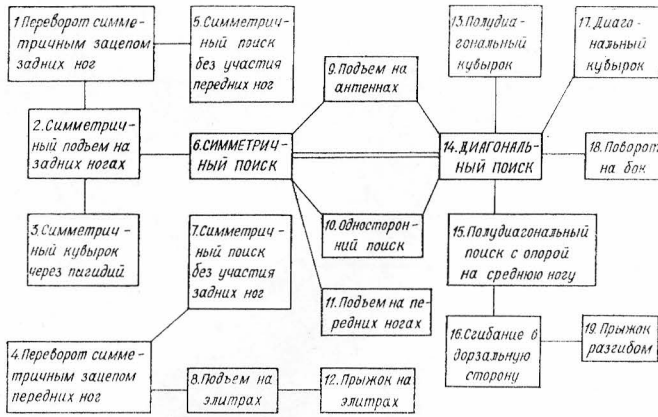


Рис. 4. Приемы переворота у жесткокрылых.

ция формы тела к перевороту являлась ведущим фактором для эволюции тех или иных таксономических групп, хотя сохранение способности дотянуться до опорной плоскости должно быть обязательным условием морфологической эволюции любого свободно живущего жука.

Поэтому одинаковые способы движений проявляются у неродственных друг другу жуков со сходной формой тела. Одинаковые движения диагонального поиска совершают чернотелка *Blaps halophila*, жужелица *Carabus coriaceus*, рогач *Platycerus caraboides*. Переворот симметричным зацепом задних ног совершают не только трубноверты, но и карапузик *Hister quadrinotatus*, а при случае — и усачи. Большое разнообразие приемов переворота можно наблюдать в пределах одного семейства, например, у пластинчатоусых, и даже у одной и той же особи (кравчик *Lethrus apterus*, навозник *Copris lunaris*, карапузик *Hister unicolor*).

Схема взаимоотношений приемов переворота (рис. 4) отражает скорее близость способов нейрофизиологического управления, чем историческое родство носителей этих приемов.

Систематический обзор. Ниже приводится список наблюдавшихся нами жуков. В скобках после каждого вида или после группы видов с одинаковым поведением указаны номера наблюдавшихся приемов согласно таблице.

**Carabidae:** *Calosoma denticolle* Gebl., *Carabus coriaceus* L. (14), *Brosicus cephalotes* L. (14, 17), *Pterostychus niger* Schall. (14), *Zabrus blapoides* Creutz. (15), *Harpalus distinguendus* Duft. (14). **Dytiscidae:** *Dytiscus latissimus* L. (2, 6, 10). **Gyrinidae:** *Gyrinus marinus* Gyll. (7). **Hydrophilidae:** *Hydrophilus caraboides* L. (5, 8), *Sphaeridium scarabaeoides* L. (5). **Histeridae:** *Saprinus* sp. (3, 6), *Hister quadrinotatus* Scrg. (1, 5), *H. unicolor* L. (1, 6, 12, 14), *Margarinotus ventralis* Mars., *Atholus duodecimstriatus* Schr. (1, 5, 12), *Platysoma compressum* Hbst. (5). **Silphidae:** *Nicrophorus vespilloides* Hbst., *Silpha obscura* L. (14, 15). **Staphylinidae:** *Philonthus nitidus* F. (16), *Emus hirtus* L. (15, 16), *Creophilus maxillosus* L. (10, 15, 16). **Lucanidae:** *Lucanus cervus* L. (14), *Dorcus parallelipedus* L. (6, 15, 16), *Platycerus caraboides* L. (14). **Scarabaeidae:** *Geotrupes stercorarius* L., *G. stercorosus* Scriba (5, 6), *Lethrus apterus* Laxm. (6, 14), *Aphodius fossor* L. (5), *Gymnople-*

*urus mopsus* Pall. (13), *Onthophagus taurus* Schreb. (5), *Copris lunaris* L. (2, 5), *Oryctes nasicornis* L. (14), *Phyllopertha horticola* L., *Anisoplia segetum* Hbst. (13), *Anomala dubia* Scop. (1, 3), *Polyphylla fullo* L. (14), *Hoplia parvula* Kryn. (3, 13, 14), *Valgus hemipterus* L. (14, ?3, 17), *Epicometis hirta* Poda (3), *Oxythyrea funesta* Poda (14), *Cetonia aurata* L. (2, 6), *Potosia affinis* Andersch. (6), *P. metallica* Hbst. (2, 5). **Byrrhidae:** *Byrrhus pilula* L. (7). **Cantharidae:** *Lampyris noctiluca* L. (10). **Cleridae:** *Trichodes apiarius* L. (18, см. текст). **Elateridae:** *Corymbites purpureus* Poda (19), *Selatosomus aeneus* L., *Prosternon tessellatum* L. (14, 19), *Ampedus sanguineus* L. (6, 19), *Athous haemorrhoidalis* F. (6, 14, 19). **Buprestidae:** *Capnodis tenebrionis* L. (6, 10). *Ancylochira novemaculata* L., *Agrius cyaneus* Rossi (6). **Coccinellidae:** *Coccinella septempunctata* L. (4, 6, 8). **Oedemeridae:** *Oedemera flavescens* L. (14). **Pyrochroidae:** *Pyrochroa pectinicornis* L. (14). **Mordellidae:** *Mordella aculeata* L. (6, 14). **Lagriidae:** *Lagria hirta* L. (14). **Alleculidae:** *Podonta daghestanica* Rtt. (14). **Tenebrionidae:** *Gnaptor spinimanus* Pall. (14, 15), *Blaps halophila* F.-W. (14), *Opatrum sabulosum* L. (2, 13, 14), *Tenebrio obscurus* F. (6, 14). **Meloidae:** *Meloë brevicollis* Pz. (6, 14), *Mylabris quadripunctata* L. (18, см. текст). **Cerambycidae:** *Prionus coriarius* L. (6, 14), *Rhagium inquisitor* L. (14, 17), *Leptura rubra* L. (14, 15), *Strangalia quadriřasciata* L., *S. melanura* L., *Spondylis buprestoides* L. (14), *Crioccephalus rusticus* L. (6, 14), *Cerambyx cerdo* L. (9), *Plagionotus floralis* Pall. (6, 7), *Dorcadion fulvum* Scop., (1, 5, 9), *Lamia textor* L. (5, 9, 14), *Monochamus galloprovincialis pistor* Germ. (1, 6, 9), *Saperda populnea* F., *Agapanthia villosoviridescens* De Geer (9, 14). **Chrysomelidae:** *Donacia crassipes* F., *D. malinovskii* Ahr. (6, 17), *Lilioceris lili* Scop. (14), *Crioceris quinquepunctata* Scop. (14), *Clytra quadripunctata* L. (4, 7, 8, 14), *Cryptocephalus sericeus* L. (4, 6, 8, 10, 18), *Leptinotarsa decemlineata* Say (4, 8, 10), *Chrysolina limbata* L. (10, 14), *Ch. polita* L. (14), *Ch. graminis* L. (10, 18), *Melasoma populi* L. (4, 6, 8), *M. tremulae* F. (4, 7, 8, 15), *Entomoscelis adonidis* Pall. (4, 8, 10), *Gonioctena rufipes* De Geer (4, 7, 14), *Galeruca tanacetii* L., *G. pomonae* Scop. (14), *Altica oleracea* L. (6, 8, 14), *Cassida nebulosa* L. (4, 6—8). **Attelabidae:** *Byctiscus betulae* L. (1, 14), *Attelabus nitens* Scop. (1, 6, 10, 11), *Apoderus coryli* L. (1). **Curculionidae:** *Otiorrhynchus ligustici* L., *Phyllobius urticae* De Geer, *Polydrosus mollis* Ström., *Chromoderus fasciatus* Müll., *Cleonus piger* Scop., *Lixus myagri* Ol. (14), *Larinus obtusus* Gyll. (5, 8, 18), *Hylobius abietis* L. (14, 17), *Alophus triguttatus* Schrank. (14), *Curculio glandinum* Marsch. (14, 17), *Furcipes rectirostris* L. (7, 8), *Chlorophanus viridis* L. (14), *Ch. voluptificus* Gyll. (14, 17). **Ipidae:** *Ips typographus* L. (6).

Автор благодарит специалистов-колеоптерологов Института зоологии АН УССР (В. М. Бровдий, В. Г. Долин, В. С. Односум, А. А. Петренко, А. А. Петрусенко) за помощь в проверке определений.

## SUMMARY

The general co-ordination plan of searching, rising, and clinging movements is modified in certain coleopteran taxa in accordance to peculiarities of the body build. One recognizes the symmetrical reverse over the head or around the pygidium, the rise on the antennae or on the elytrae, the stable tumbles and jumps. The stability conditions could be analyzed in the flat geometrical models. The turning modes are inherent for a certain taxon in extent corresponding to the uniformity of body proportions within this taxon. There is no strict correlation between the taxonomic status of an insect and the arsenal of righting modes it is armed with.

Францевич Л. И. Кинематика переворота у жесткокрылых. I. Координация движений.— Вестн. зоологии, 1982, № 1, с 10—14.

Evans M. E. G. The jump of the click beetle (Coleoptera, Elateridae) — energetics and mechanics.— J. Zool. London, 1973, 169, N 2, p. 181—194.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена  
АН УССР

Поступила в редакцию  
17.XII 1980 г.