

УДК 577.25:595.764

**РОЛЬ ОПТОМОТОРНОЙ РЕАКЦИИ ЖУКОВ-НАВОЗНИКОВ —  
GEOTRUPES (COLEOPTERA, SCARABAEIDAE) —  
В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ**

Л. И. Францевич, П. А. Мокрушов, Л. А. Юшина, А. В. Супрунович  
(Институт зоологии АН УССР)

Оптомоторная реакция (ОМР) членистоногих служит для компенсации отклонений от прямолинейного курса движения, воспринимаемых визуально. Интересно сопоставить известные закономерности ОМР с реально действующими на животное стимулами и оценить эффективность регулирования в естественной обстановке.

Особенности ОМР у жуков-навозников, основная литература и методика приведены нами в предыдущей статье (Францевич и др. 1970). Как известно, для измерения ОМР животное закрепляют в держателе и тем или иным способом учитывают его тенденцию к повороту при предъявлении движущихся стимулов. Нам необходимо определить, какая угловая скорость поворота животного при нормальном передвижении (ходьба, полет) соответствует измеренной величине ОМР.

Рассмотрим простую модель движения шарика (рис. 1). Жук катит шар радиусом  $\rho$  в двух точках  $A_1$  и  $A_2$ , расположенных на расстоянии  $d$  друг от друга. Линейные скорости движения, приложенные в точках  $A_1$  и  $A_2$  перпендикулярно плоскости чертежа, соответственно равны  $v_1$  и  $v_2$ . Если  $v_1 \neq v_2$ , то ось вращения шарика отклоняется от горизонтальной плоскости на угол  $\alpha$ , и точки  $A_1$  и  $A_2$  окажутся на расстоянии  $r_1$  и  $r_2$  от оси. За один оборот точки  $A_1$  и  $A_2$  опишут на поверхности шара окружности. Между их радиусами и скоростями устанавливается следующее соотношение:

$$r_1 : r_2 = v_1 : v_2. \quad (1)$$

Обозначим дугу, отделяющую  $A_i$  от полюса вращения, через  $\varphi_i$ . Тогда  $r_i = \rho \sin \varphi_i$ . Здесь  $\varphi_1 = (90^\circ - \delta) - \alpha$ ;  $\varphi_2 = (90^\circ + \delta) - \alpha$ , где  $\delta$  — половина дуги между  $A_1$  и  $A_2$ .

Из (1) после подстановки и преобразований получаем

$$v_1 : v_2 = \sin \varphi_1 : \sin \varphi_2 = \cos (\alpha + \delta) : \cos (\alpha - \delta). \quad (2)$$

По экспериментальным данным нетрудно вычислить значение  $\alpha$ :

$$\alpha = \arctg \frac{R}{\rho}. \quad (3)$$

Определим команду поворота как изменение скорости с каждой стороны тела, отнесенное к средней скорости движения  $v_{cp}$ :

$$C = (v_2 - v_1) : (v_2 + v_1); \quad v_{cp} = \frac{1}{2} (v_2 + v_1). \quad (4)$$

Полагая, что  $v_1 : v_2 = m$ , из (4) получаем

$$C = \frac{1-m}{1+m}. \quad (5)$$

Подставляя в (5) значение  $m$  из (2), находим

$$C = \frac{\cos(\alpha - \delta) - \cos(\alpha + \delta)}{\cos(\alpha - \delta) + \cos(\alpha + \delta)} = \operatorname{tg} \alpha \cdot \operatorname{tg} \delta, \quad (6)$$

или

$$C = \frac{\operatorname{tg} \delta}{\rho} \cdot R.$$

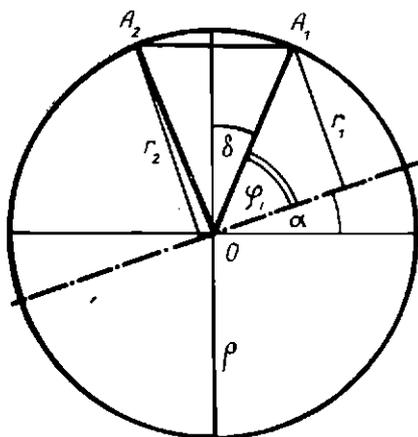


Рис. 1. Модель движения шарика (объяснение в тексте).

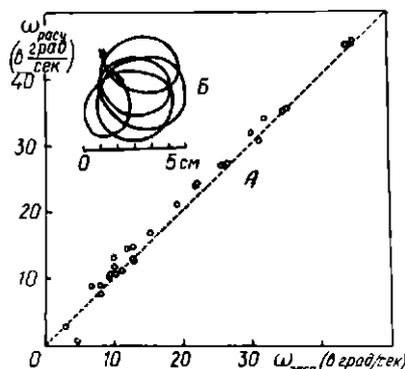


Рис. 2. Траектория движения и скорость поворота жука с одной перерезанной зрительной долей: А — соответствие вычисленной ( $\omega$  расч.) и экспериментально определенной ( $\omega$  эксл.) скоростей поворота. Б — траектория движения жука.

При движении жука на плоскости с теми же линейными скоростями сторон тела им будет описан круг радиуса

$$r = \frac{d}{2} \cdot \frac{v_2 + v_1}{v_2 - v_1} = \frac{d}{2C}. \quad (7)$$

Угловая скорость поворота

$$\omega = \frac{2v_{\text{ср}}}{d} \cdot C. \quad (8)$$

Подставляя в (8) значение  $C$  из (6), находим

$$\omega = \frac{2v_{\text{ср}} \operatorname{tg} \delta}{\rho d} \cdot R. \quad (9)$$

Так как  $d = 2\rho \sin \delta$ , то

$$\operatorname{tg} \delta = \frac{\sin \delta}{\sqrt{1 - \sin^2 \delta}} = \frac{d}{\sqrt{4\rho^2 - d^2}}. \quad (10)$$

После подстановки (10) в (9) получим

$$\omega = \frac{2v_{\text{ср}}}{\sqrt{4\rho^2 - d^2}} \cdot \frac{R}{\rho} \text{ рад/сек}. \quad (11)$$

Полученное соотношение можно проверить экспериментально, если вызвать у жука стабильную тенденцию к повороту, проявляющуюся без оптических воздействий. Для этого достаточно перерезать одну из зрительных долей. Оперированное насекомое совершает маневренные движения в ту сторону, с которой произведена перерезка, а в закрепленном положении закручивает шарик в противоположную сторону. Регистрируя траекторию и длительность маневренного движения, определяем линейную

скорость  $v_{cp}$  и скорость поворота  $\omega$ . Фактическая скорость поворота сравнивается с расчетной (по данным учета движения шарика и по линейной скорости). Оба значения  $\omega$  почти точно совпадают (рис. 2). Найденное соотношение позволяет оценить скорость поворота при предъявлении вращающихся растров. Для приближенных расчетов приняты  $v_{cp} = 1,5$  м/сек (обычная скорость жуков в природе),  $\rho = 12,5$  мм,  $d = 12,5$  мм. Численно  $\omega \cong 1,6$  град/сек, при  $\rho = 50$ .

ОМР при предъявлении вращающихся черно-белых растров оказывается очень сильной, и для растров с периодом  $15 \div 120^\circ$  угловая скорость поворота  $\omega_r$  оказывается выше угловой скорости движения стимула  $\omega_s$ , вплоть до скоростей 80—100 град/сек.

При свободном движении насекомого видимая скорость движения стимула  $\omega_s - \omega_r$  частично компенсируется за счет собственного поворота. При достижении равновесия

$$\omega_r = \frac{S}{1+S} \omega_s, \text{ если } S = \frac{\omega_r}{\omega_s}.$$

При нарастании  $S$  компенсация возмущения приближается к полной. Значение  $S$  у жуков оказывается тем больше, чем меньше скорость вращения стимула. Это свойство следует из модели Рейхарда: реакция (тенденция поворота)

$$R = \frac{k\omega \sin(k\Delta\varphi)}{\tau_F^3 \left( \frac{1}{\tau_F^2} + k^2\omega^2 \right) \left( \frac{1}{\tau_H^2} + k^2\omega^2 \right)},$$

где  $k = 2\pi/\lambda$ ,  $\Delta\varphi$  — угол разворота смежных омматидиев,  $\tau_i$  — постоянная времени  $i$ -го фильтра модели (Reichardt, Varjú, 1959). Коэффициент  $S$  пропорционален отношению  $R : \omega$ . Дифференцируя, получаем отрицательное значение производной:

$$\frac{d}{d\omega} \left( \frac{R}{\omega} \right) = \frac{-2k^3 f^3 \omega (f^2 + h^2 + 2k^2\omega^2) \sin(k\Delta\varphi)}{(f^2 + k^2\omega^2)^2 (h^2 + k^2\omega^2)^2},$$

где

$$f = \frac{1}{\tau_F}, \quad h = \frac{1}{\tau_H}.$$

Пространственные спектры яркости естественного ландшафта получали, фотометрируя фотографию круговой панорамы ландшафта, вращавшуюся на цилиндрическом роторе со скоростью 2880 об/мин. Диаметр сканирующего светового пятна равен  $1^\circ$ . Выходной сигнал фотометра анализировали на акустическом спектрометре СЗЧ. Третьоктавные фильтры прибора охватывают полосу частот 50—20000 гц, что в нашем опыте соответствует угловым периодам  $360-1^\circ$ . Полученные данные, по крайней мере качественно, свидетельствуют о существовании в пространственном спектре пейзажа широкой полосы низких частот, вызывающих сильную ОМР у насекомого (рис. 3).

В оптомоторном барабане можно воспроизвести естественное окружение насекомого: подстилку и траву лиственного или хвойного леса. Модели пейзажей вращали с различными скоростями и измеряли ОМР (рис. 4). Кривая реакции почти точно совпадает с кривой ОМР на вращение черно-белого раstra с периодом  $30^\circ$ . Команда поворота в два—четыре раза превосходит скорость движения оптического окружения в диапазоне 1—30 град/сек. В этих условиях стационарный поворот компенсируется на 70—80%. ОМР наиболее эффективна при медленных стационарных поворотах, которые могут вызываться небольшой случайной асимметрией движителей с двух сторон тела. При произвольных

поворотах, происходящих с большой скоростью, ОМР относительно слаба и лишь в малой степени отражается на ходе поворота.

Система управления ОМР работает и при точно прямолинейном движении в оптически разнородном окружении. Средняя угловая скорость смещения предметов в 5 см от глаза при движении со скоростью

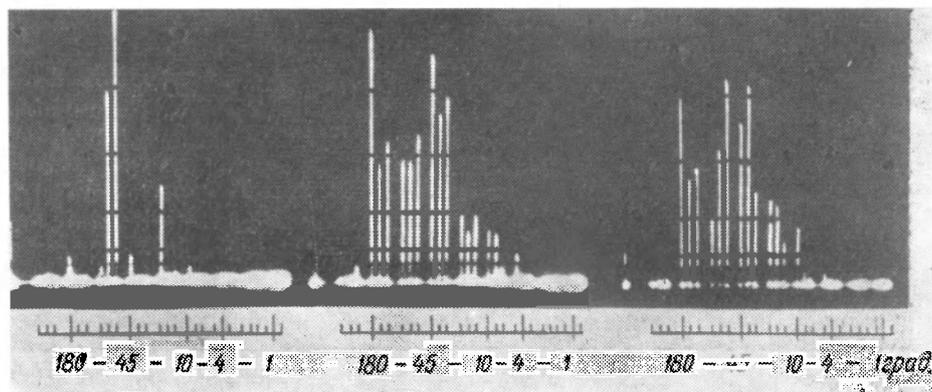


Рис. 3. Пространственные спектры:

*a* — раstra с периодом 60°; *b* — круговой панорамы соснового леса; *в* — круговой панорамы лесной подстилки.

1,5 см/сек составляет 11 град/сек. Можно ожидать, что асимметрия оптического окружения по обе стороны от медиальной плоскости вызовет асимметрию движения. Это свойство проверялось в специальном эксперименте. Жука помещали между двумя дисками, вращавшимися в вертикальной плоскости на общей оси, на расстоянии 25 см от оси. Диаметр дисков 60 см, расстояние между ними 20 см. На дисках устанавливали белые кольца шириной 10 см и с внешним диаметром 60 см либо такие же кольца, разделенные на 40 черно-белых секторов. Если жук находился посередине между дисками, то при скорости вращения 0,23 об/сек перед латеральной частью глаза секторы двигались с периодом 23° и с угловой скоростью 210 град/сек. При расстояниях 5 и 15 см до дисков эти величины были равны соответственно 44° и 420 град/сек или 15° и 140 град/сек. Растрсы перед жуком могли вращаться в каудальном (прямом) или ростральном (обратном) направлении. Результаты опытов приведены на рис. 5.

Симметричное вращение растрсы в прямую или в обратную сторону

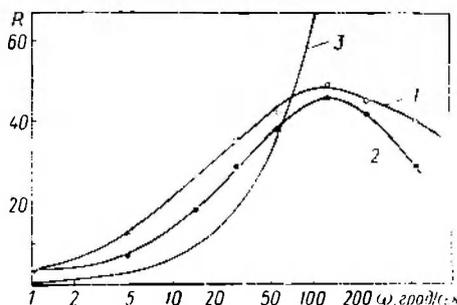


Рис. 4. Оптомоторная реакция (*R*) при предъявлении подстилки лиственного (1) и хвойного (2) леса, 3 — кривая полукомпенсации ( $\omega_r = \omega_s$ )

не отражалось на движении насекомого. Асимметрия в стимуляции двух глаз вызывает асимметрию движения. Более сильная реакция вызывается большими и движущимися с большей угловой скоростью элементами оптического окружения. Направление поворота определяется направлением движения перед тем глазом, который стимулируется сильнее.

При различиях в размерах, контрастности, расстояниях до предметов на местности перед правым и левым глазом (например, при полете вдоль опушки леса) ОМР должна вызывать отклонение насекомого от избранного курса в сторону близких, крупных и контрастных предметов.



## Л И Т Е Р А Т У Р А

- Францевич Л. И., Мокрушов П. А., Юшина Л. А., Супрунович А. В. 1970. Особенности оптомоторной реакции жуков-навозников — *Geotrupes* (Coleoptera, Scarabaeidae). Вестник зоологии № 6.
- Reichardt W., Varjú D. 1959. Übertragungseigenschaften im Auswertensystem für das Bewegungsehen. Z. Naturforsch. Bd. 14b.

Поступила 21.I 1969 г.

**ROLE OF THE OPTOMOTOR REACTION OF BEETLES *GEOTRUPES* (COLEOPTERA, SCARABAEIDAE) UNDER NATURAL CONDITIONS**

L. I. Frantsevich, P. A. Mokrushov, L. A. Yushina, A. V. Suprunovich

(Institute of Zoology, Academy of Sciences, Ukrainian SSR)

## S u m m a r y

The method is suggested to calculate the virtual angular speed of turning from the measurements of turning tendency in tethered insects. For the regular patterns with periods of 15—120° the speed of turning exceeds that of the stimulus up to 80—100°/sec. The real landscape contains a wide band of low spatial frequencies exciting a strong optomotor reaction (OMR). In the models of real landscapes the speed of turning is 2—4 times higher, than that of the stimulus, for stimulus speed 1—30°/sec. Under these conditions the continuous turning could be compensated to 70—80%. The OMR is most effective during small continuous rotation caused by slight asymmetry of legs or wings. At swift yaws the OMR fails to hinder the turning. During straight-line movement the OMR may be caused by the asymmetrical stimulation of eyes.