

УДК 591.171:595.76

Л. И. Францевич, И. Д. Шумакова

КИНЕМАТИКА ПЕРЕВОРОТА У ЖЕСТКОКРЫЛЫХ III. МЕХАНИКА ДИАГОНАЛЬНОГО КУВЫРКА

В предыдущей статье (Францевич, 1982) мы отмечали, что диагональный кувырок является самым быстрым и эффективным способом переворота у жуков. Напомним, что кувырком называется устойчивый в начальной фазе подъем с перекатом тела; срыв после прохождения метастабильного положения происходит с падением на вентральную сторону. Подъем совершается с опорой на две ноги и точку на дорсальной стороне тела. В диагональном кувырке опорную роль выполняет одна из задних ног и передняя нога противоположной стороны. Благодаря устойчивости кувырок удается на совершенно гладкой поверхности. Исследование кинематики этого движения представляет интерес для бионики, так как может дать прообраз действий шагающей машины в аварийной ситуации.

Диагональный кувырок был отмечен у жукелицы *Brosicus cephalotes* L., усачей *Rhagium inquisitor* L., *Saperda populnea* F., листоедов *Donacia crassipes* F., *D. malinovskyi* Ahg., долгоносиков *Hylobius abietis* L., *Curculio glandinum* Magsch., *Chlorophanus voluptificus* Gyll. Нам не удалось проследить на этих жуках деталей координации из-за небольших размеров насекомых и скорости движений. В настоящей работе описаны наблюдения за более подходящим объектом — медляком *Blaps halophila* F.-W. Мы покажем, что в этом движении работают разноименные суставы опорных передней и задней ног и оси этих суставов почти параллельны в пространстве.

Методика. Жуков собирали с помощью почвенных ловушек. Тщательные визуальные наблюдения дополнялись моментальной фотографией и стереокиносъемкой (в киносъемке принимал участие П. А. Мокрушов). Для морфологических измерений жуков фиксировали в жидкости Буэна и вскрывали, удаляя голову, пронотум, верхнюю сторону элитры, все внутренние органы, передние и средние ноги с тем, чтобы открыть сочленовные ямки и мышелки, на которых вращаются суставы. Задние бедра приклеивали к эпиплеврам надкрылий посередине, чтобы закрепить задние тазики в крайнем заднем положении. Для удобства наблюдения мышелков окружающие их кутикулярные структуры частично срезали.

Пространственные измерения выполнены в трехкоординатной системе под бинокулярным микроскопом МБС-1. В качестве двух горизонтальных линеек использованы шкалы препаратодовителя, вертикальная шкала с таким же нониусом установлена на оптической головке и кронштейне микроскопа. Координаты определенной точки препарата, закрепленного на препаратодовителе, отсчитывали по шкалам, когда резкое изображение этой точки совмещалось с перекрестием окуляра.

Так как на теле медляка нет удобных морфологических точек, с помощью которых можно было бы определить поперечную ось тела, то направление этой оси задавалось стальной иглой, которую приклеивали к жуку перпендикулярно к медиальной плоскости. Координаты концов иглы измеряли вместе с координатами точек тела во всех позициях препарата.

Результаты

1. Координация движений. Перед началом кувырка опорные ноги занимают положения, характерные для поисковых движений при перевороте: в задней ноге тазик полностью повернут назад (ретракция), бедро полностью поднято, а голень полностью разогнута; в передней ноге тазик полностью повернут вперед (протракция), бедро также полностью поднято, а голень полностью разогнута. Жук опирается о землю спиной на уровне задних тазиков (в эту точку проецируется центр тяжести); линия, соединяющая опорные концы голеней, проходит впереди этой точки (рис. 1).

В отличие от возвратных движений ног в вентральном направлении во время поиска, во время кувырка мышцы, антагонизирующие указанному исходному положению суставов, включаются в единственном суставе каждой ноги: в передней ноге тазик поворачивается назад, в задней ноге бедро, скользя вдоль эпиплевры, опускается. Остальные суставы сохраняют положение, близкое к исходному.

Во время кувырка передний конец тела приподнимается за счет вращения опорной передней ноги, конец голени которой не находится на оси вращения таза и при вращении последнего вынужден описывать окружность. Жук перекачивается на бок, вращаясь вокруг задней опорной ноги; опорная точка на спинной стороне смещается к задней трети эпиплевры. При подъеме жука центр тяжести постоянно остается над опорной площадкой, образованной дистальными концами опорных ног и опорной точкой на спине. Качение происходит без проскальзывания. Пройдя метастабильное положение, жук падает уже на брюшную сторону и становится на ноги (рис. 2).

2. Оси вращения суставов. Субкоксальные сочленения одноосны, каждый тазик вращается вокруг двух неподвижных точек грудного сегмента (рис. 3). С медиальной стороны тазики имеют шипы, вращающиеся в ямках стернитов. Шипы средних и задних тазики видны снаружи, мощные ши-

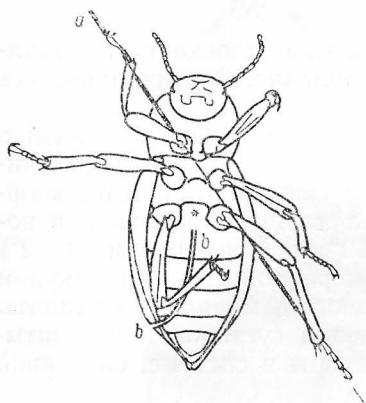
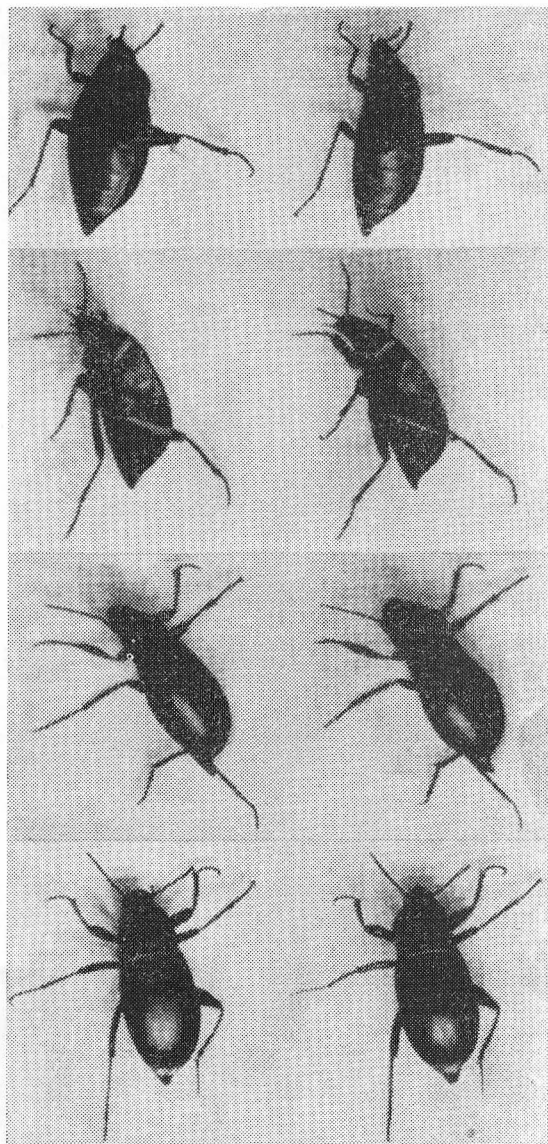


Рис. 1. Поза медляка перед диагональным кувырком, вид сверху:

aa — линия, проходящая через точки опоры ног; *bb* — линия качения. Положение центра тяжести отмечено звездочкой.

Рис. 2. Стереokinoкадры диагонального кувырка с опорой на левую заднюю и правую переднюю ногу.

Отставьте рисунок на 20—25 см от глаз. Не напрягая глаз, смотрите «сквозь» рисунок. Пусть изображения раздвоятся. Постарайтесь свести вместе средние изображения, добиваясь совпадения заметных точек. При необходимости немного поверните рисунок.

пы передних тазики скрыты в выступе переднегруди. С латеральной стороны тазики имеют ямки, вращающиеся вокруг мышцелков на боковых стенках тела. Мыщелки видны только изнутри, на вскрытых препаратах. Переднегрудной мышцелок образован слитной трохантиноплеврой (Ваег, 1979), трохантины средних ног вращаются вместе с тазиками, в задних тазиках трохантины отсутствуют. Задний вертлуг вращается

вокруг маленького мышелка на медиальной стенке тазика (медиальная точка, видна только изнутри) и выступа на вентральной стенке (латеральная точка, видна снаружи).

3. Направления осей вращения суставов. В связанной системе координат тела продольная ось p проведена через середину нижнепереднего края переднегруди и хвостовые отростки надкрылий. Посредине между указанными точками установлено начало системы координат. Попереч-

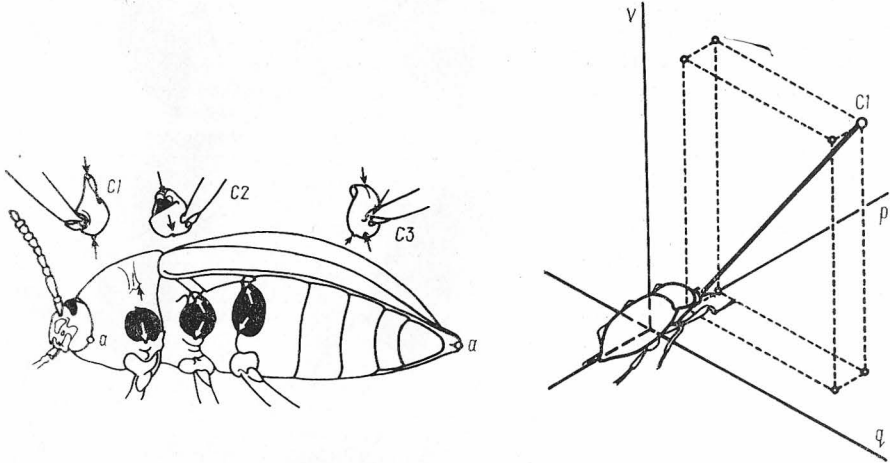


Рис. 3. Оси вращения тазиков (отмечены стрелками).

Левые тазики C1, C2, C3 показаны вынутыми из тела. Внутренние структуры изображены пунктиром. В заднем тазике указаны точки крепления оси вертлуга. aa — Морфологические маркеры продольной оси тела.

Рис. 4. Связанная система координат тела медляка:
C1 — направление оси вращения правого переднего тазика.

ная ось q проведена перпендикулярно медиальной плоскости и параллельно игле, изображающей поперечное направление. Вертикальная ось v перпендикулярна осям p и q (рис. 4).

Жук мог быть установлен под микроскопом в любом положении. Измеряя координаты концов иглы и точек на продольной оси, рассчитывали положение начала и направление осей связанной системы координат тела. Для контроля рассчитывали угол между продольной и поперечной осями (он должен отличаться от 90° не более чем на $1-2^\circ$) и длину иглы (она должна отличаться от измеренной штангенциркулем не более чем на $0,1$ мм). В этом же положении измеряли координаты доступных наблюдению точек на осях вращения суставов и рассчитывали их проекции на оси q , p , v , т. е. координаты в системе, связанной с телом.

Таким способом можно сопоставить положения точек, которые нельзя наблюдать одновременно, например, снаружи и изнутри жука.

Направления осей вращения суставов ног относительно осей тела у медляка
Blaps halophila (20 измерений)

Членик правой ноги	Направляющие косинусы оси вращения членика относительно осей			Длина среднего вектора	Углы с осью вращения левого переднего тазика, °	Длина среднего вектора
	q	p	v			
Передний тазик	0,5452	0,1298	0,8282	0,9915	—	—
Средний тазик	0,5207	0,0945	0,8485	0,9797	$64,8 \pm 1,1$	0,9961
Задний тазик	0,6428	-0,1532	0,7506	0,9939	$75,6 \pm 1,2$	0,9959
Задний вертлуг	0,9149	-0,1951	-0,3533	0,9751	$142,9 \pm 1,6$	0,9918

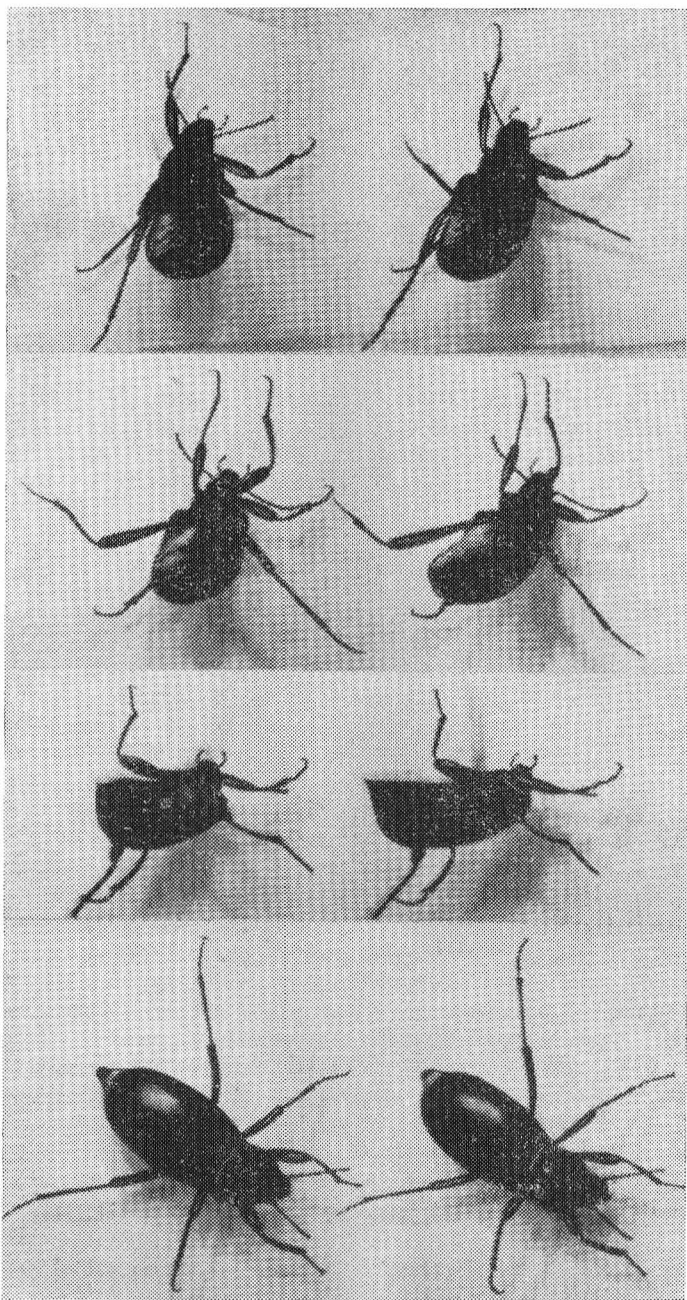


Рис. 5. Стереоскинокадры полудиagonalного кувырка с опорой на правую среднюю и левую переднюю ноги.

Расчеты проведены по обычным формулам аналитической геометрии для прямых и плоскостей в пространстве.

Измерения проведены на 10 особях *B. halophila* длиной от 16,4 до 20 мм (между горловой вырезкой и хвостовыми отростками). Сложение углов для усреднения проведено по правилам сложения единичных векторов.

Направления осей суставов от медиальной точки к латеральной отнесены в таблице к правой стороне тела. Там же показаны углы, которые образует ось переднего тазика с осями среднего тазика, заднего тазика и вертлуга с противоположной стороны.

Связанные координаты медиальных концов осей работающих суставов составляют в мм:

	q	p	v
в правом переднем тазике	$0,235 \pm 0,053$	$7,396 \pm 0,151$	$0,958 \pm 0,115$
в левом заднем вертлуге	$-0,584 \pm 0,039$	$2,020 \pm 0,063$	$-0,001 \pm 0,095$

Среднее расстояние между медиальными точками этих осей 5,52 мм, а наименьшее расстояние между осями в пространстве — 5,08 мм.

Возможность кувырка при указанном расположении осей вращения работающих суставов была подтверждена на упрощенной механической модели. При использовании передней ноги в качестве основной оси вращения тело должно перекидываться не через заднюю треть эпиплевры, а через противоположный передний угол переднеспинки. И действительно, медляк способен к полудиагональному кувырку вперед с опорой на переднюю и противоположную среднюю ноги (рис. 5). Механика работы опорных ног во время этого движения подобна описанной выше.

Обсуждение

Диагональный кувырок, сопровождающийся перекатом через боковую поверхность тела с минимальным подъемом центра тяжести над землей, наиболее выгоден жукам с удлинненным телом, у которых для симметричного кувырка или переворота через голову или пигидий требуется поднять центр тяжести слишком высоко. Качение без проскальзывания возможно, вероятно, потому, что оси работающих суставов образуют в пространстве угол, близкий к развернутому. Это было бы невозможно, если бы в движении участвовали одноименные суставы — оси тазиков образуют друг с другом острые углы. Чтобы ось вращения заднего вертлуга была выведена в пространстве под наибольшим возможным углом к оси противоположного переднего тазика, необходимо, чтобы тазик задней ноги принял и удерживал определенное — крайнее заднее положение.

Видимо, идеальным условием для качения было бы пространственное совпадение осей суставов (колинеарность). Однако у медляка оси работающих суставов не пересекаются и разделены расстоянием около 5 мм, так как не направлены друг к другу. Оси всех тазиков у медляка скошены: так, оси задних тазиков обращены от медиальных шипиков латерально назад и вверх под углами 50; 81; 41° соответственно к поперечной, продольной и вертикальной осям тела. Очевидно, определенная скошенность суставов важна для выполнения различных типов движений помимо кувырка.

В одновременное движение диагонального кувырка вовлекаются ноги, находящиеся во время ходьбы и поиска в противофазных отношениях (в двух чередующихся треножниках). Следовательно, диагональный кувырок представляет собой особую двигательную программу.

SUMMARY

The roll in beetles means an initially stable uprise with a roll over the body. In a diagonal roll one of the forelegs and the opposite hind one serve as a support. Visual observation, stereofilming, and three-dimensional measurements show that the work of nonhomologous joints in supporting legs ensures the roll in *Blaps halophila*, viz. the subcoxal joint in the foreleg and the trochantero-coxal joint in the hind leg. The axes of these joints are almost parallel in the space. During the diagonal roll the minimal lifting of the centre of gravity above the substrate is achieved.

- Францевич Л. И. Кинематика переворота у жесткокрылых. 2. Приемы переворота.— Вестн. зоологии, 1982, № 3, с. 7—11.
 Baehr M. Vergleichende Untersuchungen am Skelett und an der Coxalmuskulatur des Prothorax der Coleoptera.— Zoologica, 1979, 44, H. 130, 76 S.