

УДК 595.773.1:591.185.1

В. В. Золотов

## КИНЕМАТИКА ЗАДНЕГО ХОДА У КРАВЧИКОВ *LETHRUS APTERUS* (COLEOPTERA, SCARABAEIDAE)

**Кінематика заднього ходу головачів *Lethrus apterus* (Coleoptera, Scarabaeidae).** Золотов В. В. — В польових та лабораторних умовах кінематографічно вивчали кінематику та організацію прямого й заднього ходу у жуків-головачів. При русі заднім ходом головачі використовують звичайну для комах ходу в два триніжника, що чергуються. Припускається, що в основі організації ходи заднім ходом лежить поширення спереду назад метакронних хвиль збудження. Фазові співвідношення між парами м'язових груп промоторів-ремоторів, флексорів-екстензорів та елеваторів-депресорів переключаються з синфазних на протифазні. Під час руху з навантаженням, який зміщує центр ваги комах уперед, зростає швидкість руху та розміри робочих зон всіх трьох пар ніг. Відносний розвиток м'язів підпорядковано критичним по силі режимам копання та транспорту ґрунту, а не завданням крейсерського ходіння.

**К л ю ч о в і с л о в а:** жуки-головачі, задній хід, кінематика.

**Kinematics of Backward Movement in *Lethrus apterus* (Coleoptera, Scarabaeidae).** Zolotov V. V. — Kinematics and organization of gait under right and backward movement in *Lethrus apterus* have been studied under the field and laboratory conditions. When moving backward the beetles use the gait of two alternating tripods ordinary for insects. It is supposed that the backward movement gait organization is based on backward spreading of metachronic excitation waves. Phase correlations between the pairs of muscle groups promoters-remotors, flexors-extensors and elevators-depressors change from synphase to antiphase ones. When moving backwards with a load changing the gravity centre of an insect forwards, the motion velocity as well as dimensions of operating zones of all three pairs of limbs increase. Relative development of muscles is subject to the force of regimes of digging and ground transport rather than the tasks of the cruiser's movement.

**К е у в о р д с:** *Lethrus apterus*, backward movement, kinematics.

К настоящему времени у насекомых хорошо исследованы кинематика и организация прямолинейной ходьбы вперед (Wendler, 1965, Wilson, 1966, Cruse, 1976, Graham, 1985), плавание (Hughes, 1958, Gewecke, 1985), а также некоторых локомоторных маневров: поворотов (Zolotov et al., 1975, Jander, 1985, Wendler et al., 1985) и переворотов (Camhi, 1977, Frantsevich, Mokrushov, 1980). Значительно слабее изучена организация походки и координация движений ног при движении задним ходом, который давно известен у насекомых. Грэхэм и Эпштейн (Graham, Epstein, 1985) установили, что у закрепленных палочников четкая координация движений ног на заднем ходу наблюдается очень редко. Большей частью координация частично или полностью нарушается. Напротив, у пауков-прыгунчиков хорошая координация движений ног при движении задним ходом сохраняется (Land, 1972).

Следует ожидать, что у насекомых, которые регулярно используют задний ход в своей жизнедеятельности, движения ног столь же хорошо скоординированы, как и при движении вперед. Среди жесткокрылых этот тип походки регулярно используют жуки-кравчики, которые срезают листочки растения, затаскивают его в норку задним ходом, преодолевая расстояние до 2 м (Frantsevich et al., 1977). В это время они слабо реагируют на посторонние предметы и являются удобными объектами для проведения поведенческих экспериментов. Мы исследовали в полевых и лабораторных условиях кинематику и координацию движений прямого и заднего хода у кравчиков. Очевидно, на заднем ходу большая локомоторная нагрузка приходится на те мышцы, которые у большинства насекомых обычно участвуют лишь в переносе ног. Можно предположить, что это обстоятельство должно отражаться на относительном развитии мышц в парах антагонистов. С этой целью мы провели измерение масс локомоторных мышц жуков-кравчиков и близкородственных им жуков-навозников. Мы покажем, что в отличие от палочников, кравчики при движении задним ходом используют обычную походку в два чередующихся треножника, однако при этом имеется ряд особенностей.

**Методика.** Опыты проводили в полевых условиях в мас-июне в окр. г. Киева (с. Музычи) на жуках-кравчиках *Lethrus apterus* L. а х п. Жуку, возвращающемуся с кормом в нору задним ходом, подставляли плоскую платформу размером 26×16 см.

Когда он на нее заходил и шел прямолинейно, мы снимали его сверху кинокамерой "Красногорск" со скоростью 24 кадра в сек. Ходьбу вперед снимали сверху в лабораторных условиях.

В дальнейшем при поккадровом анализе полученных кинограмм мы выделяли кадры с максимальным выносом ног назад и вперед и определяли таким образом начало фаз переноса и опоры ног. По этим данным строили координационные схемы движения ног (подограммы), по которым описывали тип походки, длительность шагового цикла  $T$ , длительность пробега метакронной волны возбуждения  $tm$ , длительность фаз переноса и опоры в шаговом цикле, размеры рабочих зон ног и определяли длину шага.

Сравнительное измерение массы мышц проводили у жуков-кравчинок и жуков-навозников *Geotrupes stercorosus* Scrib. Эти два вида близки таксономически, и навозники редко ходят задним ходом. Фиксированных по Буэну насекомых вскрывали и вычленили локомоторные мышцы: ретракторы и протракторы тазиков и экстензоры и флексоры голени передних, средних и задних ног. После высушивания мышцы их взвешивали на торсионных весах WT-50. Учитывали соотношение мышц пар антагонистов ретракторов-протракторов тазиков и экстензоров-флексоров голени передних, средних и задних ног.

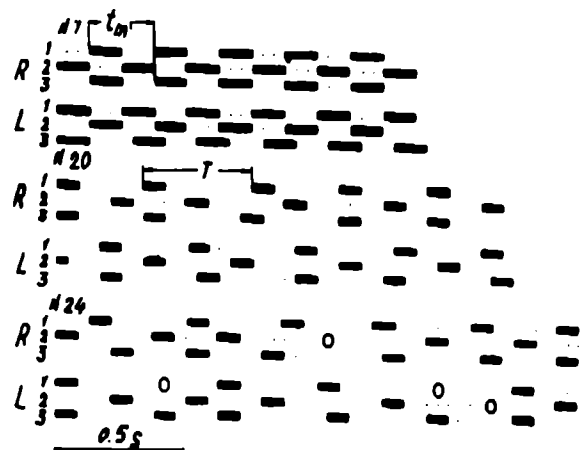
**Результаты.** В полевых условиях при температуре 20–25°C кравчики возвращаются с грузом в норку задним ходом по горизонтальной поверхности, делая от 2 до 6 шагов в секунду. В лабораторных условиях при той же температуре при ходьбе вперед жуки делают от 1 до 4 шагов в секунду.

При быстром движении задним ходом кравчики используют типичную для большинства насекомых координационную схему движения в два чередующихся треножника, при которой насекомое всегда опирается на три ноги: переднюю и заднюю с одной стороны тела и среднюю с противоположной (рис. 1, N7), остальные три ноги в это время переносятся. Продолжительность фазы переноса приблизительно равна продолжительности фазы опоры, длительность шагового цикла приблизительно равна длительности пробега метакронной волны возбуждения ( $T = tm$ ), походка симметричная. При такой походке фазовые связи между конечностями одного сегмента и одной стороны тела весьма жесткие, ноги одного сегмента ступают в противофазу. При уменьшении частоты шагов до 3–4 шагов в секунду увеличивается продолжительность фазы опоры в шаговом цикле ног при неизменной фазе переноса. Жук может опираться на все шесть ног на протяжении от 20 до 50% шагового цикла ног, повышая таким образом устойчивость тела (рис. 1, N20). При дальнейшем снижении частоты шагов до 2 шагов в секунду и при больших нагрузках передние ноги с одной или двух сторон

тела, а иногда и средние, отключаются из шагового цикла и пропускают 1–2 шага, находясь в фазе опоры (рис. 1, N24). При этом жук движется прямолинейно, а ноги, которые переносятся (средние и задние), сохраняют характерный ритм метакронального движения и

Рис 1. Подограммы заднего хода кравчинок. Закрашенные полоски — фазы переноса. Точки — отметки кадров. N7 — симметричная походка в два треножника. N20 — симметричная походка с увеличением продолжительности фазы опоры. N24 — несимметричная походка с пропуском (o) шаговых циклов передними и средними ногами.  $T$  — длительность шагового цикла,  $tm$  — длительность пробега метакронной волны возбуждения,  $R$  — правая сторона тела,  $L$  — левая сторона тела.

Fig. 1. Podograms of the backward movement of *Lethrus apterus*. Stained stripes — transfer phases. Points — still marks. N7 — symmetric gait of two tripods. N20 — symmetric gait with increasing the support phase time. N24 — asymmetrical gait with omission (o) of step cycles by the fore- and hind limbs.  $T$  — step cycle duration,  $tm$  — run time of metachronic excitation wave,  $R$  — right body side,  $L$  — left body side.



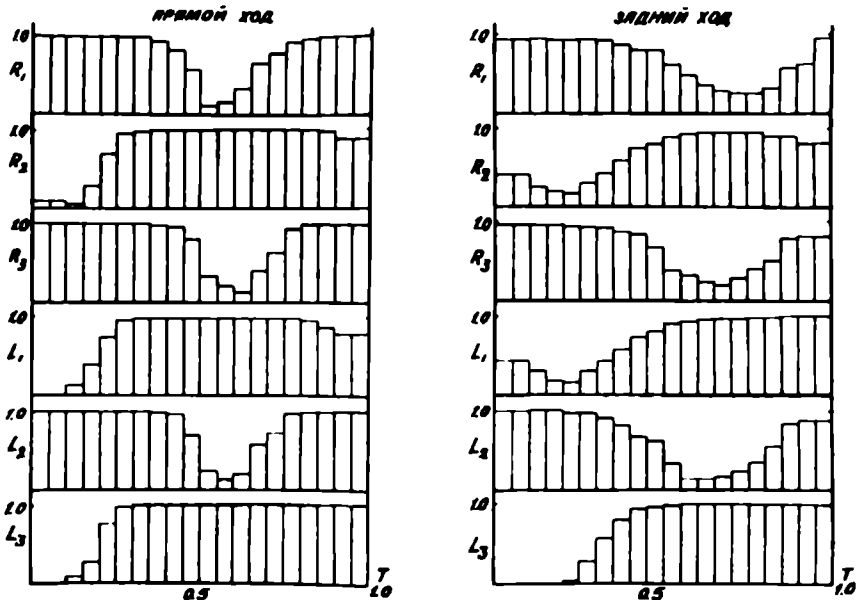


Рис. 2. Гистограммы фазовых отношений в шаговом цикле ( $T$ ) ног при движении кравчиков вперед и назад. Опорная — левая задняя нога.

Fig. 2. Histograms of phase relations in the step cycle ( $T$ ) of limbs under beetles forward and backward movement. Left hind limb is the support one.

свое место в метакрональном цикле. Фазовые отношения движений ног при ходьбе назад несколько размыты в сравнении с координацией при движении вперед (рис. 2).

На заднем ходу меняется и длина шага, собенно задних ног относительно тела. Для движения вперед длина шага ног составляет: для передней — 8,0 мм, для средней — 9,5 мм, для задней — 6,6 мм; для заднего хода длина шага соответственно равна: 8,5 мм, 10,0 и 9,8 мм. Это приводит к увеличению рабочих зон всех пар ног (рис. 3).

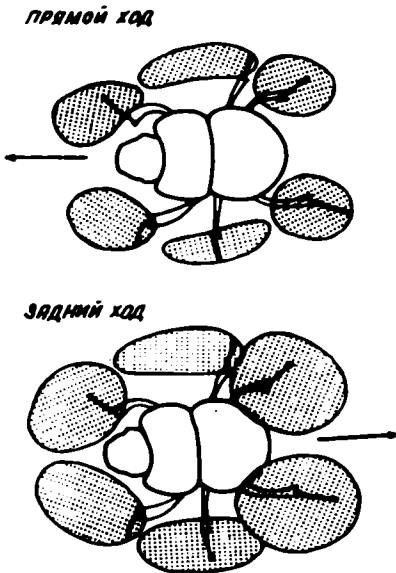


Рис. 3. Рабочие зоны ног кравчиков при движении вперед и назад.

Fig. 3. Working zones of beetles limbs when mowing forward and backward.

Частота шагов определяется в основном увеличением или сокращением фазы опоры в шаговом цикле, тогда как длительность фазы переноса (протракция для движения вперед и ретракция для заднего хода) остается постоянной. Для движения вперед фаза переноса равна  $123,2 \pm 0,85$  мс ( $n=480$ ), для заднего хода она равна  $99,9 \pm 0,48$  мс ( $n=1236$ ). При переключении локомоторной программы с ходьбы вперед на задний ход фаза опоры сокращается еще больше, чем фаза переноса, и поэтому для заднего хода продолжительность фазы переноса в цикле движения одной ноги составляет в среднем 30% шагового цикла, а для ходьбы вперед — только 20%.

В таблице 1 приведен сухой вес ретрак-

Т а б л и ц а 1. Сухой вес ретракторов и протракторов тазиков и экстензоров и флексоров голени передних, средних и задних ног жуков-кравчииков (n=13) и навозников (n=6)

T a b l e 1. Dry weight of retractors and protractors of coxas and extensors and flexors of tibia of fore, middle and hind limbs of *Lethrus apterus*

Название насекомого	Нога	Масса, мг ( $m \pm sm$ ), для мышц			
		Ретрактор	Протрактор	Экстензор	Флексор
<i>Lethrus apterus</i>	Передняя	4,20 $\pm$ 0,20	1,51 $\pm$ 0,10	0,52 $\pm$ 0,04	0,22 $\pm$ 0,02
	Средняя	0,56 $\pm$ 0,08	0,26 $\pm$ 0,03	0,39 $\pm$ 0,02	0,21 $\pm$ 0,02
	Задняя	0,25 $\pm$ 0,02	0,21 $\pm$ 0,02	0,44 $\pm$ 0,02	0,32 $\pm$ 0,03
<i>Geotrupes stercorosus</i>	Передняя	1,42 $\pm$ 0,13	0,55 $\pm$ 0,06	0,56 $\pm$ 0,04	0,35 $\pm$ 0,03
	Средняя	0,43 $\pm$ 0,04	0,27 $\pm$ 0,03	0,46 $\pm$ 0,03	0,31 $\pm$ 0,03
	Задняя	0,34 $\pm$ 0,03	0,48 $\pm$ 0,04	0,57 $\pm$ 0,02	0,39 $\pm$ 0,02

торов и протракторов тазиков и экстензоров и флексоров голени передних, средних и задних ног жуков-кравчииков и навозников.

**Обсуждение.** К движению задним ходом в критических ситуациях способны, наверно, все насекомые. Однако у некоторых форм ходьба назад — обычный способ движения в узких ходах (эмбии) или при транспортировке груза (дорожные осы-помпылы, пластинчатоусые, катающие шары из навоза или пропитанной кровью глины (Halfpeter et al., 1983), кравчиики). Кроме того, задний ход возникает на одной стороне тела при выполнении крутых поворотов (Mast, 1923, Самсонов с соавт., 1973, Zolotov et al., 1975).

При движении задним ходом фазовые соотношения между парами групп мышц-антагонистов (промоторы-ремоторы тазика, элеваторы-депрессоры вертлуга, флексоры-экстензоры голени) переключаются с синфазных на противофазные (табл. 2).

Возвращаясь с добычей в норку, кравчик идет задним ходом заметно быстрее, чем шел вперед.

В отличие от медлительных палочников, у кравчииков нет значительных изменений в фазовых соотношениях между отдельными ногами как одной стороны тела, так и ногами одного сегмента. Более того, даже при пропусках отдельными ногами шаговых циклов фазовые связи между конечностями одного сегмента и одной стороны тела оставались столь же жесткими, как и при движении вперед, и остальные ноги продолжали сохранять прежний метакрональный ритм и походку в два чередующихся треножника. Наши данные подтверждают положение о том, что в основе организации походок при движении вперед и задним ходом лежит распространение по каждой стороне тела метакронных волн возбуждения.

По полученным координационным схемам движения задним ходом в два чередующихся треножника мы не можем определить, из-за своеобразной симметричности во времени полученных подограмм, меняют ли метакронные волны направление распространения. Однако ранее у медоносных пчел мы неоднократно наблюдали отключение задних ног, но не передних, при

Т а б л и ц а 2. Мышцы, работающие синфазно в фазе опоры у идущих кравчииков

T a b l e 2. Muscles working with phase coincidence in the support phase in walking beetles of *Lethrus apterus*

Нога	Мышцы, работающие синфазно, во время ходьбы	
	Ходьба вперед	Задний ход
Передняя	Ретрактор	Протрактор
	Депрессор	Депрессор
	Флексор	Экстензор
Средняя	Ретрактор	Протрактор
	Депрессор	Депрессор
Задняя	Ретрактор	Протрактор
	Депрессор	Депрессор
	Экстензор	Флексор

**Т а б л и ц а 3.** Отношения масс мышц ретрактор-протрактор тазиков и экстензор-флексор голени у жуков-кравчиков и жуков-навозников

**Table 3.** Relation of masses in muscles retractor-protractor of coxas and extensor-flexor of tibia in beetles of *Lethrus apterus* and *Coprinus*

Отношения масс мышц-антагонистов	Нога	Название насекомого	
		<i>Lethrus apterus</i>	<i>Geotrupes stercorosus</i>
Ретрактор-протрактор	Передняя	3,11±0,25	2,80±0,20
	Средняя	2,10±0,08	1,54±0,17
	Задняя	1,30±0,15	0,70±0,04
Экстензор-флексор	Передняя	2,40±0,20	1,62±0,08
	Средняя	2,03±0,20	1,59±0,20
	Задняя	1,26±0,10	1,48±0,07

движении вперед, когда волны распространяются сзади наперед (Zolotov et al., 1975). Напротив, у кравчиков при движении задним ходом мы наблюдали отключение только передних ног (рис.1, регистрация N24). Следовательно можно предположить, что при переходе кравчиков к движению задним ходом метакронные волны возбуждения меняют свое направление и распространяются спереди назад.

Увеличение частоты шагов влечет за собой не только увеличение скорости движения, но также увеличение длины шага.

Кинематика заднего хода с нагрузкой, смешивающей центр тяжести вперед, имеет и ряд особенностей, кото-

рые направлены на повышение устойчивости. В случае медленного движения задним ходом фаза опоры становится больше фазы переноса, и насекомое до 50% продолжительности шагового цикла может опираться на все шесть ног при сохранении симметричной метакрональной походки.

При переходе к движению задним ходом происходит перераспределение функций ног. К задним ногам переходит функция ощущения и поиска опоры (которую при ходьбе вперед выполняют передние ноги), потому что кравчик не видит предметов, к которым направляется задним ходом, из-за ограниченности поля зрения (Frantsevich et al., 1977), а других тактильных рецепторов, кроме ног, у него сзади нет. Может быть, из-за этого точки постановки ног становятся менее определенными, и рабочие зоны ног на заднем ходу — шире.

Мы не наблюдали существенных различий в относительном развитии локомоторных мышц пар антагонистов ретракторов-протракторов тазиков и экстензоров-флексоров голени у жуков-кравчиков и жуков-навозников (таблица 3).

Очевидно, относительное развитие мышц подчинено не задачам крейсерского хождения вперед или назад, а критическим по силе режимам рытья и транспортировки грунта. Эти условия у обоих видов одинаковы.

Самсонов В. А., Соловьев Б. С., Павловский В. Е., Соловьев П. С. и др. Экспериментальное исследование перемещений насекомых по поверхности // Тр. IV Всесоюз. конф. по бионике. — Бионика. — 1973. — 4. — С. 195—197.

Camhi J. M. Behavioral switching in cockroaches transformations of tactile reflexes during righting behavior // J. Comp. Physiol. — 1977. — 113. — P. 283—301.

Cruse H. The function of the leg in the free walking stick insect *Carausius morosus* // Ibid. — 1976. — 112. — P. 232—262.

Frantsevich L., Govardovsky V., Gribakin F., Nikolajev G., et al. Astroorientation in *Lethrus* (Coleoptera, Scarabaeidae) // Ibid. — 1977. — 121. — P. 253—271.

Frantsevich L., Mokrushov P. Turning and Righting in *Geotrupes* (Coleoptera, Scarabaeidae) // Ibid. — 1980. — 156. — P. 279—289.

Gewecke M. Swimming behaviour of the water beetle *Dytiscus marginalis* L. (Coleoptera, Dytiscidae) // Insect Locomotion /Eds. Gewecke M., Wendler G. — Berlin; Hamburg: Paul Parey, 1985. — P. 111—120.

Graham D. Pattern and control of walking in insects // Adv. Insect Physiol. — 1985. — 18. — P. 31—140.

Graham D., Epstein S. Behaviour and motor output for an insect walking on slippery surface. II. Backward walking // J. Exp. Biol. — 1985. — 118. — P. 287—296.

Halfjter Q., Halfjter V., Huerta C. Compartiment sexuel et nidification chez *Canton cyanellus* cy-

- anellus Le Coute // Bull. Soc. entomol. France. — 1983. — 86. — P. 585—594.
- Hughes G. M. The co-ordination of insect movement. III. Swimming in Dytiscus, Hydrophilus and a dragonfly nymph // J. Exp. Biol. — 1958. — 35. — P. 567—583.
- Jander J.P. Mechanical stability in stick insects when walking straight and around curves // Insect Locomotion /Eds. Gewecke M., Wendler G. — Berlin; Hamburg: Paul Parey, 1985. — P. 33—42.
- Land M. F. Stepping movements made by jumping spiders during turns mediated by the lateral eyes // J. Exp. Biol. — 1972. — 57. — P. 15—40.
- Mast S.O. Photic orientation in insects with special reference to the drone-fly *Eristalis tenax* and the robber-fly *Erax rubifarbis* // Ibid. — 1923. — 38. — P. 109—205.
- Wendler G. The co-ordination of walking movement by arthropods // Symp. Soc. exp. Biol. — 1965. — 20. — P. 229—249.
- Wendler G., Tauber H., Jander J.P. Walking, swimming and intermediate Locomotion in *Nepa nibra* // Insect Locomotion /Eds. Gewecke M., Wendler G. — Berlin; Hamburg: Paul Parey, 1985. — P. 103—110.
- Wilson D. M. Insect Walking // Ann. Rev. Entomol. — 1966. — 11. — P. 103—122.
- Zolotov V., Frantsevich L., Falk E.M. Kinematik der phototaktischen Drehung bei Honigbiene, *Apis mellifera* L. // J. Comp. Physiol. — 1975. — 97. — P. 339—353.

Институт зоологии НАН Украины  
(252601 Киев)

Получено 16.07.95

## ЗАМЕТКИ

**Новое о распространении и биологии *Actias selena* (Lepidoptera, Saturniidae).** — По ранее опубликованным работам (Чистяков Ю. А. Высшие ночные чешуекрылые надсемейств Bombycoidea, Notodontidae, Noctuidae (Lepidoptera) Южного Приморья: Дис... канд. биол. наук. — Владивосток, 1983. — 285 с.) и коллекционным материалам (ЗИН — Зоологический институт, г. Санкт-Петербург; ИЗАНУ — Институт зоологии НАН Украины, г. Киев; БИН — Биологический институт, г. Новосибирск) было известно, что *Actias selena* H u b n e r, 1806 распространена в Приамурье и Приморье Советского Дальнего Востока. Эта территория охватывает большую часть Приморского и Хабаровского края. В период с 1992 по 1995 гг. во время полевых исследований в Амурской обл., окр. г. Белогорска и в Якутии, окр. г. Нерюнгри, были обнаружены 2 ♀ и 1 ♂ бабочек этого вида. Эти находки подтвердили более раннюю, сделанную в 1991 г., когда в г. Нерюнгри была поймана 1 ♀ *A. selena* H u b n e r, 1806, что тогда было воспринято как исключение и считалось случайным залетом. Данные находки позволили сделать вывод, что рассматриваемый вид распространен гораздо более широко, чем считалось ранее. По мнению авторов, это может быть возможно по следующей причине. Несмотря на то, что *A. selena* H u b n e r — южный восточно-палеарктический вид, питающийся в Приамурье и Приморье дубом монгольским и орехом маньчжурским, ее дальнейшее распространение к северо-западу связано с выбором другого кормового растения — козьей ивы (*Salix caprea* L.)

В Амурской обл. имаго появляется из перезимовавших коконов в начале II декады июня (13.06.1994), а на юге Якутии — почти на месяц позже (16.07.1992, 23.07.1994), что связано с климатическими особенностями этих территорий. Vegetационный период растений в Якутии начинается также на месяц позже, чем в Хабаровском и Приморском крае, а среднесуточные положительные температуры выше +10°C устанавливаются только с 20.06. Период развития "якутских" гусениц короче, чем "амурских", примерно на неделю и составляет в среднем 28 дней. За это время они проходят 5 возрастов и окукливаются в плотный кокон, имеющий разволокненный пушистый обволок, что помогает куколке зимовать при низких температурах, достигающих -50°C.

Приведенные данные позволяют предполагать, что данный вид, являясь пластичным полифагом, имеет возможность заселять и более северные районы, где распространена ива козья (*Salix caprea* L.). Пределом распространения на север, по-видимому, является сумма положительных температур, имеющая еще точно не установленные минимальные пределы для успешного развития этого вида. — В. В. Изерский, А. П. Гуляев (Приморье, Заповедник "Кедровая Падь").