

УДК 595.734 : 591.174 (004.13)

А. К. Бродский

**ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ПОЛЕТА
ПОДЕНКИ EPHEMERA VULGATA L.
(EPHEMEROPTERA)**[A. K. BRODSKY, EXPERIMENTAL STUDIES OF FLIGHT OF EPHEMERA
VULGATA L. (EPHEMEROPTERA)]

Разработка общих проблем, связанных с изучением машущего полета насекомых, требует накопления большого фактического материала. Сопоставление данных, полученных в результате функционального исследования крылового аппарата различных насекомых, выявляет закономерности полета в аэродинамическом, эволюционном и физиологическом аспектах. Если в аэродинамике и физиологии полета достигнуты значительные успехи, то эволюционный аспект является наименее разработанным. В литературе можно найти подробные сведения в основном о полете прямокрылых на примере пустынной саранчи *Schistocerca gregaria* Forsk. (Jensen, 1956; Weis-Fogh, 1956a; Dugard, 1967, и др.) и двукрылых (Hollick, 1940; Nachtigall, 1966; Vogel, 1966; Götz, 1968, и др.). Полет насекомых других отрядов исследован значительно хуже или не затронут вообще. Очень часто ограниченный выбор объектов исследования зависит от трудностей, связанных с поддержанием полета насекомых в лабораторной обстановке.

В данной работе сделана попытка качественного описания фиксированного полета поденки *E. vulgata*. Из всех вопросов, разбор которых обязателен для выяснения особенностей полета насекомого, подробно рассматривается общая закономерность изменения аэродинамических эффектов фиксированного полета. Большое внимание уделяется методике исследований аэродинамики машущего полета, так как специальные работы в этом направлении в отечественной литературе практически отсутствуют.

МАТЕРИАЛ

Сбор поденок *E. vulgata* производился в окрестностях Ленинграда в период массового лёта в июне 1968 и 1969 гг. Пойманные экземпляры доставлялись в Лабораторию энтомологии Петергофского биологического института, где немедленно использовались в эксперименте. Так как различия между самцами и самками в форме и весе тела довольно значительны, в эксперименте использовались только самцы.

МЕТОДИКА

Согласно указаниям ряда авторов (Hollick, 1940; Weis-Fogh, 1956b, и др.), для поддержания фиксированного полета необходимо подавать движущийся воздух на голову летящего насекомого. Это условие удовлетворяется при использовании аэродинамической трубы. К используемой трубе должны быть предъявлены 3 основных требования: 1) ламинарность потока воздуха в рабочей части; 2) соизмеримость толщины струйки с размерами насекомого; 3) адекватность используемых скоростей полетным скоростям насекомого. Этим требованиям удовлетворительно отвечает изготовленная из жести простая аэродинамическая труба (рис. 1). Движение воздуха обеспечивается вентилятором, установленным на выходе трубы, т. е. за объектом измерения, считая по потоку. Поток воздуха в рабочей части ламинарен, когда скорость движения воздуха

не ниже 1.0 м/сек., а просвет рабочей части не более 1.5 см. Решетки, изготовленные из картона, обеспечивают заданную толщину струйки. Проверка готовности трубы к работе производилась с использованием дыма. Несмотря на то что поле скоростей в такой трубе оказалось достаточно равномерным, объект помещался всегда строго в центре рабочей части.

Техника прикрепления поденки к установочной проволоке аналогична описанной Холликом (Hollick, 1940) для двукрылого *Muscina stabulans* Fl. Капля воска в случае поденки наносилась на первые 2—3 тергита брюшка. Прикреплять поденку к установочной проволоке за тергит среднегруди нельзя, так как большая подвижность скутума относительно плевр приводит к опусканию и иммобилизации крыльев. В начинающий застывать воск вносится установочная проволока, которая ориентируется так, чтобы ее длинное плечо было строго перпендикулярно продольной оси насекомого. Затем установочная проволока при помощи алюминиевой трубочки соединяется с рычагом измерительного прибора. Полет подвешенной таким образом поденки стимулируется быстрым устранением опоры из-под ног, после чего на нее подается поток воздуха. Измерения производятся тогда, когда летящая поденка приобретает характерное полетное положение: средние и задние ноги отведены назад и прижаты к телу, а передние вытянуты вперед и вверх. Средние ноги могут быть иногда отведены немного в стороны. Хвостовые нити широко разведены или, что бывает реже, соединены вместе. Средняя продолжительность стабильного полета составляет 50 секунд.

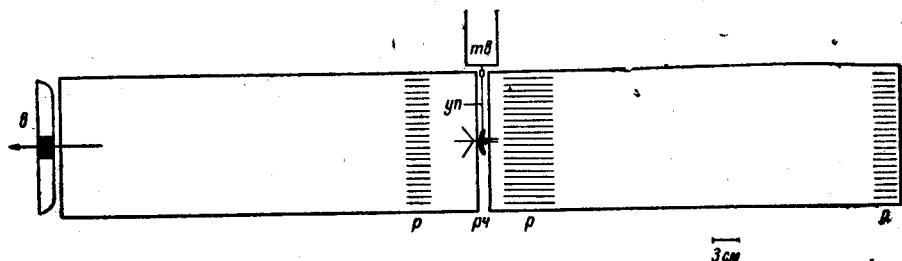


Рис. 1. Аэродинамическая труба в плане.

в — вентилятор, р — решетка, рч — рабочая часть, тв — торсионные весы, уп — установочная проволока.

Ниже перечисляются основные параметры фиксированного полета с указанием методов их измерения.

Подъемная сила есть вертикальный компонент аэродинамической результирующей, действующей на летящее насекомое. В горизонтальном установившемся полете подъемная сила уравновешивает вес тела. Этот параметр определялся как величина, на которую уменьшается вес тела в полете, и измерялся при помощи торсионных весов. Шкала весов была откалибрована в соответствии с длиной рычага, к которому прикрепляется насекомое. Точность измерения равна 1 дин. Сопротивление установочной проволоки и рычага весов не учитывалось, так как вертикальный компонент их сопротивления составлял приблизительно 0.5 дин.

Относительная подъемная сила определялась как отношение подъемной силы к весу тела. Этот параметр вводился с целью уменьшения разброса значений подъемной силы, связанного с различием в весе тела насекомых.

Сопротивление тела есть сопротивление не продуцирующих подъемную силу компонентов тела. Незначительные величины, характеризующие сопротивление тела поденки, подразумевают использование более чувствительного прибора. За основу был взят принцип измерения малых сил, предложенный Вогелем и Чапменом (Vogel, A. Charman, 1966; Vogel, 1966). В соответствии с особенностями объекта исследования были изменены параметры электрической схемы измерения (рис. 2). После того как установочная проволока с поденкой присоединяется к стрелке измеряющего микроамперметра, на нее подается поток воздуха. Под действием механического усилия стрелка отклоняется на определенный угол. С помощью сопротивлений грубой и тонкой регулировки стрелка измеряющего микроамперметра возвращается на отметку «0», а с регистрирующего микроамперметра снимается отсчет сопротивления тела поденки. Точность измерения равна 0.1 дин. Сопротивление установочной проволоки (около 0.14 дин) вычиталось из данных, полученных при измерении. Обработка насекомых, предшествующая снятию измерений, заключается в выдерживании их в спирте и высушивании в термостате после удаления крыльев, ног и хвостовых нитей. Подобная процедура не нарушает очертаний тела и обеспечивает их постоянство в течение эксперимента. Основанием для отбора типичной лётной формы тела служили фотографии фиксированного полета поденок, которые, в частности, показали, что положение брюшка в полете может значительно меняться. В связи с этим для измерений были отобраны экземпляры, соответствующие двум основным типам положения брюшка в полете (рис. 4).

Сила тяги есть горизонтальный компонент аэродинамической результирующей. В горизонтальном установившемся полете сила тяги уравновешивает сопротивление тела. Поэтому она определяется при помощи кривых зависимости сопротивления

тела от скорости движения воздуха и угла возвышения в сочетании с закономерным уменьшением скорости полета как функции угла возвышения.

За полетную скорость принималась скорость движения воздуха относительно поденки, которая подбиралась таким образом, чтобы летящее насекомое, имеющее свободу движения в горизонтальной плоскости, оставалось на месте.

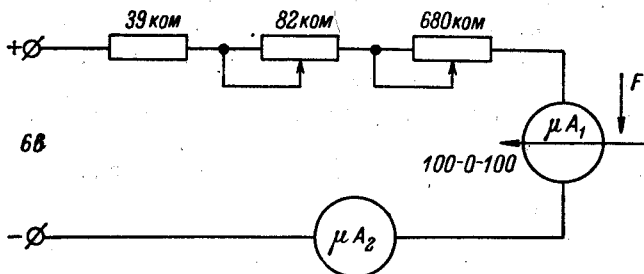


Рис. 2. Электрическая схема измерения сопротивления тела поденки.

μA_1 — измеряющий микроамперметр, μA_2 — регистрирующий микроамперметр, F — механическое усилие, приложенное к телу поденки в потоке воздуха.

Угол возвышения есть угол между главной осью тела и продольной осью аэродинамической трубы. Для его измерения применялся угломер.

Частота удара определялась при помощи кино съемки фиксированного полета (киноаппарат 16-СП, скорость движения пленки — 64 кадра в 1 сек.).

Угол плоскости удара есть угол между плоскостью взмаха и вертикальной осью насекомого. Измерялся при помощи угломера.

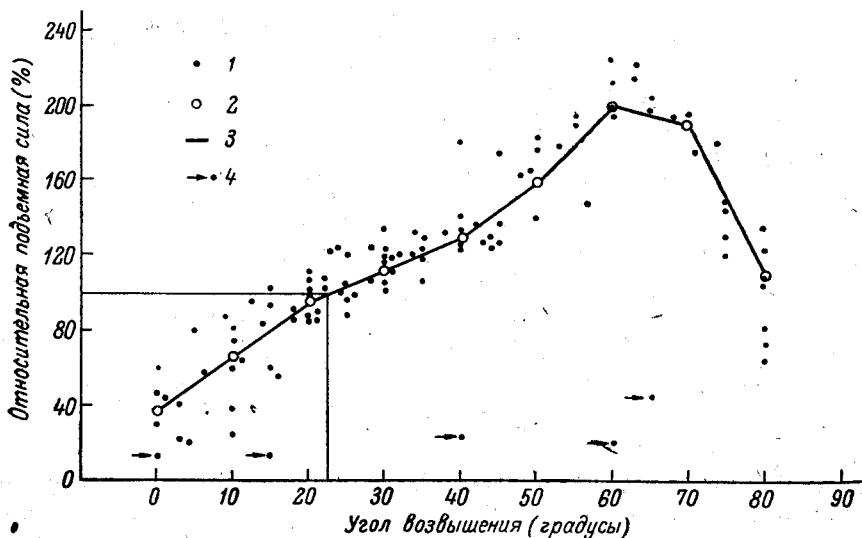


Рис. 3. Относительная подъемная сила как функция угла возвышения. Угол возвышения, при котором поденка генерирует подъемную силу, уравновешивающую вес тела, отмечен вертикальной линией.

1 — экспериментальные данные, 2 — средние значения, 3 — эмпирическая линия регрессии, 4 — исключенные значения (угол удара равен 10—15°).

Угол удара, или, иначе, амплитуда взмаха, определялся также при помощи угломера.

Метод электрофизиологических исследований фиксированного полета поденки, на основе которого оценивалась функция мышц среднегруди (Бродский, 1970), заключается в том, что насекомое неподвижно прикрепляется к специальной стойке, которая помещается в металлическую экранирующую камеру, и после этого один из вольфрамовых электродов вводится в мышцу груди, электрическую активность которой предстоит регистрировать, а второй — в конец брюшка. Затем полет стимулируется восходящим током дыма; снимаемые с мышцы потенциалы действия подаются через катодный повторитель на вход усилителя переменного тока УБП 1-01 и при усилении 3.8 регистрируются на фотопленку на плейфном осциллографе МПО-2.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В эксперименте учитывались те значения подъемной силы, которые были зарегистрированы у насекомых, стабильно сохраняющих полетное положение ног. Наибольшее количество измерений, снятых с одного экземпляра, равнялось 6. В среднем же на каждую поденку приходилось не более 3—4 измерений. Для некоторых насекомых, быстро теряющих полетное положение ног и ритмичность работы крыльев, можно было снять только одно измерение. В результате было получено 112 значений подъемной силы от измерения 34 экземпляров. Эти значения были выражены как относительная подъемная сила и помещены против соответ-

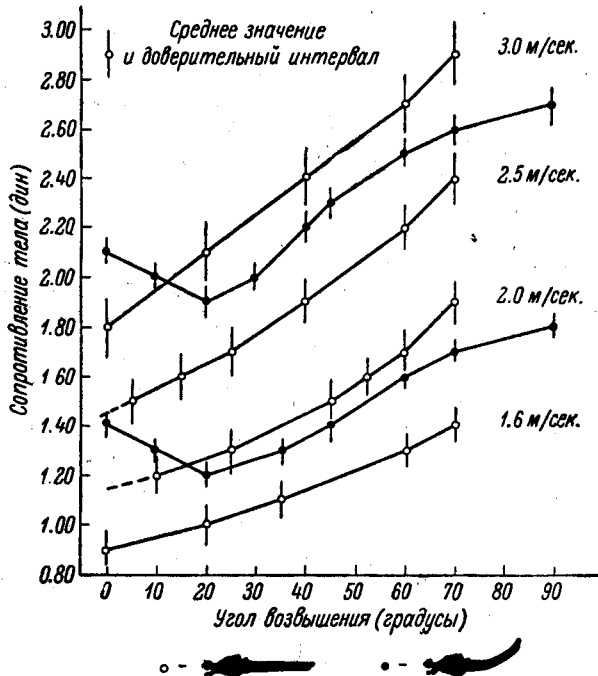


Рис. 4. Сопротивление тела поденки с приподнятым (●) и прямым вытянутым (○) брюшком как функция угла возвышения при различных скоростях движения воздуха. Оценка данных производилась на 5-процентном уровне значимости.

ствующих углов возвышения (рис. 3). Самое высокое значение относительной подъемной силы достигает 224% веса тела и, как будет показано ниже, имеет биологический смысл. Минимальная относительная подъемная сила (14% веса тела) была зарегистрирована дважды. Она получена при крайне низкой амплитуде взмаха крыла (10—15°). Такая же амплитуда взмаха показана еще в трех случаях, относящихся к разным экземплярам. Характерно, что полетное положение ног во всех этих вариантах сохранялось. При углах возвышения больше 70° имели место частые нарушения работы крыльев. Поэтому значения относительной подъемной силы, полученные при таких углах возвышения, имеют, на наш взгляд, сомнительный биологический смысл.

Из полученных данных можно сделать вывод, что данный вид начинает генерировать подъемную силу, равную весу тела, при угле возвышения, равном 22°. Далее подъемная сила продолжает нарастать до 60° угла возвышения (200% веса тела), после чего падает до 140% веса тела. Однако уже при 20°, а в одном случае и при 15° угла возвышения, были зарегистрированы значения подъемной силы, уравнивающие вес тела в горизонтальном полете.

Зависимость сопротивления тела от угла возвышения показывает, что значительные преимущества в широком диапазоне углов имеют экземпляры с приподнятым брюшком по сравнению с поденками с прямым вытянутым положением брюшка (рис. 4). Существенно, что минимальное сопротивление соответствует ориентации, при которой поденка генерирует подъемную силу, уравновешивающую вес тела. Экземпляры с прямым вытянутым брюшком демонстрируют наиболее типичную картину зависимости сопротивления от угла возвышения. Следует отметить весьма незначительную зависимость сопротивления от ориентации. При увеличении угла возвышения от 0 до 15° сопротивление тела поденки с прямым вытянутым брюшком возрастает лишь на 10%. Иными словами, зависимость сопротивления тела поденки от угла возвышения значительно меньше, чем у такого насекомого, как пустынная саранча (Weis-Fogh, 1956a).

Кроме того, измерение полетной скорости обнаруживает, что она уменьшается линейно с увеличением угла возвышения (около 0.4 м/сек. на каждые 10° угла возвышения). Аналогично, в диапазоне летных углов, зависимость силы тяги от полетной скорости выражается формулой:

$$T = \frac{v}{2} + 0.3,$$

где T — сила тяги в динах, v — полетная скорость в м/сек. Тот факт, что сила тяги не пропорциональна квадрату скорости, лишней раз свидетельствует об общем низком сопротивлении тела поденки.

Основные полетные характеристики самца *E. vulgata* приведены ниже (указаны средние значения параметров).

Параметры полетной системы самца поденки *Ephemerula vulgata* L.

1. Площадь переднего крыла	0.83 см ²	6. Полетная скорость	2.1 м/сек.
2. Масса переднего крыла	0.35 мг	7. Угол возвышения	22°
3. Площадь заднего крыла	0.12 см ²	8. Угол плоскости удара	19°
4. Подъемная сила	21 (100% веса тела) дин	9. Угол удара	160°
5. Сила тяги	1.32 (100% сопротивления тела) дин	10. Частота удара	25 уд./сек.

ОБСУЖДЕНИЕ

Направление аэродинамической результирующей, действующей на летящее насекомое, определяет величину подъемной силы и силы тяги. Известно, что во вращающемся пропеллере направление результирующей зависит от положения оси диска. Поэтому соотношение величины подъемной силы и величины силы тяги определяется в первую очередь ориентацией диска пропеллера. Так, при горизонтально ориентированной оси результирующая совпадает с силой тяги, а при вертикально ориентированной оси диска — с подъемной силой.

Мы установили, что подъемная сила, продуцируемая поденкой, нарастает, в общем, пропорционально увеличению угла возвышения. При условии, что сила тяги пропорционально убывает с увеличением угла возвышения, будет иметь место зависимость, аналогичная диску пропеллера. Как видно из рис. 5, на котором изображена предполагаемая картина зависимости результирующей силы от угла возвышения в горизонтальном полете, сила тяги действительно представляет собой соответствующую функцию угла возвышения. Отсюда вытекает, что величина подъемной силы и силы тяги может устанавливаться путем изменения положения тела в пространстве. Таким образом, увеличение угла возвышения, что легко может быть достигнуто опусканием брюшка, и соответственно смещением центра тяжести к заднему концу тела, повлечет за собой уменьшение скорости движения и полет по более крутой траектории вверх.

Однако это возможно в том случае, если изменение ориентации поденки не вызовет компенсаторных изменений какого-либо из параметров взмаха крыла. В связи с этим была исследована зависимость параметров взмаха крыла от угла возвышения. Данные по измерению 12 экземпляров показали отсутствие зависимости между частотой удара крыла и ориентацией насекомого. Угол возвышения устанавливался произвольно с интервалом в 10° , и при всех его значениях частота варьировала только в пределах индивидуальной изменчивости (25 ± 3 удара в 1 сек.). Угол атаки (угол между хордой крыла и направлением его движения) не определялся. Согласно литературным данным (Jensen, 1956; Weis-Fogh, 1956b), скручивание крыловой пластинки играет существенную роль в контроле подъемной силы у пустынной саранчи. Но использование этого механизма для контроля подъемной силы более вероятно у насекомых с функциональным разделением передней и задней пар крыльев. Кроме того, мышцы, контролирующие угол атаки у поденки *E. vulgata*, слишком слабы, чтобы значительно изменять его (Бродский, 1970). Угол удара и угол плоскости удара варьировали от экземпляра к экземпляру значительно (160 ± 4 и $19 \pm 3^\circ$ соответственно), но в диапазоне летных углов ($20-40^\circ$) никакой зависимости от угла возвышения отмечено не было. С приданием поденке угла возвышения, равного 60° , наблюдалось

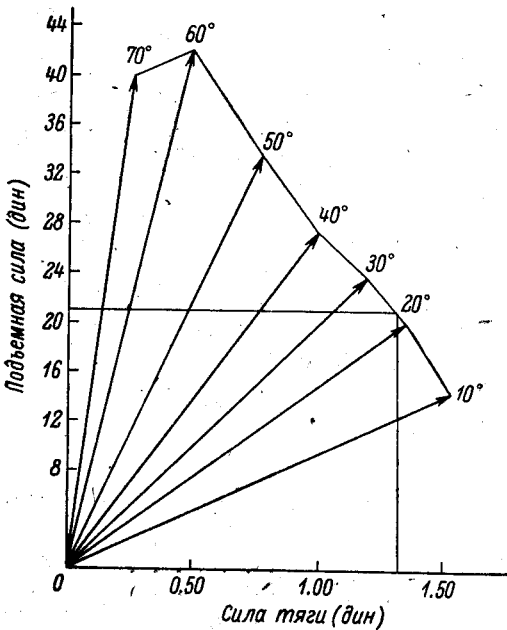


Рис. 5. Аэродинамическая результирующая сила как функция угла возвышения. Отмечен угол возвышения, при котором поденка генерирует подъемную силу, уравновешивающую вес тела, и силу тяги, уравновешивающую сопротивление тела в горизонтальном полете со скоростью 2.1 м/сек.

незначительное уменьшение угла плоскости удара ($14 \pm 2^\circ$) и еще менее значительное увеличение угла удара ($164 \pm 4^\circ$). Столь малое изменение угла удара, который является хорошо регулируемым параметром (Бродский, 1970), указывает на очевидное отсутствие рефлекторной связи между углом возвышения и амплитудой удара крыла. Наблюдаемое изменение является скорее всего следствием зависимости угла удара от положения плоскости взмаха крыла. Примечательно, что район больших углов возвышения характеризуется резким увеличением подъемной силы (рис. 5). Подобное увеличение не может быть объяснено как следствие изменения направления результирующей и, значит, свидетельствует об увеличении мощности, развитой поденкой.

Согласно нашим наблюдениям, особенности поведения поденки *E. vulgata* в воздухе указывают на то, что должна осуществляться регуляция развиваемой мощности. Так, скорость вертикальных взлетов самца в брачных танцах превосходит таковую (отсчеты по секундомеру) при подъеме поденки вверх под углом 70° к горизонту почти в 2 раза. При взлете в брачном танце хвостовые нити поденки соединены вместе, и такое же положение они часто занимали при измерении подъемной силы с углом возвышения более 45° , тогда как в горизонтальном полете хвостовые нити широко разведены, а брюшко приподнято. Если положение хвостовых нитей принять за индикатор типа полета, демонстрируемого поденкой в данный момент, то очевидно, существуют 2 уровня развиваемой мощности. Первый уровень используется при горизонтальных полетах,

и в этом случае генерируется подъемная сила, составляющая 100% веса тела. Второй уровень характеризует вертикальные взлеты, где резкое повышение развиваемой мощности происходит за счет увеличения силы тяги, которая регистрируется нами как подъемная сила (200% веса тела). Сила тяги, видимо, является вообще широко регулируемым параметром в полете данного вида, что хорошо согласуется с общим низким сопротивлением тела. Это же справедливо и для полетной скорости, которая в свободном полете может быть значительно ниже скорости, показанной в экспериментальной обстановке.

У плодовой мушки *Drosophila virilis* Sturt., согласно Vogелю (Vogel, 1966), наблюдается картина зависимости подъемной силы от угла возвышения, аналогичная таковой поденки в горизонтальном полете. Но сходное поведение подъемной силы поденки и плодовой мушки имеет под собой различную основу. Vogель (Vogel, 1967) высказывает предположение, что наблюдаемое явление у плодовой мушки возникает в результате значительного упрощения механизма полета, тогда как в случае поденки исходный примитивный тип регуляции наиболее вероятен. Факт, что столь далеко отстоящие друг от друга по размерам, характеру полета и систематическому положению насекомые сходным образом регулируют направление результирующей, свидетельствует о том, что подобный способ контроля может иметь более широкое распространение, чем это предполагалось до сих пор (Pringle, 1968). Возможно, что и другие насекомые с незначительной зависимостью сопротивления тела от угла возвышения могут использовать вышеописанный способ изменения крутизны траектории полета. Во всяком случае, изменение положения тела в пространстве является простым способом контроля скорости полета, который к тому же не требует вовлечения специальных рефлекторных механизмов, связанных с характером движения крыльев. Кроме того, феномен постоянства подъемной силы в значительном интервале углов возвышения, описанный у пустынной саранчи (Weis-Fogh, 1956a, 1956b; Gettrup a. Wilson, 1964), объясняется необходимостью экономичного использования энергии в связи с длительными миграционными перелетами и, вероятно, не представляет собой широко распространенного явления в полете насекомых.

И, наконец, наличие двух уровней развиваемой мощности свидетельствует о вовлечении специального механизма контроля. Увеличение мощности в случае вращающегося диска пропеллера происходит за счет увеличения угловой скорости вращения. Ясно, что подобный способ изменения величины результирующей не может иметь место в случае насекомых. Прингл (Pringle, 1968) указывает на 3 следующих параметра, которые могут контролировать развиваемую мощность: амплитуда удара, частота удара и угол атаки крыла. Ни один из них, по-видимому, не вовлекается непосредственно в контроль величины результирующей силы у поденки. Вместе с тем можно предположить, что переход с одного уровня на другой осуществляется посредством изменения положения плоскости взмаха крыла и, следовательно, основная нагрузка в этом акте ложится на прямую (субаларную) крыловую мускулатуру. Кажется вероятным также, что плоскость взмаха крыла поденки, продуцирующей большую мощность, сдвигается в заднее положение, что может быть результатом приведения в действие механизма увеличения развиваемой мощности, природа которого еще требует выяснения.

ВЫВОДЫ

1. Описан метод стимулирования и поддержания фиксированного полета поденки *Ephetera vulgata* L. в потоке индуцированного воздуха.
2. Показано, что сопротивление тела поденки незначительно зависит от угла возвышения и может быть произвольно уменьшено за счет изменения положения брюшка.
3. Подъемная сила, генерируемая поденкой в условиях фиксированного полета, является функцией угла возвышения. Сила тяги меньше

зависит от ориентации поденки в пространстве. В диапазоне летных углов (20—40°) направление аэродинамической результирующей определяется углом возвышения. Развиваемая мощность в этом диапазоне углов, видимо, остается постоянной.

4. Установлено наличие двух уровней регуляции величины результирующей силы, что свидетельствует о вовлечении специального контролирующего механизма.

ЛИТЕРАТУРА

- Бродский А. К. 1970. Организация полетной системы поденки *Ephemera vulgata* L. (Ephemeroptera). Этом. обозр., XLIX, 2: 307—315.
- Dugard J. J. 1967. Directional change in flying locusts. Journ. Insect Physiol., 13, 7: 1055—1063.
- Gettrup E. a. D. M. Wilson. 1964. The lift-control reaction of flying locusts. Journ. Exp. Biol., 41: 183—190.
- Götz K. G. 1968. Flight control in *Drosophila* by visual perception of motion. Kybernetik, 4, 6: 199—208.
- Hollick F. S. J. 1940. The flight of the dipterous fly *Muscina stabulans* Fallén. Phil. Trans., B, 230: 357—390.
- Jensen M. 1956. Biology and physics of locust flight. III. The aerodynamics of locust flight. Phil. Trans., B, 239: 511—552.
- Nachtigall W. 1966. Die Kinematik der Schlagflügelbewegungen von Dipteren. Methodische und analytische Grundlagen zur Biophysik des Insektenflugs. Zeitschr. vergl. Physiol., 52: 155—211.
- Pringle J. W. S. 1968. Comparative physiology of the flight motor. Adv. Insect Physiol., 5: 163—227.
- Vogel S. 1966. Flight in *Drosophila*. I. Flight performance of tethered flies. Journ. Exp. Biol., 44: 567—578.
- Vogel S. 1967. Flight in *Drosophila*. II. Variations in stroke parameters and wing contour. Journ. Exp. Biol., 46: 383—392.
- Vogel S. a. R. D. Chapman. 1966. Force measurements with d'Arsonval galvanometers. Rev. Sci. Instrum., 37: 520.
- Weis-Fogh T. 1956a. Biology and physics of locust flight. II. Flight performance of the desert locust (*Schistocerca gregaria*). Phil. Trans., B, 239: 459—510.
- Weis-Fogh T. 1956b. Biology and physics of locust flight. IV. Notes on sensory mechanisms in locust flight. Phil. Trans., B, 239: 553—584.

Кафедра энтомологии
Ленинградского государственного университета,
Ленинград.

SUMMARY

1. The method of initiation and maintenance of tethered flight of the mayfly *Ephemera vulgata* L. in moving air is described.

2. It was found that the parasite drag of the mayfly depends but little on the body angle and can be arbitrarily reduced by change of the position of the abdomen.

3. Lift produced by the mayfly in tethered flight is a function of the body angle. Thrust is less dependant on the orientation of the insect. With flight angles from 20 to 40° the direction of the output force is regulated by the body angle. Output power between these angles seems to be constant.

4. Two levels of regulation of output power were found, indicating a special controlling mechanism.