

昆虫步态的形式、结构与对称性

彭容豪 顾星 潘新竹 张昊 王昕 鲁伯坝 (复旦大学生命科学院)

动物的行进步态 (locomotory gaits) 是有机体行为组织的一个个优雅的例证。对动物行进方式的类型、结构的分析,也具有非常大的仿生学意义。步态类型较为简单的无脊椎动物中,鞘翅目的一些以步行为主要运动方式的甲虫具有最为高级与典型的步态。我们通过制造不同行进环境与负荷的方法,以普通的 DV 摄影 (0.04 秒的时间分辨率) 记录被试的不同运动姿态,以解读其不同类型的步态模式,并由此研究不同模式之间的转变规律及各模式所拥有的共同结构单元。

受早先的一些基于协同学 (Synergetics) 方法对四足动物的步态的研究 (Schöner, Yiang & Kelso, 1990) 的启发,我们将相似的方法运用到甲虫上。最为典型与常见的昆虫步态类型是三角步,它是一种快步态,具有较高的对称性;而我们发现的低速度或高负荷情形下的步态类型——轮替步,则具有稍低的对称性。步态的对称性可用置换群描述^[1],当某种高对称性步态转变为较低对称性步态时,新步态在原置换群中部分元素的作用下已失去了不变性,而原置换群的一个非平凡子群将成为新的对称性的描述,这种现象就是对称性破缺。从理论上讲,存在两种对称性相当的轮替步,事实上我们观察到同一个被试可以具有这两种轮替步,这说明多途径的对称性的破缺可能是随机的。当负荷进一步加大时,步态的对称性进一步下降、不规则性也增加,但仍存在一种单侧蠕动状轮替的基本步态结构单元,结合与多足节肢动物的比较,我们认为,单侧蠕动状轮替可能就是节肢动物步态协调的基本结构。

材料与与方法

在 2002 年 7 月 8 日至 19 日往浙江省天目山自然保护区的野外考察过程中,主要捕捉独角仙、天牛两种鞘翅目昆虫为研究被试。

用足够粗糙的平地、狭窄方脊为主要地形,配合以不同的坡度以增减运动负荷。以每秒 25 帧的家用 DV 从各个角度摄影,记录被试的步行运动姿态和过程。

分析与结果

我们将左前、左中、左后、右前、右中和右后足分别用字母表示: lf、lz、lh、rf、rz、rh。

对记录的录像资料分析发现,天牛、独角仙两种甲虫在没有坡度的平地 and 狭窄方脊上具有两种不同的步态:三角步(快步)和轮替步(慢步);而轮替步又有左滞和右滞两种形式(详见图一)。并且天牛和独角仙在不同的地形上的步态表现也是不同的(见表一)。

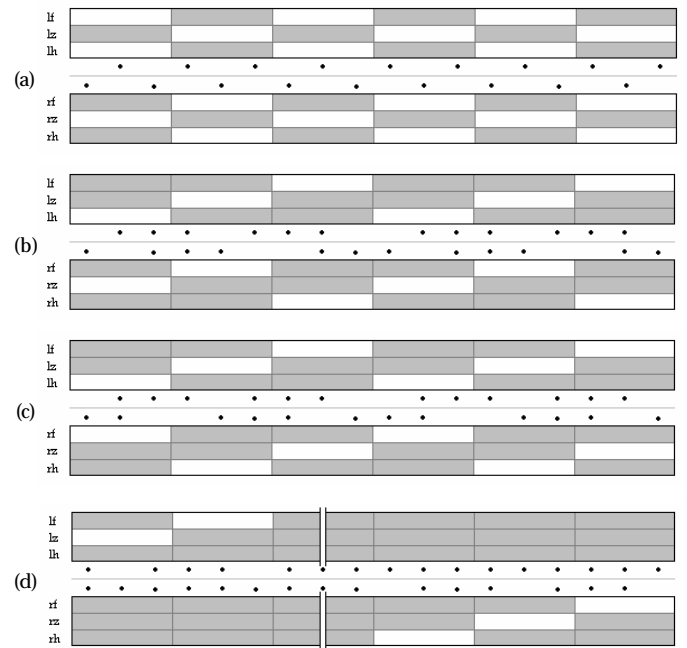
表一 天牛、独角仙在不同地形上的不同步态表现

| | 平地 | 狭窄方脊 |
|-----|-----|------|
| 天牛 | 三角步 | 轮替步 |
| 独角仙 | 轮替步 | 三角步 |

独角仙的平地爬行的记录中,同一个被试出现过左滞轮替步和右滞轮替步两种步态,但是没有记录到两种步态的转变过程:一种轮替步一旦形成便较稳定,不会转化为另一种。

以天牛为被试,进一步用加大坡度的方法加重被试步行的负荷,我们发现步行上坡的速度进一步放慢,步态也变得不规则,

原先的对称步态(三角步和轮替步)消失,代之以以单侧蠕动状轮替为基本结构单元的间断步。



图一 记录得到的天牛、独角仙的不同步态

(沿用 Gambaryan, 1974 使用的符号规则)

(a) 三角步; (b) 左滞轮替步; (c) 右滞轮替步; (d) 间断步。

以上判断与归纳所根据的主要原始数据请见附录。

不同地形上的步态表现与运动负荷的相关性也可由特定地形下的步行平均速度表征。我们测量了天牛、独角仙两种被试在不同地形下的平均步行速度(见表二)。

表二 天牛、独角仙在不同地形上的平均步行速度(单位: cm/s)

| | 平地 | 狭窄方脊 | | |
|-----|-------|-------|-------|-------|
| | | 水平 | 10°上坡 | 30°上坡 |
| 天牛 | 6.641 | 3.653 | 2.558 | 1.426 |
| 独角仙 | 4.355 | 4.746 | 4.181 | 2.733 |

讨论

步态的相位描述

动物的步行是一种周期性运动,且各个足的运动频率都是相同的,而步态的不同就在于各个足周期运动的不同耦合形式。所以,可以用各个足的相位(以相角描述)的有序排列对步态进行描述。三角步、左滞和右滞轮替步的相角见图二。

以 ϕ 表示相角,简便起见,以 2 作为单位,我们将六足的相角写成相角向量的形式:

$$\Phi = (\phi_{lf} \ \phi_{lz} \ \phi_{lh} \ \phi_{rf} \ \phi_{rz} \ \phi_{rh})$$

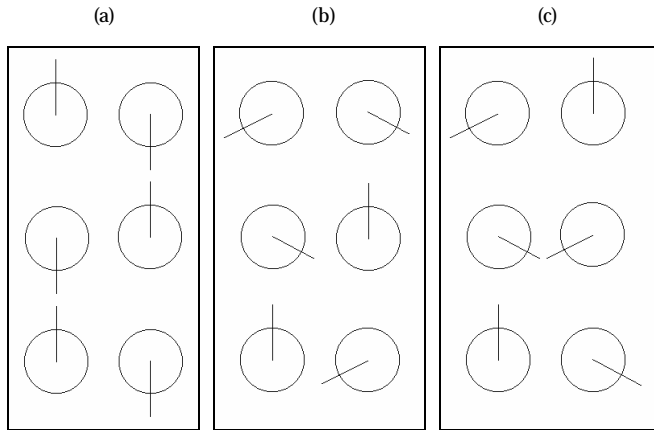
那么三角步、左滞和右滞轮替步的相角向量就是:

$$\Phi_T = \begin{pmatrix} 0 & \frac{1}{2} & 0 & \frac{1}{2} & 0 & \frac{1}{2} \\ 0 & \frac{1}{3} & \frac{2}{3} & \frac{1}{3} & 0 & \frac{2}{3} \\ 0 & \frac{1}{3} & \frac{2}{3} & 0 & \frac{2}{3} & \frac{1}{3} \end{pmatrix}$$

当然，由于真正有意义的只是两足的相对相位，所以形如

$$\Phi = \Phi + cI$$

的向量都与 Φ 相等（其中 $I = (1 \ 1 \ 1 \ 1 \ 1 \ 1)$ ； c 为任意常数）。



图二 三角步、左滞和右滞轮替步的相角的图解
(沿用 Schöner, Yiang & Kelso, 1990 使用的符号)

(a) 三角步；(b) 左滞轮替步；(c) 右滞轮替步。

步态的对称性

我们将重排向量内各分量次序的变换称为置换操作。对于 6 维向量，置换操作共有 $6! = 720$ 种。可以证明，这 720 个操作在操作算子叠加运算下构成一置换对称群，记为 S_6 。

称置换操作 P 为向量 Φ 的不变操作，当且仅当成立

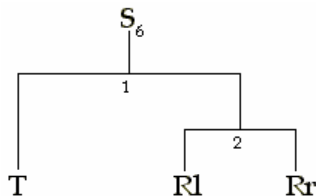
$$P\Phi = \Phi$$

此时亦称 Φ 为操作 P 下的不变向量。

对于特定的向量 Φ ，其所有的不变操作构成一个 S_6 的子群，称为 Φ 的不变群。

对于我们得到的三角步、左滞和右滞轮替步的相角向量，相应的不变群记为 T 、 RI 和 Rr 。 T 中含有 72 个元素； RI 和 Rr 中各含有 24 个元素。 T 、 RI 和 Rr 都是 S_6 的非平凡子群。

从这三种步态的不变群来看，它们具有如图三所示的关系。



图三 三角步、左滞和右滞轮替步的对称性关系

图中的数字代表两次对称性破缺。

考虑到六个足的排列是有规律的，即按照

$$\begin{pmatrix} lf & rf \\ lz & rz \\ lh & rh \end{pmatrix}$$

的形式排列，因此，实际上左右和前中后都具有特定的位置意义。如果不考虑对角交换作用，仅包含行（前中后）和列（左右）的置换操作，此时总的行列置换群记为

$$\Sigma = \{E, -E, \{O_{pq}\}, H, F\} \quad (p, q = r, l; f, z, h)$$

其中 E 为恒等操作， $-E$ 为负操作， O_{pq} 为行列交换操作（ p, q 为行列标）， $F = O_{fz} O_{zh} = O_{zh} O_{hf} = O_{hf} O_{fz}$ 为向前轮换操作， $H = O_{lz} O_{hf} = O_{zh} O_{fz} = O_{hf} O_{zh}$ 为向后轮换操作。

分别研究这几个行列置换操作对三角步、左滞和右滞轮替步的相角向量的不变性，我们得到三角步的行列置换不变群为

$$\mathcal{T} = \{E, -E, O_{lf}, O_{lh}\}$$

而轮替步的行列置换不变群为

$$\mathcal{R} = \{E, -E, H, F\}$$

由于忽略了对角交换，无论左滞、右滞轮替步的行列置换不变群都是 \mathcal{R} 。

可见，从开始，去除轮换行置换操作的对称性破缺即形成三角步；而去除单一行列置换操作的对称性破缺形成轮替步。而左滞、右滞的发生则源于对角置换操作的破缺。

步态转变的动因

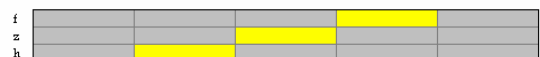
我们发现，在不同的地形条件下，单一物种的被试采取不同的步态；而且不同物种的被试对同一组地形的步态反应也不同。这说明被试会根据不同的环境及其运动意向对步态进行选择。

Hoyt & Taylor (1981) 对马在踏车上以不同步态运动的耗氧量的测定实验显示，特定的步态在特定的行进速度下具有代谢上的优越性。我们将这个结论推广，认为昆虫步态的代谢需求也是行进速度（运动意向）与环境因子的函数。于是步态转变的动因就可以顺理成章的被解释为在特定条件下能量节省原则或效用最大化原则的体现。也就是说，当环境或意愿改变，使得原先步态的效用（单位能量消耗所获得的步行距离）小于另一种步态时，转换便发生了。在这个意义上，步态的转变具有适应性的意义。

不过简并步态也是存在的，比如左滞和右滞轮替步，它们其实是互呈镜像的两种步行模式，具有相同的环境适应力与代谢消耗。然而在实际情况下只能选择其中的一种，我们对独角仙平地行走的观察发现，左滞、右滞两种轮替步机会均等地出现，同一个被试也屡次出现两种步态，不存在偏好。所以我们认为，转化为简并步态时存在随机的选择，靠近临界点时的涨落对简并步态的选择起决定作用。

单侧蠕动状轮替——步态协调的基本结构

我们将单侧的足按照后-中-前的顺序依次紧接跨步的运动行为称作单侧蠕动状轮替（如图四）。

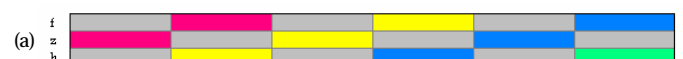


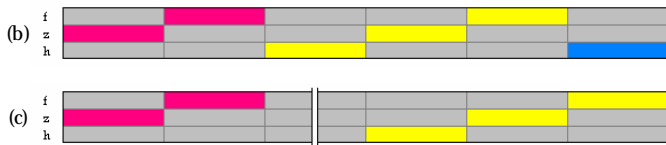
图四 单侧蠕动状轮替图示（以黄色表示）

在我们观察到的三角步、轮替步和间断步中，任何周期都可以被分解为若干单侧蠕动状轮替的迭合（见图五）。

从这样的角度看，单侧蠕动状轮替似乎是所有步态的基本单位，其不同时间间隔的耦合形成了不同的步态。

我们对爬坡的高负荷步行运动时出现的间断步的解读显示，单一的单侧蠕动状轮替已经被长时间的停滞所隔开，而单个单侧蠕动状轮替中却没有间断；在轮替步中，相邻的单侧蠕动状轮替互相紧密连接；而在三角步中，相邻的单侧蠕动状轮替的 1/3





图五 各种步态中单侧蠕动状轮替的迭合模式（以不同颜色表示）

(a) 三角步；(b) 轮替步；(c) 间断步。

互相重叠。无论哪一种步态中，单侧蠕动状轮替都具有以下两条性质：

- 1) 所有步态都由单侧蠕动状轮替构成；
- 2) 单侧蠕动状轮替本身不可分割。

由此，单侧蠕动状轮替具有步态构成“原子”的性质。我们有理由认为，单侧蠕动状轮替是构成昆虫步态协调的基本运动行为单元。

更进一步，考虑到如马陆等倍足纲以及蜈蚣等唇足纲节肢动物的单侧步态也是由后到前的轮替状运动；甚至许多完全变态的昆虫的幼虫也具有蠕动状轮替的运动模式。所以我们认为，单侧蠕动状轮替还可能是单肢亚门的节肢动物的普遍步态构成单位。

从生理角度考虑，肯定存在一种很强的运动协调控制机制，监督单侧蠕动状轮替的完成，并且保证所有高级步态都在单侧蠕动状轮替的基础上实现。这种神经控制一定来源于比较低等的中枢，因为从本质上讲，体节伸缩由后向前依次轮替的蠕动在进化地位很低等的蠕虫就已经出现，并且是这类生物运动的最主要形式。可以想见，这样的控制应该是一种非随意的约束。

步态多样性

虽然单侧的步态形式具有严格的蠕动状轮替的约束，但运动单元之间的时间耦合和两侧的耦合则相对松散，由此衍生出多种高级步态。

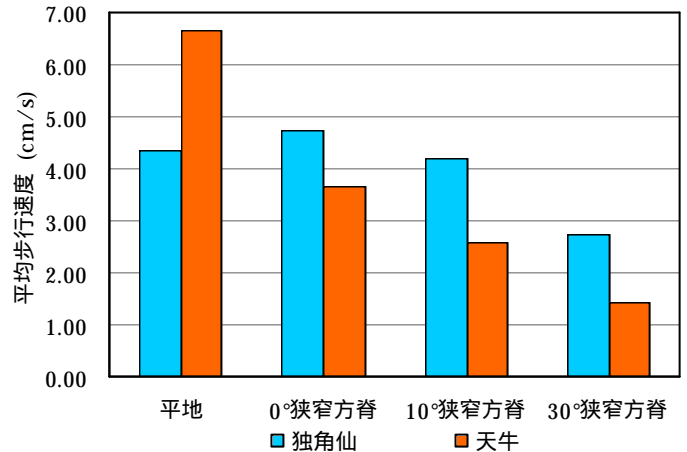
仔细考虑两侧运动的耦合，我们发现，甲虫的所有步态都是奇性（左右不同步）的，实际上大多数昆虫的步态都是奇性的。然而偶性步态的特例也是存在的，比如水生昆虫水龟，依靠张力在水面行走，其前肢小，基本不动，而中后肢长，两侧同步划动水面前进，另外也存在一种左右同步的跳跃运动。虽然两侧同步，但单侧的蠕动状轮替仍是保守的。

水龟的偶性步态是容易理解的。在具有相当大的切应力的材料表面（如粗糙地面）以奇性步态行走时，可以借助侧向的摩擦力维持和控制行进路线；而在几乎没有切应力的水面，为了避免无谓的净侧向用力使重心左右偏移而耗散能量，此时最为可取的就是偶性的步态。马陆等多足节肢动物也有偶性的对称步态，这也是多体节协调前进的必要——它并不需要扭动，因为它有脚。

我们已经详细讨论过单侧的蠕动，其实用运动的奇偶性来讨论其它类型的运动，会发现更出乎意料的结果。考虑靠体节伸缩蠕动的无足的蠕虫，如果两侧的蠕动轮替波相位一致（偶性运动），则整个虫体表现为蠕动前进；而若两侧的蠕动轮替波存在相位差（奇性运动），则整个虫体出现扭动。于是我们从单侧的蠕动又派生出了所有蠕虫的运动方式。从这个意义上讲，节肢动物的步态与低等蠕虫的运动协调控制是一脉相承的，这从另一个角度支持了单侧蠕动状轮替是运动单元的假说！

步态多样性不仅表现在步态种类的多样性上，不同的物种对不同环境的不同步态反应也是其重要表现之一。我们观察到的天

牛与独角仙对平地 and 狭窄方脊两种不同地形表现出的不同步态反应就是这类多样性的表现之一。很可能天牛的栖息环境以平面或小曲率曲面为主，因而其在这类地形上采用效能最高的三角步；而独角仙的栖息环境可能是树枝等大曲率或条杆状物体，因而在这类地形中采用三角步。我们得到的平均步行速度的数据支持以上的观点（见图六），两个种的被试都在采用三角步的地形下达到最大步行速度，因此可以认为，这种地形就是其最适应地形。然而无论如何，步态的选择还是遵循前述的能量节约原则和效能最大化原则。



图六 独角仙和天牛在不同地形下的平均步行速度

尽管昆虫的步态具有很大的多样性，但无脊椎动物的步态多样性仍然无法与脊椎动物相比。

首先，以昆虫作为最高级代表的无脊椎动物的步态始终依赖可辨识的结构单元——单侧蠕动状轮替为基本构件。这对步态多样性的扩增是一个很大的约束。而高等四足动物的步态更为自由，发展出了更复杂的神经控制机制，已经摆脱了基本单元的约束。四足动物的诸种步态并没有一个普遍的基本单元模式。

其次，高等动物适应的环境条件更为广泛，行为更为复杂，因此为与之适应必然会产生更具多样性的步态。爬行类就已经有了这种适应。比如蜥蜴，在一般行走时采用类似马的小跑（trot）的步态，只是不存在腾空的相，而在其捕食时则采用耗能更大但速度较高的跳跃跑（pronk）。到哺乳类的步态就达到了多样性的顶峰，比如马依其速度不同就至少有三种步态。

由此可见，虽然对单一物种的步态研究很有价值（如可以为仿虫机器人的研制提供思路），但我们若能放眼类群的步态多样性，则对理解处于不同进化地位的物种的亲缘关系以及比较解剖与比较生理都是有帮助的。

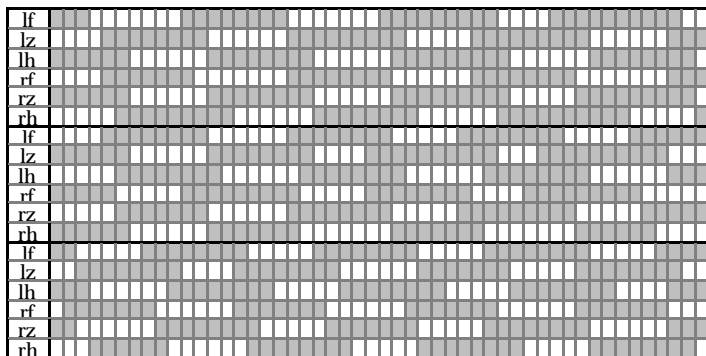
参考书籍与文献

- [1] Hermann Haken, *Principles of Brain Functioning: A Synergetic Approach to Brain Activity, Behavior and Cognition*, pp. 139-168, 上海科技教育出版社, 2000.

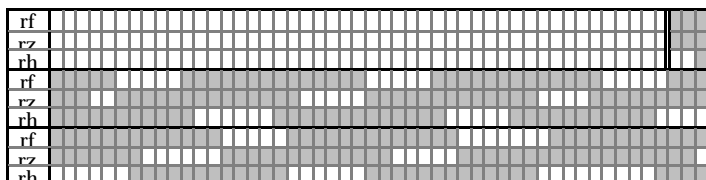
附录

以下是我们用录像设备记录并人工读取到的原始数据，每一小格代表一帧（0.04 秒），阴影为着地，白色为腾空。人工读取的误差可能达 0.08 秒。

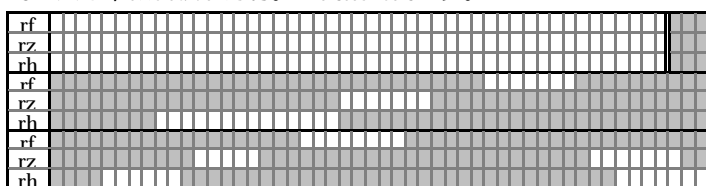
1. 天牛, 平地。比较典型的三角步。



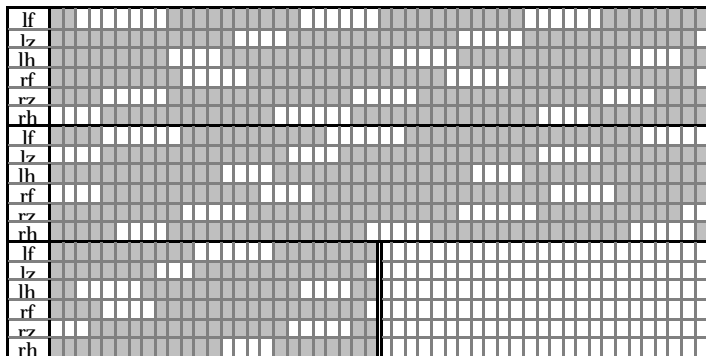
2. 天牛, 水平狭窄方脊。典型的轮替步。



3. 天牛, 倾斜狭窄方脊。长间隔的间断步。



4. 独角仙, 平地。左滞轮替步。



5. 独角仙 (与上为同一只), 平地。右滞轮替步。

