

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ГОЛОВОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ, СВЯЗАННЫЕ С УПРАВЛЕНИЕМ ДВИЖЕНИЕМ

Г. В. ЗУЕВ

Институт биологии южных морей АН УССР

Приспособления, направленные на нейтрализацию действия силы тяжести, входят в общий комплекс приспособлений водных организмов к движению. Ю. Г. Алеев (1963), изучавший приспособления рыб, направленные на нейтрализацию действия силы тяжести, установил, что все свойственные рыбам приспособления этого рода можно разделить на две следующие группы.

1. Приспособления гидростатического действия, т. е. приспособления, направленные непосредственно на уменьшение величины удельного веса тела. Приспособления гидростатического действия свойственны преимущественно обитателям пелагиали и всем тем рыбам, которые большую часть времени проводят в толще воды вне связи с субстратом.

2. Приспособления гидродинамического действия, т. е. приспособления, основанные на создании специальных поддерживающих сил и облегчающих нахождение организма во взвешенном состоянии в толще воды. Приспособления гидродинамического действия, в свою очередь, делятся на пассивные, функционирующие лишь в момент поступательного движения рыбы, и активные, функционирующие независимо от того, движется рыба или она находится в неподвижном состоянии (Алеев, 1963).

ПРИСПОСОБЛЕНИЯ ГИДРОСТАТИЧЕСКОГО ДЕЙСТВИЯ

Способность организма находиться в состоянии статического равновесия зависит от равенства удельных весов (плотностей) организма и среды. С нарушением этого равенства организм либо тонет под действием силы остаточного веса, либо всплывает.

Под плавучестью (Δ) организма понимается разность удельных весов организма и воды:

$$\rho - \rho_1 = \Delta, \quad (1)$$

где ρ — удельный вес организма, ρ_1 — удельный вес воды.

Если удельный вес организма равен удельному весу воды ($\rho = \rho_1$), то организм находится в состоянии статического равновесия. В этом случае сила G тяжести, приложенная в центре тяжести тела, и противоположная ей по направлению сила Q гидростатического давления воды (выталкивающая сила), приложенная в геометрическом центре объема тела, т. е. в центре гидростатического давления, численно равны ($G = Q$). Плавучесть организма в данном случае нейтральная ($\Delta = 0$).

Если удельный вес организма больше удельного веса воды, ($\rho > \rho_1$), то в этом случае сила G превышает по величине силу Q . Плавучесть организма в данном случае отрицательная ($\Delta < 0$).

Если удельный вес организма меньше удельного веса воды ($\rho < \rho_1$), то в этом случае сила Q больше силы G и организм всплывает. Плавучесть организма в данном случае положительная ($\Delta > 0$).

Наиболее совершенными с точки зрения энергетики организма являются те формы, удельный вес которых приближается к удельному весу воды, или, другими словами, формы, имеющие либо нейтральную плавучесть, либо близкую к нейтральной. Таким организмам не нужно совершать дополнительных движений, чтобы оставаться в продолжение длительного времени в толще воды и не опускаться на дно. При условии нейтральной плавучести практически исключаются затраты энергии на поддержание равновесия в воде.

Обеспечение нейтральной плавучести у водных организмов может осуществляться различными способами. У беспозвоночных планктонных форм для этой цели служат более легкие, чем ткани, жировые и газовые включения, оводнение и т. д. (Зернов, 1949). У позвоночных (рыбы, ластоногие, киты) удельный вес тела уменьшается либо за счет плавательного пузыря (некоторые рыбы), либо за счет воздуха легких, либо за счет накопления жира в различных тканях и органах (млекопитающие, рыбы). Однако у большинства нектонных животных удельный вес тела превышает удельный вес воды (Lowndes, 1955; Томилин, 1957; Алеев, 1963; Андрияшев, 1944).

У головоногих моллюсков также имеются различного рода приспособления, направленные на уменьшение удельного веса. Пелагические формы Cephalopoda известны уже из кембрия и силура — это представители групп Nautiloidea и Ammonoidea, раковины которых были заполнены газом (Циттель, 1934; Шиманский, 1962, и др.).

Сифон, связывающий камеры раковины головоногих, большинство авторов (Appellöf, 1893; Abel, 1916) рассматривали как орган, проводящий газ в камеры и регулирующий его количество, т. е. как своеобразный гидростатический аппарат. Недавно выполненные исследования по изучению плавучести каракатицы *Sepia officinalis* (Denton, 1961; Denton and Gilpin-Brown, 1960, 1961a, 1961b, 1961c; Denton, Gilpin-Brown, Howarth, 1961), имеющей массивную внутреннюю раковину (сепион), доказали экспериментально, что сепион служит гидростатическим аппаратом.

Раковина наутилоидей представляет собой трубку, свернутую в виде плоской спирали, достигающей у взрослых особей примерно трех оборотов. Полость раковины разделена на камеры рядом перегородок, или септ. В последней — жилой камере, занимающей около половины наружного витка спирали, помещается тело животного, остальные камеры заполнены смесью газов. Приблизительно в центре каждой перегородки находится перегородочное отверстие с перегородочной трубкой. Через эти отверстия проходит вырост задней части тела животного, так называемый сифон. Мягкая часть сифона представлена соединительной тканью, промежутки которой наполнены кровью. Кроме того, в соединительной ткани проходит артериальный кровеносный сосуд — сифонная артерия.

Исследования гидростатики современных наутилоидей (Bider, 1962) показали, что в камерах раковины содержится не только газ, но и жидкость, причем количество жидкости убывает с возрастом животного. Газ, собранный в камерах — азот, давление которого приближается к атмосферному (при атмосферном давлении). Наутилоидеи способны изменять свою плавучесть. Контроль плавучести осуществляется через сифон, регулирующий поступление и выделение газа из камер.

В последнее время высказывается мнение (Joysey, 1961), что все Cephalopoda, имеющие раковину с воздушными полостями, могут осмотическим путем выделять в них жидкость из тканей тела и всасывать ее обратно. Эта жидкость играет роль балласта. Изменение количества жидкости в камерах с возрастом Nautiloidea свидетельствует о возможности поступления и выделения ее из камер.

Наличие газового гидростатического аппарата у наутилоидей облегчает им плавание и парение в воде, однако, в свою очередь, исключает возможность быстрых вертикальных перемещений вследствие сильной сжимаемости газа. Резкий перепад давления нарушает условия статического равновесия, для восстановления которых необходимо некоторое время. Особенности гидростатики наутилоидей, общая форма их тела таковы, что можно достаточно определенно говорить о них как о мегалопланктонных медленноплавающих животных. В правильности

этого суждения еще более убеждает нас образ жизни современных представителей этого древнейшего отряда головоногих.

Белемноидеи были в основном хищниками и за небольшим исключением принадлежали к числу нектонных форм (Abel, 1916; Крымгольц, 1958; Найдин, 1965). Следует отметить, что функциональное значение роста долгое время было предметом спора ученых.

Вопрос о роли внутреннего скелета у белемноидей был подробно рассмотрен О. Абелем (Abel, 1916). Как известно (Циттель, 1934; Кондаков, 1940; Крымгольц, 1958), внутренний скелет белемнитов состоял из трех основных частей: фрагмокона, проостракума и роста. Фрагмокон представлял собой более или менее длинный конус, разделенный на камеры близко расположенными друг от друга поперечными перегородками. Спинной край фрагмокона был вытянут вперед в тонкую широкую пластинку — проостракум, прикрывающую мягкие ткани тела. Своим задним концом фрагмокон был как бы вставлен в известковый футляр, продолжающийся назад в виде заостренного на конце отростка — роста.

Спор относительно функционального значения внутреннего скелета белемнитов мог быть решен только путем математических расчетов. Такой расчет по просьбе О. Абеля был сделан Ф. Гафферлем. Оказалось, что камеры фрагмокона, при условии полного заполнения их газом или воздухом, создавали положительную плавучесть, выталкивая животное на поверхность воды. Так было доказано, что внутренний скелет белемнитов играл роль гидростатического аппарата. Жесткий рост использовался белемнитами, по-видимому, как опорное образование, обтекатель и противовес при пространственной ориентации животного в толще воды (Зуев, Махлин, 1965; Найдин, 1965).

Гидростатикой *Octopoda*, насколько известно автору, никто не занимался, данные об удельном весе и плавучести осьминогов в литературе отсутствуют. Нами были проведены измерения удельного веса у средиземноморских осьминогов *Eledone moschata*, *Eledone cirrosa*, *Octopus vulgaris* и *Octopus* sp. из Красного моря (Зуев, 1963) объемно-весовым методом по следующей формуле:

$$\varrho = \frac{P}{V}, \quad (2)$$

где P — вес осьминога в воздухе (g), V — объем осьминога (cm^3). Удельный вес определялся только у живых особей.

В результате проведенных исследований оказалось, что величина удельного веса всех выше перечисленных видов составляет 1,06, т. е. плавучесть этих осьминогов отрицательная.

Удельный вес морской воды принимается равным 1,03. Изменение удельного веса в онтогенезе, начиная от личиночных стадий, было прослежено у *E. moschata* (рис. 1). Личинки *E. moschata*, живущие в пелагиали, имеют отрицательную плавучесть ($\Delta = -0,03$) и плавают с помощью выбрасывания струи воды из воронки. Через некоторое время личинки оседают на дно, где и происходит их дальнейшее развитие. Согласно нашим данным, в онтогенезе *E. moschata* удельный вес не изменяется.

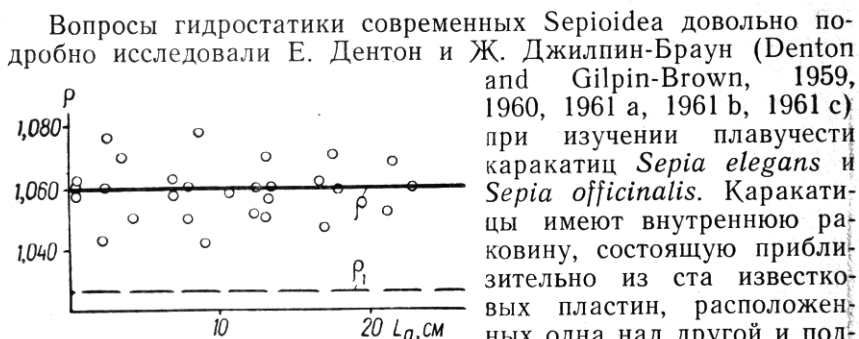


Рис. 1. Изменение величины удельного веса в онтогенезе у *Eledone moschata* (Lamark): ρ — удельный вес животного; ρ_1 — удельный вес воды.

Вопросы гидростатики современных Sepioidea довольно подробно исследовали Е. Дентон и Ж. Джилпин-Браун (Denton and Gilpin-Brown, 1959, 1960, 1961 a, 1961 b, 1961 c) при изучении плавучести каракатиц *Sepia elegans* и *Sepia officinalis*. Каракатицы имеют внутреннюю раковину, состоящую приблизительно из ста известковых пластин, расположенных одна над другой и поддерживаемых вертикальными стойками. Пространства между пластинами образуют независимые камеры, разделенные вертикально

расположенными мембранами, направленными вдоль тела. Объем сепиона составляет около 9% объема животного, в то время как у рыб объем плавательного пузыря не превышает 5% (Denton, 1961). Удельный вес раковины близок к 0,6. Камеры сепиона заполнены жидкостью и газом, которые могут перемещаться внутри их. Жидкость сосредоточена в сифункулярных концах камер, а весь остальной объем камер заполнен газом под давлением 0,8 атм (при нормальном наружном атмосферном давлении). При подъеме каракатицы со дна объем газа в сепионе вследствие уменьшения внешнего давления увеличивается, количество жидкости в камерах уменьшается, часть ее выходит из камер через сифункулярную стенку. При повышении внешнего давления (при погружении) наблюдается обратная картина. Анатомически сифункулярная стенка хорошо приспособлена для проникновения жидкости, так как сифункулярная мембрана снабжена специальной дренажной системой (Denton and Gilpin-Brown, 1961b). Сифункулярная стенка связана с кровеносной системой, куда поступает жидкость из сепиона. Очень похожая на описанную система сосудов обнаружена в эпителии, покрывающем сифункулу *Nautilus* (Denton, 1961). Впервые состав газа в сепионе был изучен П. Бертом

(Bert, 1867). Это азот с очень небольшой примесью кислорода.

Вопрос о наличии физиологических приспособлений для активного регулирования количества жидкости в сепионе каракатиц остается до настоящего времени дискуссионным, однако Е. Дентон и Ж. Джилпин-Браун выдвинули гипотезу о возможном существовании осмотического механизма, с помощью которого такой процесс мог бы осуществляться.

Нами проводились определения удельного веса личинок *S. officinalis*. Личинки, только покинувшие кладку, плавают короткими толчками, выбрасывая струю воды из воронки. Через

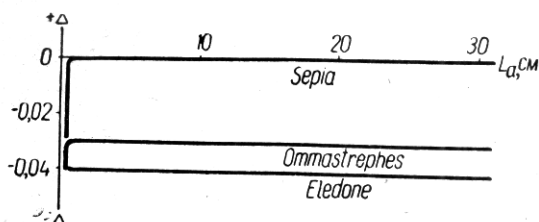


Рис. 2. Изменение плавучести (Δ) в онтогенезе у осьминогов, каракатиц и кальмаров.

несколько дней личинки опускаются на дно. Удельный вес личинок *O. officinalis* превышает удельный вес воды, он равен 1,06. Очевидно, морфологически отрицательная плавучесть личинок объясняется недостаточным развитием раковины (сепиона), которая еще не сформировалась как гидростатический аппарат (рис. 2).

Гидростатике Teuthoidea посвящена статья Е. Дентона, Т. Шоу и Ж. Джилпин-Брауна (Denton, Shaw, Gilpin-Brown, 1958). Изученные ими три вида планктонных кальмаров *Verri-liteuthis hyperborea* (Steen.), *Galiteuthis armata* Joubin, *Helicocranchia pfefferi* Massy имеют большие полости тела, достигающие $\frac{2}{3}$ объема животного, заполненные легкой прозрачной жидкостью. Пробы этой жидкости для всех трех видов почти идентичны по своему составу и свойствам. Плотность полостной жидкости оказалась промежуточной между плотностью дистиллированной и морской воды — 1,010—1,012. За счет низкой плотности полостной жидкости и происходит уменьшение удельного веса кальмаров. Анализ химического состава этой жидкости указывает на высокое содержание в ней аммония — около 480 мМ (в морской воде содержатся лишь следы его) и относительно незначительное содержание натрия — около 90 мМ (в морской воде содержится 490 мМ натрия). Как объясняют авторы, молекулярный аммоний поступает в полость из окружающей воды. Под действием кислой реакции среды

(рН полостной жидкости составляет 5,2) молекулы NH_4Cl распадаются на анионы NH_4^+ и катионы Cl^- . То же самое происходит с молекулами NaCl . Вследствие хорошей проницаемости живой ткани для молекулярного аммония и непроницаемости для его ионов, в полости постепенно накапливаются ионы аммония, замещая ионы натрия. Такое замещение легкими ионами аммония более тяжелых ионов натрия приводит к тому, что удельный вес полостной жидкости становится меньше. Искусственно приготовленный раствор NH_4Cl и NaCl в пропорции, в которой они находятся внутри полости кальмаров, дает величину удельного веса, очень близкую к удельному весу полостной жидкости.

Подобным механизмом плавучести обладает и *Noctiluca* (Krogh, 1939), у которой высокое содержание ионов аммония в полостной жидкости обеспечивает достаточно высокую плавучесть. Известно (Clarke, 1962), что плавучесть планктонных кальмаров *Cranchia scabra* является нейтральной. Уменьшение удельного веса у *C. scabra* происходит также вследствие заполнения легкой жидкостью внутренней полости. Имеющиеся данные позволяют предполагать, что многие, а возможно даже все планктонные виды кальмаров имеют либо нейтральную плавучесть, либо весьма близкую к нейтральной.

Данные о гидростатике нектонных видов Teuthoidea очень скудные. Известно только (Denton and Gilpin-Brown, 1961 b), что удельный вес кальмара *Loligo forbesi* несколько превышает удельный вес воды (на 4%). Нами изучались удельный вес и плавучесть четырех видов кальмаров — *Symplectoteuthis oualaniensis*, *Loligo vulgaris*, *Ancistroteuthis lichtensteini*, *Illex coincetii* — и изменение этих показателей в онтогенезе. Исследования проводились на борту экспедиционного судна «Академик Ковалевский» в Эгейском, Средиземном и Красном морях и Аденском заливе в 1961—1963 гг. Кальмары, привлеченные ночью электрическим светом, отлавливались и сразу же доставлялись в лабораторию.

Определение удельного веса кальмаров производилось объемно-весовым способом по формуле (2). Перед взвешиванием они обсушивались на фильтровальной бумаге, из мантийной полости тщательно удалялись остатки воды. Вес кальмаров до 0,5 г определялся на торзионных весах с точностью 0,001 г; вес кальмаров свыше 0,5 г определялся на технических весах с точностью 0,01 г (Зуев, 1963). Объем тела измерялся в градуированных цилиндрах емкостью от 5 до 10000 см^3 с точностью соответственно 0,05—1,0 см^3 . При погружении кальмара в цилиндр с водой следили за тем, чтобы в мантийной полости не остался воздух. Для обеспечения большей надежности полученных результатов удельный вес кальмаров, а соответственно, и плавучесть, принималась нами с точностью до второго знака

(0,01). Необходимо добавить, что удельный вес личинок определялся с помощью специально приготовленной серии растворов NaCl с разным удельным весом.

Для определения удельного веса и плавучести кальмаров *S. oulaniensis* было использовано 145 экз. с абсолютной длиной от 0,3 до 54,0 см (рис. 3), 95 экз. *L. vulgaris* с абсолютной длиной 0,3—27,3 см, 25 экз. *Anc. lichensteini* с абсолютной длиной 0,7—18,0 см, 41 экз. *I. coindeti* с абсолютной длиной 2,5—26,1 см.

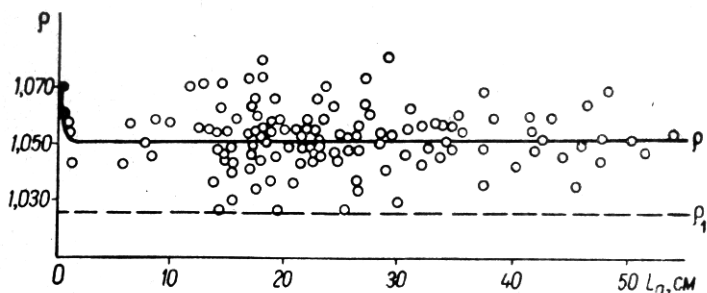


Рис. 3. Изменение величины удельного веса (q) в онтогенезе у *Symplectoteuthis oulaniensis* (Lesson): среднее значение $\bar{q}$ по $n=10$; индивидуальные значения q ; q_1 — удельный вес воды.

Различия в значениях удельного веса у разных особей (1,03—1,08) можно объяснить индивидуальными случайными отклонениями. Среднее значение $\bar{q}$ для всех четырех видов составляет 1,05. Плавучесть почти всех исследованных особей отрицательная, колеблется от 0,00 до —0,05. Среднее значение Δ составляет —0,02. Пределы индивидуальных колебаний удельного веса для личинок значительно уже (1,05—1,06), что можно объяснить большей точностью метода растворов. Среднее значение $\bar{q}$ для личинок всех четырех видов равняется 1,06, т. е. личинки кальмаров более «тяжелые», чем взрослые особи. Данные по удельному весу и плавучести для кальмара *S. oulaniensis* были обработаны вариационно-статистическим методом (Правдин, 1939). Различия между величиной удельного веса личинок и взрослых форм вполне достоверны, M_{diff} во много раз больше трех.

Картина изменения $\bar{q}$ и Δ в онтогенезе всех четырех изученных нами видов аналогична: личинки, только что вышедшие из яйца, имеют больший удельный вес, далее удельный вес несколько уменьшается, однако остается на протяжении всей жизни кальмаров большим, чем удельный вес воды. Сходство особенностей гидростатики в онтогенезе всех четырех видов между собой можно, по-видимому, объяснить сходством их экологии: все они являются быстроплавающими нектонными

хищниками. Полученные нами данные по удельному весу *S. oulaniensis*, *L. vulgaris*, *Anc. lichensteini*, *I. coindeti* приближаются к данным Е. Дентона и Ж. Джилпин-Брауна для кальмара *L. forbesi*.

ПРИСПОСОБЛЕНИЯ ГИДРОДИНАМИЧЕСКОГО ДЕЙСТВИЯ

Механизм создания поддерживающих сил, дающих возможность организму находиться в воде во взвешенном состоянии, невозможно представить без знания особенностей поведения, в частности, особенностей движения животных. Подвижность головоногих моллюсков не остается постоянной во времени. Например, у кальмаров периоды активной охоты за добычей или бегства от более сильных врагов сменяются периодами относительного покоя, неподвижности, когда кальмар медленно плывет или неподвижно парит на одном месте (Зуев, 1965а). Изменение активности в каждом случае сопровождается изменением физических условий движения (в число которых входит поддерживающая сила), что влечет за собой нарушение равновесия и вызывает опускание кальмара на дно. Таким образом, механизм создания поддерживающих сил у головоногих моллюсков все время меняется в зависимости от характера движения.

Для кальмаров характерны три основных режима движения: неподвижное парение, медленное плавание и быстрое плавание. Рассмотрим механизм создания и действия поддерживающих (подъемных) сил на разных режимах.

Неподвижное парение

Термин «неподвижное парение» указывает на полное отсутствие поступательного движения, кальмар как бы висит в толще воды (Зуев, 1965а). В этот момент мантийный конец тела несколько приподнят над головой (рис. 4), т. е. тело кальмара расположено под некоторым углом к горизонту. Парные латеральные плавники при этом совершают синхронные ундулирующие движения, частота которых достигает четырех-пяти взмахов в секунду. Направление движения волны вдоль плавников — от мантийного конца к головному. Создаваемая ундуляцией пропульсивная сила плавников направлена назад и вверх, практически вдоль продольной оси тела. Разложение этой силы по правилу параллелограмма сил на составляющие обнаруживает действие горизонтальной составляющей F'' , вызывающей перемещение кальмара назад, и действие вертикальной составляющей F' , стремящейся поднять мантийный конец тела.

Свободный конец воронки в момент неподвижного парения направлен почти под прямым углом к продольной оси тела, как

показано на рис. 4, так что действие силы тяги гидрореактивного движителя будет поднимать краниальный конец тела кальмара. Вертикальная составляющая P' в данном случае является поддерживающей (подъемной) силой, а горизонтальная составляющая P'' уравнивает действие силы F'' и не дает кальмару возможности двигаться поступательно в горизонтальном направлении. Под действием указанных сил кальмар дол-

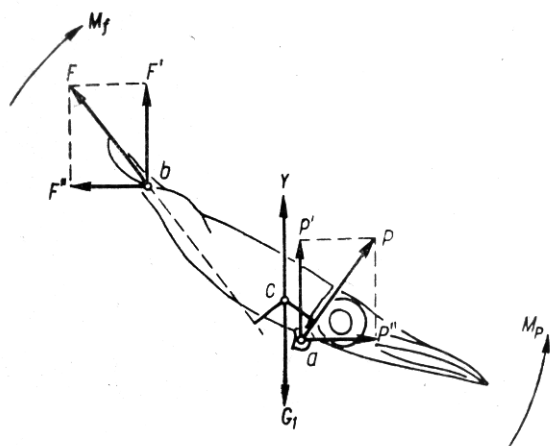


Рис. 4. Схема приложения сил, действующих в вертикальной плоскости на тело кальмара в момент неподвижного парения: F — пропульсивная сила, создаваемая ундулирующей плавников; P — пропульсивная сила, создаваемая гидрореактивным движителем; M_f — момент силы F ; M_p — момент силы P ; Y — подъемная сила; G_1 — сила тяжести; c — центр тяжести; F' — поддерживающая сила плавников; P' — поддерживающая сила гидрореактивного движителя.

жен всплывать (вертикальный взлет), если общая поддерживающая сила численно превосходит величину силы остаточного веса.

Кальмар будет находиться в равновесии при условии равенства нулю результирующей силы и момента результирующей пары, т. е. при условии:

$$F + P + G = 0, \quad (3)$$

$$M_f + M_p + M_g = 0. \quad (4)$$

Было выяснено, что после ампутации плавников *S. oualaniensis*, *I. coindeti* теряют способность к неподвижному парению и начинают двигаться поступательно. Направление поступательного движения кальмара с ампутированными плавниками не прямолинейное, он плывет по синусоиде мантийным концом вперед. В момент выбрасывания струи из воронки (момент

толчка) он плавает по восходящему отрезку кривой, в момент же заполнения водой мантийной полости — по нисходящему. Подобный характер плавания может свидетельствовать о том, что с ампутацией исчезает одна из поддерживающих сил, а именно пропульсивная сила плавников, и нарушается общее равновесие тела. Таким образом, парные латеральные плавники кальмаров, расположенные у самого конца мантии, используются для сохранения условий неподвижного парения. Удаленность плавников от центра тяжести обеспечивает создание большого момента при минимальной затрате мускульной энергии.

Итак, при отсутствии поступательного движения условия неподвижного парения в толще воды у кальмаров обеспечиваются ундуляцией парных латеральных плавников и действием гидрореактивного движителя.

Медленное плавание

При медленном плавании, как указывалось выше, кальмар способен двигаться в любом направлении одинаково легко как мантийным, так и краниальным концом вперед. Характерно, что передний конец тела (с точки зрения условий обтекания)

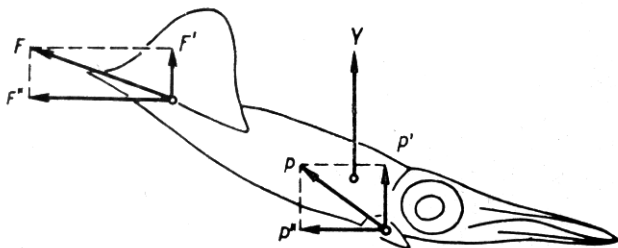


Рис. 5. Схема приложения сил, действующих в вертикальной плоскости на тело кальмара в момент медленного плавания. Обозначения те же, что на рис. 4.

при медленном плавании расположен выше; другими словами, при данном режиме плавания продольная ось тела составляет угол с направлением поступательного движения (угол атаки) и тело кальмара становится несущей плоскостью. Угол атаки не остается неизменным и регулируется в зависимости от скорости плавания. Величина угла атаки у кальмаров *S. oualaniensis* и *I. coindetii* при плавании в аквариуме достигает 20—30°. Сила тяги создается одновременным действием плавников и воронки.

Так как направление силы тяги составляет некоторый угол с линией горизонта (рис. 5) и с направлением поступательного движения кальмара, эту силу можно разложить на две состав-

ляющие, по направлению движения (F'' —для плавников и P'' —для гидрореактивного движителя) и перпендикулярно к нему (F' —для плавников и P' —для воронки). Составляющие и P' будут являться поддерживающими (подъемными) силами, не дающими кальмару в момент медленного плавания опускаться на дно. Кроме того, само тело при наличии положительного угла атаки создает дополнительную поддерживающую силу.

Величина подъемной силы, как известно из аэродинамики (Мартынов, 1958), зависит, в частности, от величины относительного удлинения крыла. Для определения величины относительного удлинения тела головоногих моллюсков нами была использована формула, применяющаяся для определения относительного удлинения λ крыла конечного размаха, поскольку тело моллюсков можно аналогизировать с крылом.

$$\lambda = \frac{l^2}{S}, \quad (5)$$

где l —длина крыла по размаху (в нашем случае наибольшая ширина тела), S —площадь крыла (в нашем случае площадь продольной горизонтальной проекции тела).

Даже при весьма малых относительных удлинениях крыла, при $\lambda \approx 1/30$ уже имеет место подъемная сила (Мартынов, 1958). С увеличением λ величина подъемной силы возрастает. Зная относительное удлинение, можно с достаточной степенью определенности судить о величине подъемной силы, создаваемой корпусом. Исходя из этого, было интересно рассмотреть относительное удлинение тела Cephalopoda, относящихся к разным экологическим группам. Для исследования были взяты следующие виды: *E. moshata*, *S. officinalis*, *S. elegans*, *Omm. sagittatus*, *Omm. sloanei-pacificus*, *O. banksii*, *I. coindetii*, *G. fabricii*, *A. media*, *Anc. lichtensteini*, *Omm. pteropus*, *L. vulgaris*, *L. forbesi*, *L. edulis*.

Величина относительного удлинения тела головоногих моллюсков колеблется в пределах от $1/6$ до $2/5$ (0,16—0,40), т. е. значительно превышает то минимальное значение λ , при котором имеет место подъемная сила. Известно также (Мартынов, 1958), что подъемная сила растет с увеличением относительной толщины профиля и достигает максимума при толщине профиля, равной 9—13% хорды. Рассматривая величину наибольшей относительной толщины (высоты) тела Teuthoidea, можно заметить, что H составляет 10,8—17,6% абсолютной длины; высота тела кальмаров, таким образом, численно приближается к указанным оптимальным значениям толщины профиля. Вполне возможно, что функциональный смысл этого явления в какой-то степени связан с выполнением телом кальмаров функции несущей плоскости.

Значительное увеличение у представителей придоннопелагических *Sepiidae* (0,39—0,40) происходит за счет сильного дорсовентрального сжатия тела, которое нужно рассматривать прежде всего как приспособление к маскировке на дне. Можно думать, что способность тела к выполнению функции несущей плоскости у каракатиц сводится к минимуму, так как они регулируют плавучесть. У осьминогов, имеющих отрицательную плавучесть, в момент плавания, по-видимому, также должна возникать некоторая подъемная сила. Некоторые осьминоги способны увеличивать подъемную силу, используя для этой цели тонкую кожистую перепонку между руками. В момент толчка вторая и третья пары рук разводятся широко в стороны, тогда как остальные руки вытягиваются вдоль продольной оси тела. Ручная перепонка раскрывается, образуя дополнительную несущую плоскость (Попов, 1963). Как широко распространено это явление среди осьминогов, неизвестно.

Величина подъемной силы зависит еще от целого ряда причин, к числу которых относится скорость движения. Со скоростью подъемная сила связана прямой зависимостью. В онтогенезе *Cephalopoda* с увеличением размеров животных и доступных им скоростей движения величина подъемной силы должна соответственно увеличиваться.

При медленном плавании форма тела кальмаров меняется незначительно, так как кальмары набирают в мантийную полость небольшой объем воды. Так как форма тела у кальмаров, имеющих тонкий и гибкий скелет, может легко изменяться, то в одних случаях дорсальный контур профиля их более выпуклый, чем вентральный, в других же наоборот. При режиме медленного плавания эти различия в форме тела не имеют принципиального значения с точки зрения механики.

Таким образом, создание системы поддерживающих сил, нейтрализующих действие силы остаточного веса при медленном плавании у нектонных кальмаров, достигается ундуляцией парных латеральных плавников, действием гидрореактивного движителя, а также всем телом, функционирующим как своеобразная несущая плоскость.

Быстрое плавание

Стремительные броски кальмаров при быстром плавании сопровождаются сильными периодическими изменениями формы тела, т. е. нестационарность движения еще более увеличивается. В течение одного цикла работы гидрореактивного движителя толщина тела изменяется почти в два раза.

Продольная ось тела кальмаров при быстром плавании совпадает с направлением поступательного движения, тело сохраняет постоянный нулевой угол атаки, что имеет чрезвычайно

важное значение для создания поддерживающей силы, действующей в вертикальной плоскости. Все дело в том, что при нулевом угле атаки профиль только в том случае создает подъемную силу, если его верхний контур более выпуклый, чем нижний. Применительно к кальмарам это следует понимать таким образом, что дорсальный контур их профиля в момент быстрого плавания должен быть более выпуклым, чем вентральный. Как уже отмечалось, вследствие очень тонкого и гибкого скелета, форма вертикальной продольной проекции мантии у кальмаров подвержена сильным изменениям. Относительный вес скелета у пелагических видов кальмаров не превышает 0,2—0,5% общего веса тела (Зуев, 1965б). Аквариумные наблюдения позволили нам установить, что при быстром плавании в одних случаях дорсальный контур профиля у кальмаров остается более выпуклым, чем вентральный, в других — наоборот.

Степень вертикальной асимметрии тела головоногих моллюсков ($\bar{f}_1$) оказалось возможным выразить отношением:

$$\bar{f}_1 = \frac{f_1}{L_a} = 100, \quad (6)$$

где f_1 — расстояние от средней линии профиля тела до продольной оси его, L_a — абсолютная длина тела.

При рассмотрении схемы сил, действующих в вертикальной плоскости в каждом из этих случаев, оказывается, что в первом случае (дорсальный контур профиля более выпуклый, чем вентральный) разложение пропульсивной силы гидрореактивного движителя на составляющие показывает, что вертикальная составляющая P' является подъемной силой. Кроме того, вследствие возникающего градиента давлений на дорсальной и вентральной сторонах тела само тело становится несущей плоскостью, т. е. создает подъемную силу (Прандтль, 1949), рис. 8.

Экспериментальное создание подъемной силы корпусом кальмаров на режиме быстрого плавания было доказано путем изучения движения в воде модели кальмара *Symplectoteuthis oualaniensis* (Lesson) (Зуев, 1965в, 1965г). Образцом для изготовления модели послужил кальмар, пойманный в Аденском заливе, абсолютная длина которого составляла 26,0 см. Изготовленная из дерева модель представляла точную копию оригинала, увеличенную в 4,4 раза. Длина модели — 114,4 см. Вертикальная кривизна корпуса модели, как и у моделируемого оригинала — 2,70. Путем огрузки модели была придана слабо отрицательная плавучесть. Создание корпусом модели подъемной силы было изучено с помощью специально сконструированной установки, предложенной Ю. Г. Алеевым, которая дает возможность фотографировать все стадии движения. Параллельно борту судна под поверхностью воды на глубине 5—10 см

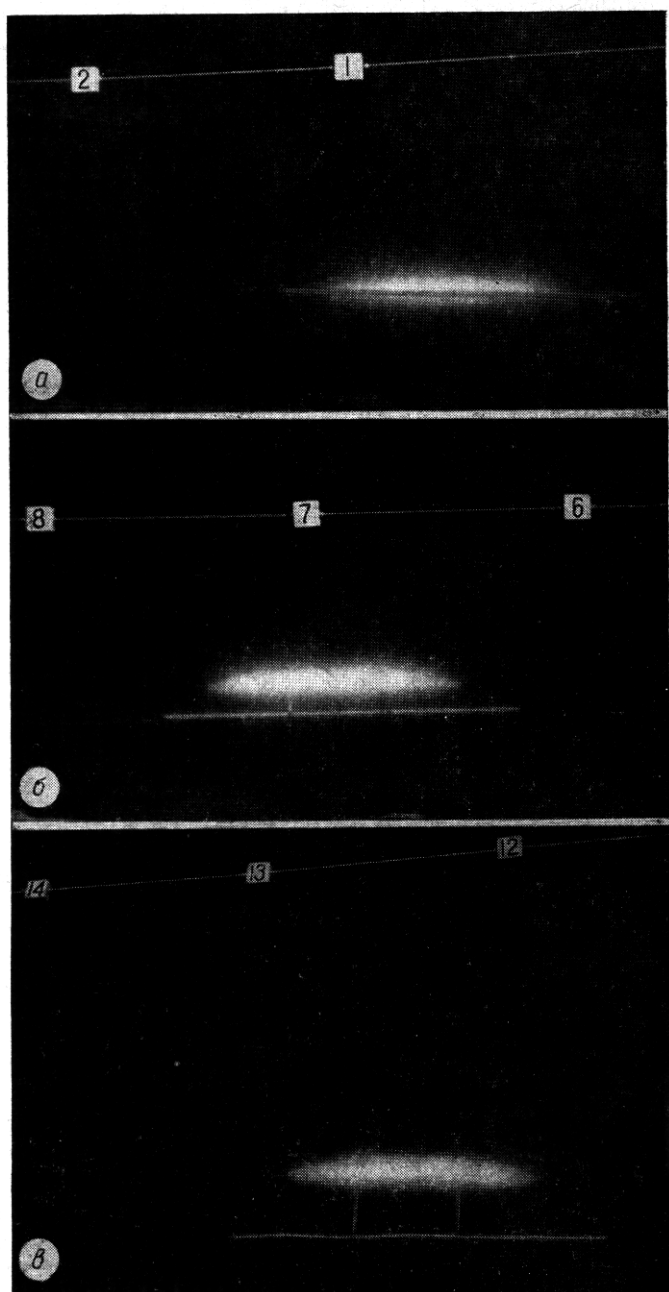


Рис. 6. Последовательные моменты движения модели кальмара. Точка 1 метражного шнура совпадает с передним концом модели, находящейся в исходном положении.

натягивается стационарный трос, вдоль которого скользит модель. В бок модели на продольной оси вставлены два металлических стержня. Свободные концы стержней неподвижно соединены металлической трубкой, которая проходит параллельно продольной оси модели и имеет длину, несколько превышающую длину модели. Посредством трех соединительных колец трубка крепится к стационарному тросу. Для буксировки модели служит буксировочный трос, соединенный с передним соединительным кольцом трубки. Буксировка осуществляется с помощью лебедки. Скорость буксировки — 1,2—1,3 м/сек.

Положение модели в каждой стадии помогает фиксировать натянутый вдоль стационарного троса над поверхностью воды метражный шнур. Отметка 1 метражного шнура совпадает с передним концом модели в исходном положении (рис. 6, а). На фотографии модель в исходном положении видна в профиль. При буксировке вследствие возникновения некоторой подъемной силы, направленной в сторону более выпуклой спины, модель начинает постепенно смещаться в эту сторону. Смещение модели в направлении спины с увеличением пути пробега увеличивается (рис. 6, б). Длина установки достигала 14 м (отметки 1—15 метражного шнура). Угол поворота модели вокруг оси системы достиг 70—80° (рис. 6, в).

Однако быстрое плавание при сохранении дорсовентральной асимметрии представляет лишь частный случай. Как правило, кальмары при быстром плавании сохраняют вентродорсальную асимметрию (вентральный контур мантии более выпуклый, чем дорсальный). По-видимому, анатомически это объясняется дорсальным расположением скелетной пластинки (гладиуса). В этом случае истинная подъемная сила будет создаваться лишь действием гидрореактивного движителя (рис. 7), тогда как сила Y из поддерживающей превращается в заглубляющую.

Необходимо помнить, что в любом случае создания вертикальных сил большую роль играют гибкие руки, изменение положения которых относительно мантии влияет на абсолютную величину этих сил. Горизонтальное уплощение третьей пары рук у кальмаров, особенно значительное у подвижных видов, и образование ручных плавников нужно рассматривать не только как приспособление к более надежному обеспечению вертикальной динамической устойчивости (смотри ниже), но и как увеличение общей площади горизонтальной продольной проекции тела с целью создания в конечном счете большей подъемной силы. Сохранение прямолинейного направления движения требует, чтобы общая заглубляющая сила компенсировалась поддерживающей силой, равной ей по величине и противоположной по направлению. Равенство нулю равнодействующей этих сил и их моментов обеспечивается, без сомнения, действием рук.

Прекращение работы гидрореактивного движителя должно привести к погружению кальмара под действием силы остаточного веса, однако большая частота пульсаций (до пяти раз в

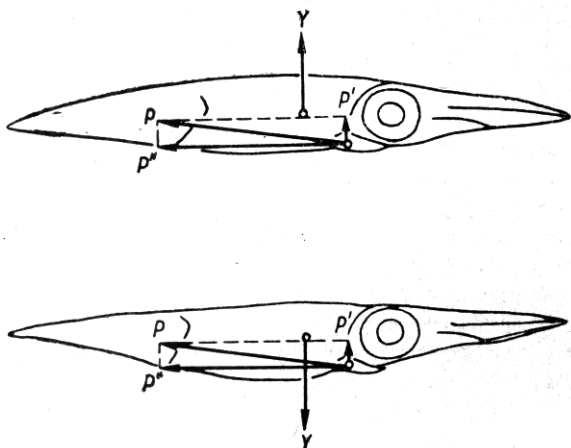


Рис. 7. Схема приложения сил, действующих в вертикальной плоскости на тело кальмара в момент быстрого плавания. Обозначения те же, что на рис. 4.

секунду) и сильная инерция не дают возможности наблюдать это явление, визуально хорошо выраженное при медленном плавании.

ФИЛОГЕНЕЗ ПРИСПОСОБЛЕНИЙ, НАПРАВЛЕННЫХ НА НЕЙТРАЛИЗАЦИЮ ДЕЙСТВИЯ СИЛЫ ТЯЖЕСТИ

Изучение приспособлений, направленных на нейтрализацию действия силы тяжести не только дает возможность правильно понять способность головоногих моллюсков к движению, но также позволяет осветить в некоторой степени пути их эволюции. Все наутилоидеи имели наружную раковину, разделенную на камеры, и сифон. У ныне живущих форм камеры заполнены жидкостью и газом, перемещение которых осуществляется через сифон. Наличие газового гидростатического аппарата у наутилоидей облегчает им плавание и парение в воде, но исключает возможность быстрых вертикальных миграций вследствие сильной сжимаемости газа. Резкий перепад давлений нарушает условия статического равновесия, для восстановления которых необходимо какое-то время. Современные наутилусы являются медленноплавающими мегалопланктонными животными.

Характерной особенностью древних внутреннераковинных головоногих являлось более или менее равномерное развитие

всех трех частей раковины (Крымгольц, 1958). У них был хорошо развит прямой конический фрагмокон, задняя часть которого была окружена ростром. Проостракум различной длины, тонкий и хрупкий. Говорить слишком определенно об образе жизни белемнитов затруднительно, так как до наших дней не сохранилось ни одной их формы. Однако это можно с известной долей условности представить по аналогии с современными кальмарами, которые морфологически сходны с белемнитами. Удлиненная веретеновидная мантия, наличие прочного внутреннего скелета и парных плавников позволяет сделать вывод, что белемноидеи были неплохими пловцами (Крымгольц, 1958; Найдин, 1965). Гидростатическим аппаратом у белемнитов был внутренний скелет, точнее фрагмокон, разделенный на камеры более или менее вогнутыми назад поперечными перегородками. Вблизи брюшного края через все камеры проходил сифон, обеспечивающий поступление газа в камеры. По-видимому, белемниты могли регулировать количество газа в камерах фрагмокона, а соответственно, и свою плавучесть. Скорее всего, по аналогии с современными каракатицами, изменение удельного веса белемнитов обеспечивалось поступлением и выделением жидкости, а не газа.

Наличие развитого газового гидростатического аппарата у белемнитов дает основание предполагать, что способность к быстрым и большим вертикальным перемещениям у них должна была быть несколько ограниченной, в отличие от современных нектонных кальмаров. В этом отношении весьма интересны указания Д. П. Найдина (1965) о том, что белемниты населяли шельфовые моря с глубинами 100—200 м. Современные *Sepiidae*, как правило, не опускаются также ниже 200 м.

Приспособления к нейтрализации действия силы тяжести у современных *Cephalopoda* в зависимости от особенностей их экологии развиты не одинаково. Газовый гидростатический аппарат в значительно измененном виде сохраняется лишь у придоннопелагических *Sepiidae* и планктонных *Spirulidae*. У планктонных кальмаров он заменяется полностью жидкостным гидростатическим аппаратом (Denton and Gilpin-Brown, 1959; Clarke, 1962). У нектонных форм *Teuthoidea* и придонных *Octopoda* гидростатический аппарат как специальное морфологическое образование не существует вообще.

У придоннопелагических *Sepiidae* и пелагических *Spirulidae* сохраняется довольно массивная внутренняя раковина. Основную часть раковины каракатиц составляет выпукло-овальная или ромбоидально-овальная пластина проостракума, расположенная под кожными покровами на спинной стороне. Спинная часть фрагмокона превращена в толстую пористую, слоистую пластину. Объем раковины у каракатицы достигает 9% общего веса тела. У спироулы начальная часть фрагмокона свернута в

спираль. Камеры раковины заполнены жидкостью и газом, что обеспечивает животным нейтральную плавучесть. В зависимости от изменения внешнего давления происходит перераспределение в камерах жидкости и газа: жидкость выдавливается либо, наоборот, проникает в камеры через сифункулярную мембрану, связанную непосредственно с кровеносной системой. Способность к активному управлению плавучестью для *Sepiidae* пока точно не установлена, хотя ее наличие предполагается (Denton a. Gilpin-Brown, 1961c; Joysey, 1961).

У планктонных современных *Teuthoidea* действует жидкостный гидростатический аппарат (Denton, Shaw, Gilpin-Brown, 1958). Особая полость планктонных кальмаров заполнена легкой жидкостью с удельным весом около 1,010, которая создает нейтральную плавучесть. Благодаря наличию этой жидкости кальмары получают возможность легко парить в воде. Замена газового гидростатического аппарата жидкостным представляет собой более прогрессивное явление, поскольку открывает для кальмаров возможность к быстрым вертикальным миграциям: легко и сильно сжимаемый газ заменяется практически несжимаемой жидкостью, что обеспечивает постоянное сохранение статического равновесия.

У современных нектонных *Teuthoidea* скелет представлен лишь тонкой и узкой конхиолиновой пластинкой проостракумом, которую называют гладиусом. Объем скелета составляет всего 0,5% общего объема тела, а вес скелета — 0,2—0,5% веса тела. Скелет кальмаров выполняет опорную функцию. Плавучесть нектонных кальмаров не достигает нейтрального значения, хотя в онтогенезе приближается к нему ($\Delta = -0,02$). Тенденция к уменьшению удельного веса объясняется, по-видимому, сильной редукцией жестких и тяжелых скелетных образований, а также биохимическими особенностями. Кроме того, у нектонных кальмаров приспособления гидростатического действия дополняются приспособлениями гидродинамическими: в ряде случаев при быстром и медленном режимах плавания тело выполняет функцию несущей плоскости, создает подъемную силу.

У придонных тесно связанных с субстратом осьминогов удельный вес тела более значительно превышает удельный вес воды ($\rho = 1,06$). Однако приспособления гидростатического действия у осьминогов все же имеются. К числу таковых относится практически полная редукция скелета, еще более сильная, чем у нектонных кальмаров (Зуев, 1965б), которая одновременно способствует их лучшей маскировке на дне. С энергетической точки зрения тенденция к уменьшению удельного веса у представителей всех экологических групп вполне объяснима. Более значительное уменьшение удельного веса у осьминогов, дальнейшее приближение их плавучести к нейтральному уровню, по-видимому, не вызывается экологическими необходимостями, так

как в противном случае (при нейтральной плавучести) осьминог может быть легко оторван от субстрата. Наличие отрицательной плавучести ($\Delta = -0,03$) позволяет осьминогам в течение длительного времени оставаться на грунте, не применяя специальных морфологических приспособлений для прикрепления.

ПРИСПОСОБЛЕНИЯ, ОБЕСПЕЧИВАЮЩИЕ СТАБИЛИЗАЦИЮ И ИЗМЕНЕНИЕ НАПРАВЛЕНИЯ ДВИЖЕНИЯ

Нектонный образ жизни и хищный характер питания большинства головоногих требует наряду с приспособлениями к быстрому поступательному движению также приспособлений к высокой маневренности, способности мгновенного изменения направления движения — поворотливости, торможению и т. п. Эти качества необходимы как в моменты охоты за добычей, так и при бегстве от врагов. Совершенство кальмаров как пловцов заключается, в частности, и в том, что они легко изменяют направление движения, резко поднимаются вверх и опускаются совершенно вертикально вниз, неподвижно парят на одном месте, бросаются внезапно в стороны, мгновенно останавливаются, плавают назад. Все, кому приходилось наблюдать за живыми кальмарами в море, отмечают их изумительную способность молниеносно исчезать при приближении опасности (Lane, 1957; Jaesckel, 1958), причем при бегстве кальмары могут выпрыгивать из воды. Прыжки над поверхностью воды свойственны, видимо, многим видам. Мы наблюдали в Аденском заливе прыжки над поверхностью воды кальмаров *S. oualaniensis*.

Морфологические особенности, обеспечивающие стабилизацию и изменение направления движения. Динамическая устойчивость и поворотливость

Морфологические особенности головоногих моллюсков, функционально связанные со стабилизацией и изменением направления движения (торможением), обеспечиваются строением и расположением движителя, формой тела, местоположением и морфологией парных латеральных плавников и рук со щупальцами. Комплексное использование этих приспособлений обеспечивает головоногим, и прежде всего, пелагическим кальмарам, высокие маневренные качества.

Физически изменение первоначального направления движения происходит путем создания вращающих моментов, действующих относительно центра динамического давления. Как показал Ю. Г. Алеев (1963), в момент поворота на рыбу, плывущую какой-то промежуток времени под углом к направлению про-

дольной оси тела, действует пара сил — сила инерции и сила сопротивления воды. Сила инерции, приложенная в центре тяжести, вследствие наличия угла между направлением движения рыбы и ее продольной осью, имеет составляющую R , нормальную к этой оси. Сила R является центробежной силой. Сила сопротивления приложена в центре динамического давления и направлена в сторону, противоположную направлению движения. В случае движения рыбы под углом к направлению своей продольной оси, сила сопротивления имеет составляющую F ,

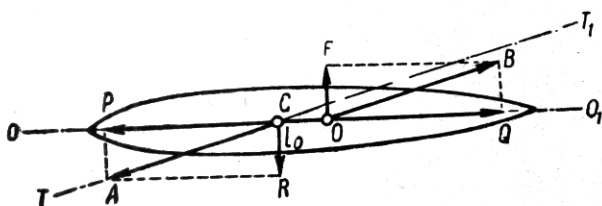


Рис. 8. Действие стабилизирующей пары сил (по Ю. Г. Алееву, 1963): A — сила инерции; B — сила сопротивления; P , R , F , Q — их составляющие; c — центр тяжести; o — центр динамического давления; l_o — плечо момента пары FR ; TT_1 — траектория; OO_1 — продольная ось тела.

нормальную к этой оси. Антипараллельные силы R и F образуют пару сил, вращающий момент которой может оказывать стабилизирующее или разворачивающее действие (рис. 8). Стабилизирующим (отрицательным) момент будет в том случае, когда центр динамического давления расположен сзади центра тяжести (c). В этом случае действие пары сил затрудняет поворот, стремясь отклонить передний конец тела в сторону, противоположную той, в которую производится поворот. Если же центр динамического давления (o) расположен впереди центра тяжести (c), то момент будет разворачивающим, т. е. положительным, облегчающим поворот тем, что стремится отклонить передний конец тела в сторону поворота. Величина вращающего момента практически зависит от двух основных элементов: 1) величины площади продольной проекции (вертикальной или горизонтальной), от которой в значительной мере зависит величина силы F , и 2) величины проекции на продольную ось тела расстояния между центром тяжести (c) и центром проекции (o), что представляет собою плечо момента.

Морфологически выполнение поворота обеспечивается в основном благодаря изменению направления выбрасываемой из воронки струи, т. е. благодаря повороту свободного конца воронки. При прямолинейном поступательном движении в целях снижения общего сопротивления у кальмаров воронка плотно прижимается к вентральной поверхности головы, где имеется

специальная вороночная ямка, так называемая *foveola* (Berry, 1912, 1914). Подвижность свободного конца воронки дает возможность головоногим производить выбрасывание струи под любым углом и в любом направлении по отношению к продольной оси тела, и тем самым легко менять направление движения. Для изменения первоначального движения на 180° кальмару достаточно развернуть свободный конец воронки в противоположную сторону. При повороте вниз направление струи составляет больший угол с продольной осью тела, при повороте вверх величина угла уменьшается. При поворотах влево и вправо свободный конец воронки направлен вправо и влево.

Само строение корпуса кальмаров предполагает равнозначность поворотов как в горизонтальной, так и в вертикальной плоскостях: мантия кальмаров в поперечном сечении приближается к округлой, так что потенциальная возможность поворота в любом направлении одинакова. Для изменения направления движения служат также парные латеральные плавники, выполняющие функции рулей, горизонтальных и вертикальных. Эффективность плавников как рулей зависит прежде всего от степени их удаленности от центра динамического давления. Чем дальше от центра динамического давления расположен плавник, тем больший вращающий момент он создает. С. Якель (Jaeckel, 1958) отмечает, что *S. officinalis* совершает повороты с помощью плавниковой волны. Непосредственно в момент поворота в горизонтальной плоскости один из плавников перестает ундулировать, тогда как ундуляция другого плавника усиливается; более того, в некоторых случаях волны пробегают по плавникам в противоположном направлении, тем самым ускоряя поворот.

У кальмаров рулевая функция плавников выражена особенно отчетливо. У нектонных видов плавники отнесены к самому концу мантии, т. е. наиболее удалены от центра динамического давления. Терминальные плавники — наиболее совершенные рули. Повороты кальмаров облегчаются также за счет гибкости мантийного конца. В результате наших наблюдений за движением кальмаров *S. oualaniensis*, *Anc. lichtensteini*, *I. coindetii*, *L. vulgaris* было установлено, что мантийный конец всех кальмаров при поворотах изгибается, причем угол изгиба довольно значителен. У всех перечисленных видов (за исключением *L. vulgaris*) он достигает $20-30^\circ$ (вертикальный угол изгиба). Угол изгиба мантии в горизонтальной плоскости несколько меньше — $15-20^\circ$ (рис. 9). У *L. vulgaris* вертикальный угол изгиба составляет $10-15^\circ$, а горизонтальный — 10° . Обнаруженные различия коррелятивно связаны со строением гладиуса этих видов: у *L. vulgaris* в отличие от остальных видов гладиус имеет вид широкого пера. Значительную роль при поворотах играют руки и плавники. В результате их одновре-

менного действия возникает пара сил, создающая необходимый вращающий момент. Таким образом, пелагические кальмары имеют совершенную систему рулей (вертикальных и горизонтальных), состоящую из передних рулей — рук и задних — плавников. Передние и задние рули кальмаров топографически расположены на противоположных концах тела, т. е. максимально

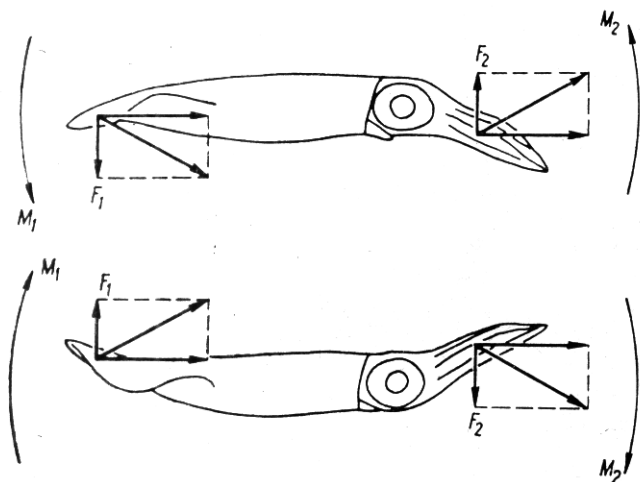


Рис. 9. Схема поворота кальмара в вертикальной плоскости. F_1 и F_2 — разворачивающие силы; M_1 и M_2 — вращающий момент.

удалены от центра динамического давления, что усиливает их действия. Однако руки головоногих моллюсков являются не только рулями. Их основной функцией остается захват и удержание добычи, поэтому рассматривая строение рук у представителей разных экологических групп, можно видеть, что их относительная длина сама по себе еще не может свидетельствовать о способности животного к плаванию.

Стабилизация прямолинейного поступательного движения у головоногих обеспечивается наличием рук, третья пара которых у кальмаров несет так называемые ручные плавники. Уже у каракатиц вентральная пара рук несколько уплощается дорсовентрально, так что при их вытягивании вдоль продольной оси тела образуются выступающие латерально кили. Ручные плавники, расположенные при плавании далеко сзади центра тяжести, выполняют функцию стабилизаторов (рис. 10). У придонных осьминогов все руки по своему строению одинаковы и не имеют никаких наружных дополнительных образований.

Исследования динамической устойчивости и поворотливости рыб, проведенные Ю. Г. Алеевым (1956, 1957а, 1957б, 1958а, 1959, 1963), дали возможность количественно оценить развитие морфологических особенностей, функционально связанных с стабилизацией и изменением направления движения. В нашей работе использована методика Ю. Г. Алеева.

Величина динамической устойчивости характеризует положение движущегося тела в потоке, его способность изменять направления движения. С увеличением динамической устойчивости поворотливость и динамическая устойчивость связаны между собой обратной зависимостью. Методика Ю. Г. Алеева полностью распространяется и на головоногих, так как выполнение поворотов как рыбами, так и Cephalopoda одинаково. Непосредственно в момент поворота тело головоногих несколько изгибается. Это изгибание обеспечивается гибкими руками и сгибаемостью мантийного конца. Струя воды из воронки в момент поворота также изменяет направление. Поворот тела не совершается мгновенно, какой-то отрезок времени продольная ось животного не совпадает с направлением его движения, т. е. имеет место поперечный снос. Вращающие моменты при поперечном сносе тела могут либо усиливать вращение, либо препятствовать ему. Наши исследования показали, что вращающий момент у головоногих моллюсков, как правило, остается отрицательным, стабилизирующим, т. е. способствует сохранению динамической устойчивости в момент поворота. Величина динамической устойчивости невелика и практически приближается к нулю, в то время как у рыб горизонтальная динамическая устойчивость в момент поворота остается довольно значительной. Это можно объяснить тем, что способ движения рыб отличен от способа движения головоногих: если продольная ось тела рыбы при плавании постоянно отклоняется в горизонтальной плоскости, то тело Cephalopoda сохраняет постоянное положение в этой плоскости и не нуждается в дополнительном обеспечении горизонтальной устойчивости.

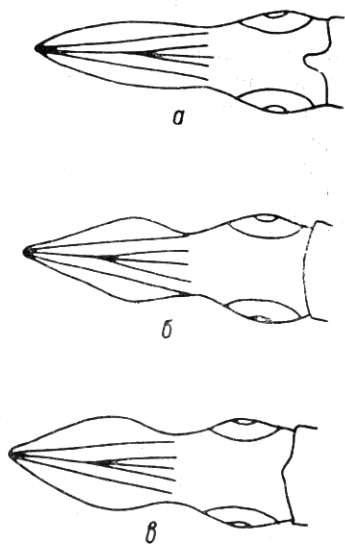


Рис. 10. Степень развития ручных плавников у кальмаров. а — *Loligo forbesi* Steens-trup; б — *Symplectoteuthis oualaniensis* (Lesson); в — *Ancistroteuthis lichtensteini* (D'Orbigny).

Величина динамической устойчивости, характеризуемая показателями динамической устойчивости $z_{\min}$ и $z_{\max}$, $Z_{\max}$ и $Z_{\min}$ (Алеев, 1963), и изменения ее в онтогенезе были изучены нами на примере следующих видов: *E. moschata*, *S. officinalis*, *I. coindetii*, *L. vulgaris*, *Anc. lichtensteini*.

Необходимо отметить, что у головоногих моллюсков в отличие от рыб величина динамической устойчивости остается постоянной как при поступательном движении, так и при повороте, поскольку у них не происходит изменения площади продольной проекции при повороте (при быстром плавании плавники кальмаров все время остаются плотно прижатыми к телу). Поэтому показатель максимальной горизонтальной динамической устойчивости $Z_{\min}$ равен показателю минимальной горизонтальной динамической устойчивости $Z_{\max}$, а соответственно равны показатели максимальной вертикальной динамической устойчивости $z_{\min}$ и минимальной вертикальной динамической устойчивости $z_{\max}$. Далее идет речь о $Z_{\max}$ и $z_{\max}$, так как рассматривается динамическая устойчивость при поворотах.

Общим для всех изученных нами видов является то, что значение $Z_{\max}$ и $z_{\max}$ приближаются к нулю, свидетельствуя о достаточно высокой поворотливости головоногих. С увеличением размеров животных наблюдается уменьшение величины стабилизирующего момента. Исключение составляет придонный осьминог *E. moschata*, у которого в онтогенезе разворачивающая пара превращается в стабилизирующую. Можно, однако предполагать, что для придонных ползающих форм, постоянно живущих на дне и лишь незначительное время проводящих в движении, показатель динамической устойчивости не является характерным. У каракатицы *S. officinalis* величина горизонтальной динамической устойчивости ($Z_{\max}$) значительно меньше в числовом выражении величины $z_{\max}$, что находится в связи с особенностями морфологии. У сепии $z_{\max}$ обеспечивается сильным дорсовентральным сжатием тела, которое, как уже отмечалось, является приспособлением к лучшей маскировке. Дальнейшее увеличение $z_{\max}$ у каракатиц, без сомнения, было бы связано с уменьшением величины горизонтальной проекции тела, что оказалось бы нецелесообразным, так как привело бы к демаскировке животного. В онтогенезе Sepiidae динамическая устойчивость уменьшается, увеличивая поворотливость.

У пелагических кальмаров значение стабилизирующего момента менее значительно. В онтогенезе поворотливость их еще более увеличивается, однако величины $Z_{\max}$ и $z_{\max}$ остаются отрицательными. С увеличением размеров животного и увеличением скорости плавания возрастает и сила сопротивления, затрудняющая выполнение поворота и увеличивающая стабилизирующий момент. Исходя из этого, маневренность крупного кальмара должна быть хуже, чем маленького, однако величина

стабилизирующего момента в онтогенезе как Sepioidea, так и Teuthoidea уменьшается, т. е. их поворотливость увеличивается.

Это увеличение поворотливости происходит за счет прогрессивного развития морфологических особенностей, направленных на ослабление стабилизирующей пары. К их числу относится уменьшение расстояния между центром тяжести и центром динамического давления, перемещение центра динамического давления ближе к центру тяжести. Кроме того, в онтогенезе каракатиц и кальмаров имеет место уменьшение относительных величин продольных проекций тела. Все это в совокупности ведет к увеличению поворотливости головоногих в онтогенезе (рис. 11).

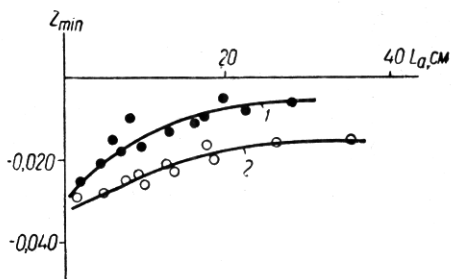


Рис. 11. Кривые для различных видов головоногих. 1—*Loligo vulgaris* Lamarck; 2—*Sepia officinalis* Linne.

При рассмотрении показателей $Z_{\max}$ и $z_{\max}$ у всех без исключения видов обращает на себя внимание тот факт, что $z_{\max}$ обеспечен более надежно. Нужно полагать, что в основе этого явления лежит способ движения головоногих, в частности, расположение движителя в вертикальной плоскости ниже горизонтали центра тяжести. Выбрасывание струи из воронки даже под незначительным углом к продольной оси тела стремится отклонить передний конец тела вверх, тогда как в горизонтальной плоскости каких-либо постоянно действующих моментов нет. Следовательно, необходимо, чтобы вертикальная динамическая устойчивость морфологически была обеспечена более надежно, препятствуя тем самым отклонению переднего конца тела в вертикальной плоскости и сбиванию с курса. Морфологически увеличение $z_{\max}$ у головоногих происходит за счет некоторого дорсовентрального сжатия тела, а также за счет развития ручных плавников.

Торможение

Физический смысл торможения состоит в дополнительном создании силы сопротивления. Морфологические приспособления организма, обеспечивающие торможение, функционально противоположны тем его приспособлениям, которые создают пропульсивную силу.

Торможение у головоногих осуществляется по-разному, в зависимости от конкретных условий. У представителей Decapoda и Ostopoda оно может происходить регулированием силы вы-

брасывания струи. Регулятором в данном случае является само устройство воронки: стенки воронки снабжены кольцевыми мышцами, которые при сокращении уменьшают размер сечения входного отверстия. Изменение площади поперечного сечения входного отверстия воронки сопровождается изменением его формы. При медленном плавании у кальмаров входное отверстие широко открыто и имеет овальную форму. При возрастании скорости плавания площадь поперечного сечения входного отверстия воронки уменьшается, а его форма становится эллипсоидной. При быстром плавании входное отверстие имеет вид узкой щели.

Одним из способов торможения у головоногих, кроме того, является моментальное веерообразное разведение рук и расправление парных латеральных плавников с одновременным поворотом свободного конца воронки на 180° , в результате чего происходит резкое увеличение лобового сопротивления за счет турбулизации пограничного слоя уже в самой передней части тела животного. Полная остановка или изменение первоначального направления движения на обратное может быть обеспечено действием лишь одного гидрореактивного движителя. Воронка в этом случае разворачивается свободным концом в сторону направления движения животного. Сила реакции струи вызывает торможение. Часто кальмары прибегают к этому маневру, спасаясь от врагов.

Обычно при торможении головоногие моллюски используют не одно приспособление, а весь их комплекс — одновременно с разведением в стороны рук и плавников изменяются направление и сила выбрасывания струи, — все это значительно усиливает эффект торможения, улучшая маневренные качества.

ЛИТЕРАТУРА

Алеев Ю. Г. О функциональном значении бокового (горизонтального) положения тела у камбалообразных (Pleuronectiformes). — ДАН СССР, 110, 4, 1956.

Алеев Ю. Г. Характеристика и топография функций плавников рыб. — Вopr. ихт. 3, 1957а.

Алеев Ю. Г. Приспособление к движению и поворотливость рыб. — ДАН СССР, 120, 3, 1958а.

Алеев Ю. Г. Об изменении относительной величины плавников рыб в онтогенезе и филогенезе. — ДАН СССР, 120, 1, 1958б.

Алеев Ю. Г. Поворотливость рыб. — В кн. Тр. Севастоп. биол. станции АН СССР, 13, 1959.

Алеев Ю. Г. Функциональные основы внешнего строения рыбы. Изд-во АН СССР, М., 1963.

Андряшев А. П. Определение естественного удельного веса рыб. — ДАН СССР, 43, 2, 1944.

Зернов С. А. Общая гидробиология. Изд-во АН СССР, М., 1949.

Зуев Г. В. О механизме парения пелагических кальмаров. — Биофизика, 10, 1, 1965а.

Зуев Г. В. Основные черты и адаптивное значение эволюции раковины головоногих моллюсков. — Зоол. журн., 4, 2, 1965б.

- Зуев Г. В. Корпус Cephalopoda как несущая плоскость.— Научн. докл. высшей школы сер. биол., 1, 1965в.
- Зуев Г. В. К вопросу о механизме создания подъемной силы корпусом головоногих моллюсков.— Биофизика, 10, 2, 1965 г.
- Зуев Г. В., Махлин В. З. О функциональном значении ростра у актиномаксов.— Палеонт. журн., 1, 1965.
- Кондаков Н. Н. Класс головоногих моллюсков (Cephalopoda). Руководство по зоологии, т. II, Изд-во АН СССР, М., 1940.
- Крымгольц Г. Я. Подкласс Endocochlia. Внутреннераковинные.— В кн. Основы палеонтологии. Моллюски — головоногие. 1958.
- Мартынов А. К. Экспериментальная аэродинамика. Оборонгиз, М., 1958.
- Найдин Д. П. Верхнемеловые белемниты (сем. Belemnitellidae Pavlow) Русской платформы и сопредельных областей. Автореф. дисс. М., 1965.
- Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. Изд-во ЛГУ, 1939.
- Прандтль Л. Гидроаэромеханика. ИЛ, М., 1949.
- Шиманский В. Н. Класс Cephalopoda.— В кн. Основы палеонтологии. Головоногие, 1, 1962.
- Appellöf A. Die shalen von *Sepia*, *Spirula* und *Nautilus*.— Kgl. Svenska vetenskaps. akad. handl., 25, 7, 1893.
- Abel O. Paläobiologie der cephalopoden aus des gruppe dibranchiaten. Iena, 1916.
- Berry S. S. A review of the cephalopods of western North America.— Bull. U. S. bur. fish., 30, 1912.
- Berry S. S. The cephalopoda og the Hawaiian islands.— Bull. U. S. bur. fish., 32, 1914.
- Bert P. Memoire sur la physiologie de la Seiche (*Sepia officinalis* L.).— Mem. soc. sci. phys. et natur. Bordeaux, 5, 1867.
- Bidder A. M. Use of the tentacles, swimming and buoyancy control in the pearly nautilus.— Nature, 196, 4853, 1962.
- Clarke M. R. Respiratory and swimming movements in the Cephalopod *Cranchia scabra*.— Nature, 196, 4852, 1962.
- Denton E. The buoyancy of fish and cephalopods.— Progr. Biophys., 11, 1961.
- Denton E. a. Gilpin-Brown J. Buoyancy of the Cuttle-fish.— Nature, 184, 4695, 1959.
- Denton E. a. Gilpin-Brown J. Daily changes in the cuttlefish.— J. Physiol, 151, 1960.
- Denton E. a. Gilpin-Brown J. The buoyancy of the cuttlefish, *Sepia officinalis*.— J. mar. biol. Ass. U. K., 41, 1961a.
- Denton E. a. Gilpin-Brown J. The effect of light on the buoyancy of the cuttlefish. 1961b.
- Denton E. a. Gilpin-Brown J. The distribution of gas and liquid within the cuttlebone. 1961c.
- Denton E., Shaw T., Gilpin-Brown J. Bathyscaphoid squid.— Nature, 181, 4652, 1958.
- Denton E., Gilpin-Brown J., Howarth J. The osmotic mechanism of the cuttlebone.— J. mar. biol. Ass. U. K., 41, 1961.
- Jaekel S. G. A. Cephalopoden.— Tierwelt d. Nord- und Ostsee, Lief. 37, T. IX, 1958.
- Joysey K. A. Life and its environment in ancient seas.— Nature, 192, 4806, 1961.
- Krogh A. Osmotic regulation in aquatic animals.— Cambridge Univ. Press, 1939.
- Lane F. W. Kingdom of the Octopus. London, 1957.
- Lowndes A. G. Density of fishes.— Ann. mag. nat. hist. ser. 12, 12, 88, 1955.