

УДК 591.524.13:591.173+532.5

ДВИЖЕНИЕ И ДВИЖИТЕЛИ НЕКТЕРОВ

Ю. Г. АЛЕЕВ

Институт биологии южных морей Академии наук Украинской ССР

На основании морфологических и экспериментальных биогидродинамических исследований дана классификация способов поступательного движения нектёров и нектонных движителей. Все многообразие свойственных нектонным животным движителей сведено к 3 основным типам: ундуляционному, весельному и гидрореактивному. Рассматриваются строение движителей различных типов и их работа, изученная с помощью специализированной стендовой киносъемки, подводной киносъемки и аэрокиносъемки. Приводится функциональная характеристика различных нектонных движителей и рассматривается их экологическое значение. Анализируются факторы, определяющие развитие нектонных движителей в филогенезе и онтогенезе.

Изучение нектона как особого эколого-морфологического типа животных (Алеев, 1972), побуждаемое в последнее время необходимостью решения ряда актуальных комплексных проблем зоологии, гидробиологии и бионики, заставляет нас обратиться прежде всего к исследованию движения нектонных животных, поскольку именно приспособление к активному поступательному движению в толще воды составляет характернейшую особенность всех нектёров. Между тем до настоящего времени не разработана классификация способов локомоции нектёров и нектонных движителей; недостаточно изученным остается и комплекс основных нектонных приспособлений, связанных с движением. Все это тормозит развитие частных исследований по нектонологии и бионике. На протяжении ряда лет автором проводились разносторонние экспериментальные исследования, имеющие целью выяснение общих закономерностей движения и строения движителей нектёров. Некоторые результаты этих исследований, преимущественно связанные с характеристикой локомоторных аппаратов нектёров, рассматриваются ниже.

Поступательное движение любого животного в любой среде может быть обеспечено 2 способами: во-первых, путем прикрепления к тем или иным движущимся предметам и, во-вторых, путем самостоятельного создания движущей силы. 1-й способ среди нектёров встречается очень редко и всегда — только наряду со 2-м (*Echeneidae* и т. п.). Наибольший интерес представляет 2-й способ, связанный с созданием собственной движущей силы, как наиболее характерный для нектонных животных и обеспечиваемый наиболее сложным комплексом приспособлений.

Для громадного большинства бентонектонных, планктонектонных и эунектонных форм единственным способом движения является плавание в толще воды. Только очень немногие из эунектонных и планктонектонных видов — некоторые представители *Cephalopoda*, а из рыб — представители *Exocoetidae*, *Hemirhamphidae* ex p., *Pantodontidae* и *Gasteropelecidae* способны не только плавать, но и летать, однако полет в большинстве случаев представляет собой лишь выпрыгивание из воды, сопровождаемое пассивным планированием и только в еще более редких случаях является активным полетом, как это имеет место у *Gasteropelecidae*. Все ксеронектонные виды могут не только плавать, но и перемещаться по твердому субстрату — ползать или ходить по нему.

Движущая или локомоторная сила, сообщающая животному поступательное движение, во всех случаях создается в результате специальных локомоторных движений определенных частей тела животного, непосредственно взаимодействующих с окружающей средой. Совокупность их именуется движителем. Движитель несет на себе рабочие локомоторные поверхности, которые при его работе непосредственно отталкиваются от субстрата (вода, воздух, твердый субстрат).

Движители нектонных животных представлены 3 группами.

1. Движители водной среды, предназначенные для создания движущей силы при плавании, могут быть сведены к 3 основным типам: 1) ундуляционному, 2) весельному и 3) гидрореактивному.

2. Движители воздушной среды, предназначенные для создания движущей силы при полете.

3. Движители тактильные, предназначенные для создания движущей силы при движении по поверхности твердого субстрата (дно водоема, берег, ледовый покров и т. д.).

УНДУЛЯЦИОННЫЙ ДВИЖИТЕЛЬ

Наиболее обычным для нектонных животных способом движения является плавание в толще воды с помощью волнообразных изгибаний тела или плавников. Этот способ движения в той или иной мере свойствен представителям почти всех крупных систематических групп (классов) нектёров — *Sagittoidea*, *Cephalopoda*, *Diplorhina*, *Monorhina*, *Placodermi*, *Acanthodei*, *Chondrichthyes*, *Osteichthyes*, *Reptilia* и *Mammalia*, причем для большинства из них является основным или даже единственным (*Sagittoidea*, *Diplorhina*, *Monorhina*, *Placodermi*, *Acanthodei*, *Chondrichthyes*, большинство *Osteichthyes* и нектонных *Reptilia*, из *Mammalia* — *Sirenia*, *Cetacea* и некоторые *Pinnipedia*). Движители, принцип действия которых состоит в создании волнообразных изгибаний рабочих поверхностей, называются ундуляционными (Алеев, 1969). При прохождении по ундуляционному движителю жесткой локомоторной волны передняя косая поверхность волны постоянно встречает сопротивление со стороны воды, в результате чего движителю сообщается некоторая сила P , направленная противоположно направлению движения локомоторной волны. Эта сила P является движущей силой, обеспечивающей поступательное движение животного. Очевидно, что если локомоторная волна проходит по движителю в направлении от переднего конца животного к заднему, то животное будет двигаться передним концом вперед; при обратном направлении движения локомоторной волны — задним концом вперед. Ундуляционный движитель всегда является двусторонним, т. е. во время его работы обе стороны его поочередно выполняют функцию рабочих поверхностей, принимающих на себя силы сопротивления (рис. 1); этим ундуляционный движитель принципиально отличается от весельного (см. ниже). Можно различать 3 вида ундуляционных движителей: осевой, псевдосевого и периферийный.

Осевой ундуляционный движитель (Алеев, 1969) включает в себя те или иные элементы осевого скелета и их непосредственное продолжение, механически более или менее жестко скрепленное с ним — хвостовой плавник. При работе осевого движителя волнообразные локомоторные изгибания в той или иной мере всегда охватывают самое тело животного, т. е. изгибается сама его продольная ось. Изгибания эти чаще всего являются латеральными, поскольку их проще всего обеспечить на основе свойственной всем нектерам билатеральной симметрии тела; латеральные локомоторные изгибания свойственны всем *Agnatha*, рыбам и *Reptilia* (рис. 2, I, II). Реже они являются дорсо-вентральными, как это имеет место у *Sagittoidea*, *Sirenia* и *Ceta-*

сеа (рис. 2, III); дорсо-вентральный характер локомоторных изгибаний у *Sirenia* и *Cetacea* обусловлен необходимостью максимального облегчения поворотов в медиальной плоскости, часто совершаемых при дыхании. *Reptilia*, имеющие более низкий уровень обмена, могут подниматься к поверхности воды значительно реже, чем *Mammalia*, что и имело

решающее значение в определении путей морфологической адаптации представителей этих групп при переходе их от наземного образа жизни к нектонному: *Reptilia* сохранили при этом первичный тип движения, построенный на латеральных изгибаниях тела, свойственный большинству из них не только в воде, но и на суше, тогда как *Sirenia* и *Cetacea* вынуждены были перейти к принципиально иному типу локомоции, основанному на дорсо-вентральных изгибаниях тела.

Ундуляционный движитель осевого типа является одним из наиболее обычных нектонных движителей. Он свойствен *Sagittoidae*, *Agnatha*, громадному большинству рыб (в том числе — наиболее быстрым из них), всем наиболее полно приспособленным к водному образу жизни рептилиям (в том числе — *Ichthyosauria*, *Mosasauroidea*, *Metriorhynchidae*), всем *Sirenia* и *Cetacea*.

В развитии осевого ундуляционного движителя выделяются 2 противоположные, морфологически несовместимые тенденции. Приспособление к небыстрому, но длительному движению приводит к превращению всего тела в движитель, что максимально увеличивает КПД последнего (угревидный движитель). Приспособление к быстрому движению, как длительному, так и кратковременному, приводит, напротив, к максимальной концентрации локомоторной функции в самом заднем отделе тела и в конечном счете целиком переносит функцию движителя на хвостовой плавник (скомброидный

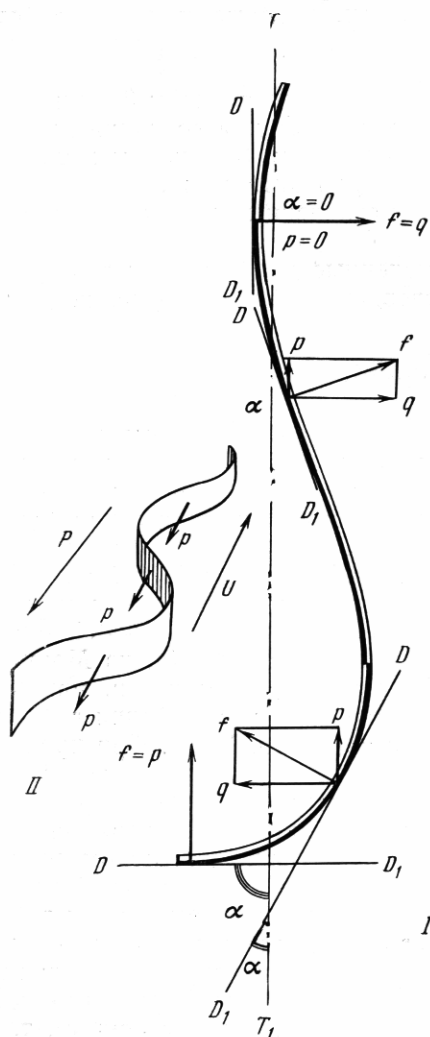


Рис. 1. Принципиальная схема работы (I) и стереометрическая модель (II) ундуляционного движителя

U — направление движения локомоторной волны; P — движущая сила; f — элементарные силы сопротивления среды, приложенные на рабочих поверхностях движителя; p и q — составляющие сил f ; жирными линиями обозначены рабочие поверхности; TT_1 — траектории, DD_1 — касательная к рабочей поверхности в точке приложения элементарной силы f , прочие пояснения см. в тексте

движитель). Количественная характеристика распределения локомоторной функции осевого ундуляционного движителя по продольной оси тела в каждом из случаев может быть найдена экспериментально, с помощью показателя c_n , который учитывает площадь рабочей поверхности движителя, ее форму и находимую с помощью киносъемки величину амплитуды локомоторной волны, и характеризует относительную величину локомоторной силы, создаваемой на любом элементарном участке n продольной

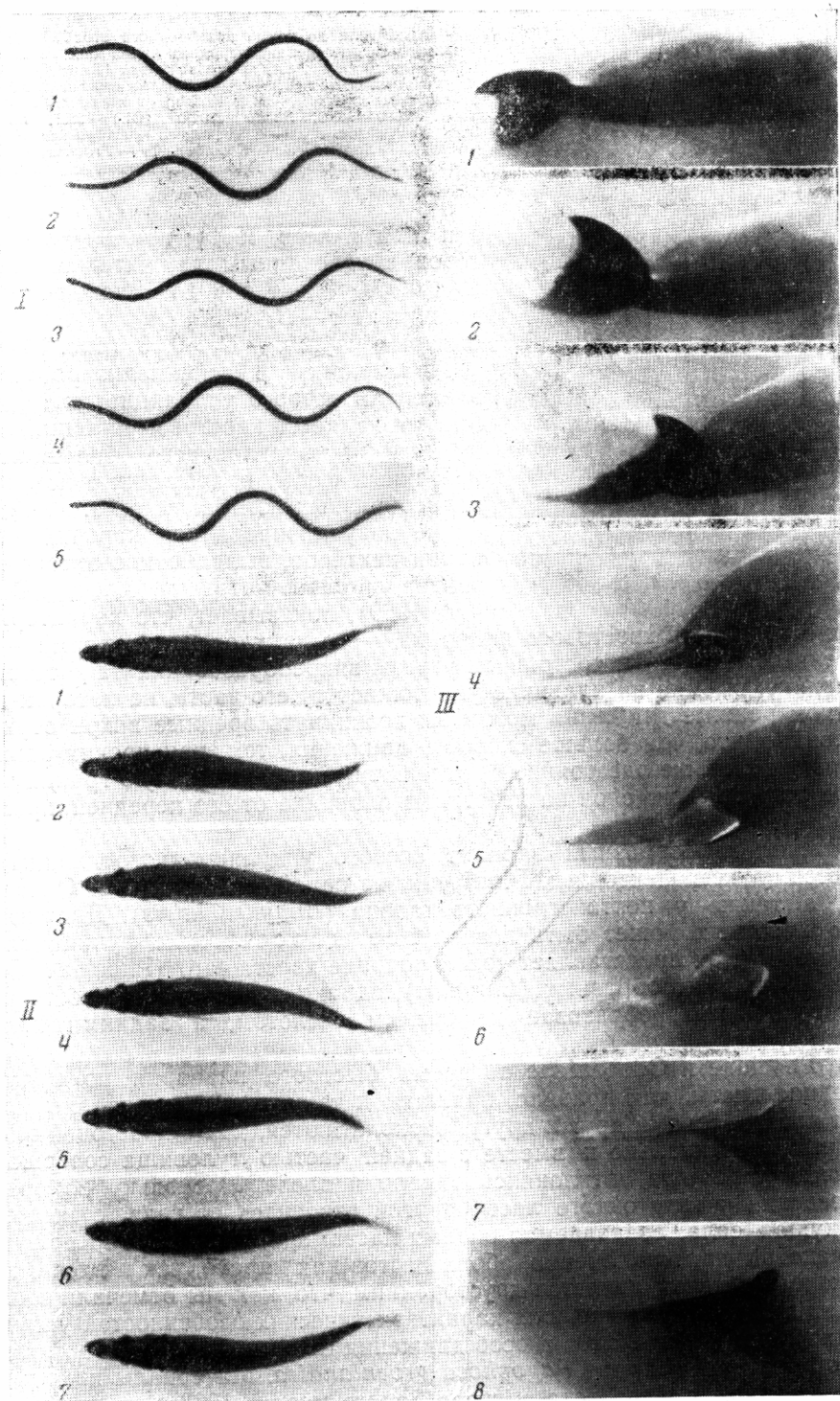


Рис. 2. Осевоу ундуляцыйны джыжытель

I — *Enhydrina schistosa* (Daud.), угревидный джыжытель; II — *Trachurus mediterraneus ponticus* Aleev, скомброидный джыжытель на основе латеральных изгйбанй; III — *Tursiops truncatus* (Montagu), скомброидный джыжытель на основе дорсо-вентральных изгйбанй. Кйносъемка автора

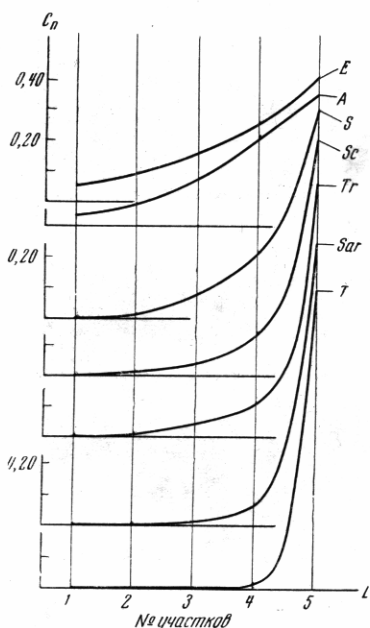


Рис. 3. Кривые $C_n = f(L)$ для нектеров
 L — длина тела до конца позвоночного столба (для *Vertebrata*) или до основания средних лучей хвостового плавника (для *Sagitta*); *Enhydra schistosa* (Daud.) — 90,0 см, *Anguilla anguilla* (L.) — 91,0, *Sagitta euxina* Müll. — 2,2, *Scomber scombrus* L. — 23,1, *Trachurus mediterraneus ponticus* Aleev — 43,3, *Sarda sarda* (Bl.) — 58,1, *Tursiops truncatus* (Montagu) — 223,0 см; E — *Enhydra*, A — *Anguilla*, S — *Sagitta*, Sc — *Scomber*, Tr — *Trachurus*, Sar — *Sarda*, T — *Tursiops*. Прочие пояснения см. в тексте

оси тела (Алеев, 1969); при $\Sigma n = 5$ у нектеров с угревидным движителем всегда $C_5 \leq 0,50$, у нектеров со скомброидным движителем — $C_5 > 0,50$, а у наиболее быстрых из них — $C_5 > 0,90$ (рис. 3).

Важнейшим специализированным элементом осевого ундуляционного движителя является хвостовой плавник, имеющийся у подавляющего большинства нектонных форм, плавающих с помощью волнообразных изгибаний тела. Исследование визуализированной картины обтекания нектеров, выполненное автором по описанной ранее методике (Алеев и Овчаров, 1969), показывает, что характерней-

шая особенность хвостового плавника — его двухлопастная форма — определяется наличием постоянной угрозы вихреобразования на хвостовом плавнике: выемка на плавнике уничтожает ту его часть, на которой при данном режиме движения могли бы возникнуть вредные вихри отрыва. Очевидно, что, чем больше скорость движения, тем, при прочих равных условиях, меньше расстояние a , отделяющее потенциальную границу отрыва пограничного слоя на хвостовом плавнике от его передней кромки (рис. 4).

Весьма своеобразный вариант осевого ундуляционного движителя имеется у ксеронектонных Pinnipedia из семейств Phocidae и Odobenidae, а также у нектоксеронного калана (*Enhydra lutris*). Движитель этих животных может быть назван псевдоосевым: с функциональной стороны он представляет собой подобие хвоста рыб (Phocidae, Odobenidae) или китообразных (*Enhydra*), однако, в отличие от хвоста рыб и китообразных, образован не осевым скелетом, а задними конечностями.

У Phocidae и Odobenidae во время быстрого плавания по прямой передние лапы, как правило, прижаты к телу, тогда как задние вытянуты назад, стопами друг к другу, располагаются, как и хвостовой плавник рыб, вертикально и вместе с задней частью туловища совершают боковые движения, отклоняясь вправо и влево. Поскольку во время приведения к телу одного лапа другой отводится от тела, суммарная движущая сила, создаваемая обоими лапами, оказывается совершенно одинаковой при отклонении обоих лапов как вправо, так и влево, т. е. движитель в целом является двусторонним, что, как мы отмечали выше, является одной из важнейших характеристических особенностей ундуляционного движителя. Этот способ движения был изучен нами с помощью киносъемки на примере *Pagophoca groenlandica*. Материалы киносъемки, сделанной с вертолета в гавани Белого моря в 1963 г., показывают, что оба задних лапа тюленя во время плавания двигаются строго синхронно, одновременно отклоняясь вправо или влево, т. е. представляют собою единый движитель с 2 поочередно действующими рабочими элементами (рис. 5).

У *Enhydra*, в отличие от Phocidae и Odobenidae, тело совершает волнообразные локомоторные изгибания не в горизонтальной, а в верти-

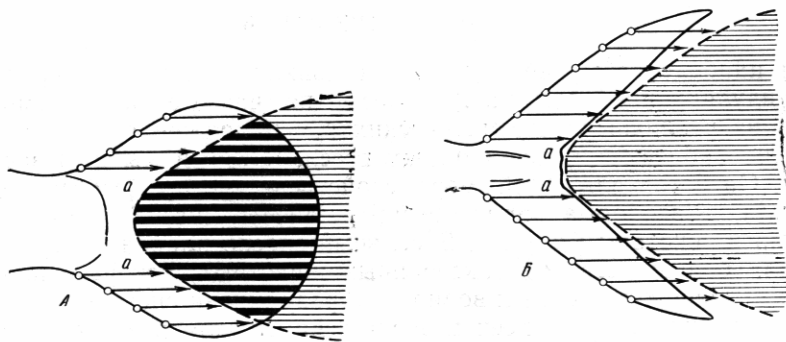


Рис. 4. Расположение потенциальной зоны вихреобразования (горизонтальная штриховка) на тыльной стороне хвостового плавника относительно плавника различной формы при условии одинакового развития процессов вихреобразования. А — хвостовой плавник округлой формы, Б — выемчатый. В перелах хвостового плавника потенциальная зона вихреобразования отмечена толстой черной штриховкой. Равновеликие векторы a указывают направление обтекающего потока и расстояние от передней кромки плавника до передней границы потенциальной зоны отрыва пограничного слоя

Прочие пояснения см. в тексте.

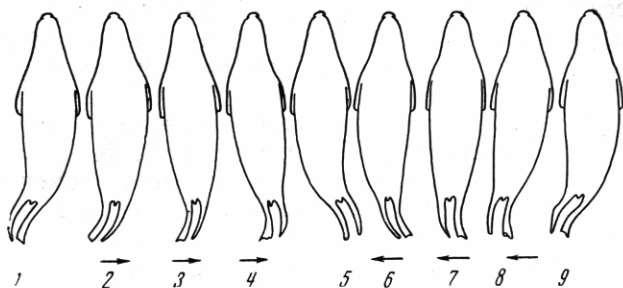


Рис. 5. Локомоторные движения *Pagophoca groenlandica* Erxl. (1—9)

Стрелки показывают направление поперечного движения задних лап. По материалам киносъемки

кальной плоскости, и превращенные в лапы задние конечности, выполняющие основную локомоторную функцию, во время плавания расположены соответственно, не вертикально, а горизонтально, образуя, вместе с зажатым между ними хвостом, единую горизонтальную плоскость.

Как видно из изложенного, псевдоосевой ундуляционный движитель аналогичен осевому, но не гомологичен ему.

Ундуляционный движитель, построенный на основе ундуляции специальных периферийно расположенных мембран, не включающих в себя продольную ось тела, мы называем периферийным. Периферийный ундуляционный движитель встречается только у Cephalopoda, Chondrichthyes и Osteichthyes, причем функции ундулирующих мембран всегда выполняют те или иные плавники. В основе локомоции при помощи ундулирующих движений плавников лежат волнообразные изгибания пластинки плавника, обусловленные строго ритмичными сокращениями специальных мышц, которые либо непосредственно изменяют форму плавника, если расположены в пределах самой пластинки плавника, как у Cephalopoda, либо способствуют последовательным поперечным отклонениям поддерживающих плавник лучей, если расположены вне пластинки плавника, как у рыб.

ВЕСЕЛЬНЫЙ ДВИЖИТЕЛЬ

Если наиболее обычным нектонным движителем водной среды является ундуляционный, что на 2-м месте по частоте встречаемости у нектёров из различных систематических групп должен быть поставлен движитель, работающий по принципу весел, который мы называем весельным. Он в той или иной мере свойствен многим рыбам, водным Testudinata, Placodontia, Sauropterygia, Hesperornis, Sphenisciformes, Pinnipedia и некоторым другим. Весельный способ плавания характерен также для большинства нектоксеронных животных, которые по степени своей приспособленности к водному образу жизни еще не могут быть названы нектонными: для всех взрослых Anura, для всех водоплавающих птиц и большинства полуводных млекопитающих.

Функцию весельного движителя у нектеров всегда выполняют конечности, как правило — преимущественно или исключительно передние (рыбы, Testudinata, Sphenisciformes, Otariidae), реже — передние и задние в равной мере (Placodontia, Sauropterygia) или же исключительно задние (*Hesperornis*). Выполняющие функцию весельного движителя конечности в той или иной мере — в зависимости от степени приспособленности животного к водному образу жизни — всегда превращены в плавники или ласты. Наиболее общей функциональной особенностью весельного движителя, принципиально отличающей его от движителя ундуляционного типа, является односторонний характер рабочих элементов, т. е. расположение рабочих поверхностей на одной стороне рабочих элементов.

Рабочий цикл весельного движителя, детально изученный нами на примерах Chelonioidea и Pinnipedia, состоит из 2 фаз.

1-я фаза заключается в отведении рабочего элемента (плавника или лапы) от тела в крайнее переднее положение, во время чего рабочий элемент находится в таком положении, что его лобовое сопротивление оказывается минимальным, благодаря чему тормозящая сила

— p также невелика. Это соответствует либо расположению рабочего элемента «ребром» по отношению к обтекающему потоку (рыбы, Testudinata, Placodontia, Sauropterygia, Sphenisciformes, Otariidae), либо сложенному состоянию рабочего элемента (*Hesperornis*), (рис. 6, I, 1—6).

2-я фаза заключается в приведении рабочего элемента к телу в крайнее заднее положение. Это движение представляет собой рабочий ход рабочего

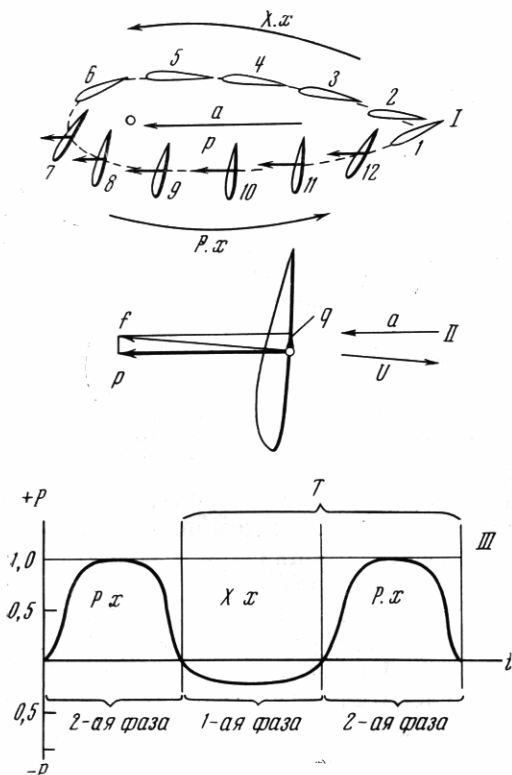


Рис. 6. Принципиальная схема работы весельного движителя

I — схема движения рабочего элемента весельного движителя: $\lambda. x$ — холостой ход, $P. x$ — рабочий ход; a — направление движения животного, o — точка прикрепления рабочего элемента к корпусу, p — локомоторная сила; арабские цифры обозначают последовательные положения рабочего элемента; II — схема приложения сил на рабочем элементе весельного движителя: f — полная сила сопротивления, p и q — ее составляющие, U — направление движения локомоторного элемента; III — функция $P=f(t)$: P — полная локомоторная сила, создаваемая движителем; t — время. Прочие пояснения см. в тексте

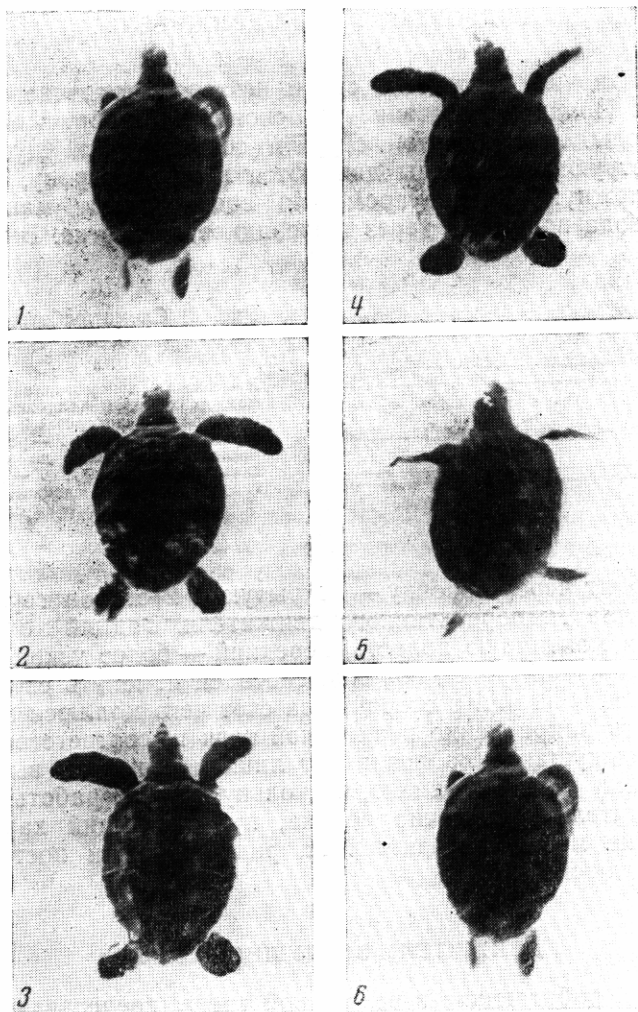


Рис. 7. Локомоторные движения *Caretta caretta* (L).
(1—6). Киносъемка автора

элемента, поскольку именно в процессе его выполнения создается движущая сила $+p$ (рис. 6, I, III). На рабочем ходу рабочий элемент находится в таком положении, что его сопротивление оказывается максимальным. Это соответствует расположению плоскости рабочего элемента перпендикулярно направлению движения и его максимальному расширению, что обеспечивает максимальное увеличение его лобовой площади (рис. 6, I, 7—12).

В течение рабочего цикла каждый отдельный элемент весельного движителя создает не постоянную, а пульсирующую движущую силу, возникающую во 2-й фазе цикла и отсутствующую в его 1-й фазе (рис. 6). В случае синхронной работы всех рабочих элементов, что имеет место у большинства нектонных животных с весельным движителем, суммарная движущая сила также возникает периодически, лишь во 2-й фазе рабочего цикла, тогда как на протяжении 1-й фазы животное движется лишь по инерции (рис. 7).

ГИДРОРЕАКТИВНЫЙ ДВИЖИТЕЛЬ

Гидрореактивный движитель среди нектеров встречается только у *Cephalopoda*. Принцип действия его основан на выбрасывании животным струи воды. Реакция этой струи и создает движущую силу: составляющие струю массы воды двигаются в одну сторону, животное — в противоположную. Резервуаром для воды служит мантийская полость, куда вода поступает через щелевидное отверстие. Выбрасывание

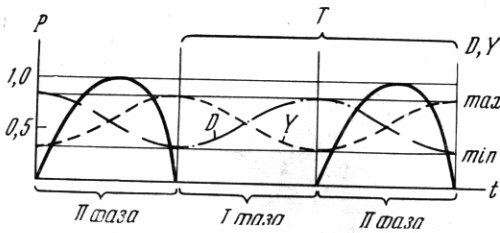


Рис. 8. Схема работы гидрореактивного движителя *Teuthoidea*. Функция $P=f(t)$

P — полная локомоторная сила, создаваемая движителем (сплошная линия); D — наибольший поперечный диаметр тела (пунктир с точкой); Y — расстояние от мантийного конца тела до его наибольшего диаметра (пунктир); T — рабочий период гидрореактивного движителя; t — время; прочие пояснения см. в тексте

воды происходит через воронку — открытую с 2 сторон трубку, играющую роль сопла гидрореактивного движителя. Задний конец воронки открывается в мантийную полость, передний — более узкий — во внешнюю среду. Передний конец воронки способен изменять свое направление, отклоняясь вниз или в стороны, за счет чего моллюск может мгновенно изменять направление реактивной тяги и, соответственно, своего движения. Движущая сила возникает лишь в моменты выбрасывания воды из воронки (рис. 8); однако, поскольку частота работы гидрореактивного движителя достаточно велика, пульсирующий характер тяги практически не может отразиться на равномерности поступательного движения моллюска.

ДВИЖИТЕЛИ ВОЗДУШНОЙ СРЕДЫ

Движители, работающие в воздушной среде, представляют для нектеров исключительную редкость и свойственны только мелким планктонным рыбам класса *Osteichthyes* из семейства *Gasteropelecidae*, которые во время полета машут грудными плавниками, как крыльями, пролетая над поверхностью воды несколько метров. В связи с приспособлением к полету грудные плавники летающих *Gasteropelecidae* заметно увеличены. Планирующий полет, известный для некоторых *Teuthoidea*, *Hemirhamphidae*, для всех *Exocoetidae* и *Pantodontidae*, является пассивным, т. е. безмоторным; разгон животного перед полетом в этом случае происходит в водной среде.

ТАКТИЛЬНЫЕ ДВИЖИТЕЛИ

Движение по поверхности твердого субстрата в целом не характерно для нектёров. В незначительной мере оно свойственно отдельным представителям бентонектона и является правилом только для ксеронектонных форм. Степень совершенства тактильных движителей у ксеронектёров всегда находится в обратной зависимости от степени приспособленности к нектонному образу жизни, с увеличением которой тактильные движители все более регрессируют. В качестве тактильного движителя у всех ксеронектёров служит сухопутный локомоторный аппарат ходильного типа, в той или иной мере редуцированный в зависимости от степени приспособления к нектонному образу жизни.

ЛИТЕРАТУРА

- Алеев Ю. Г., 1969. Топография локомоторной функции у нектёров, В кн. «Функционально-морфологические исследования нектонных животных»: 3—12, Изд-во «Наукова думка», Киев.— 1972. О биогидродинамических различиях планктона и нектона, Зоол. ж., 51, 1: 5—12.
- Алеев Ю. Г. и Овчаров О. П., 1969. О развитии процессов вихреобразования и характере пограничного слоя при движении рыб, Зоол. ж., 48, 6: 781—790.

MOVEMENT AND PROPELLING AGENTS OF NECTERS

Yu. G. ALEEV

*Institute of Biology of the South Seas, Academy of Sciences of the Ukrainian SSR
(Sebastopol)*

Summary

On the basis of morphological and experimental biohydrodynamical studies, a classification is given for modes of propulsive movement of necters and nectonic propelling agents. A classification is given for modes of propulsive movement of necters and nectonic propelling agents reduced to three main types: undulatory, paddle-like and hydroreactive. The structure of propelling agents of different types is considered, as well as their functioning studied by means of specialized stand filming, underwater filming and aerofilming. The functional characteristics of different nectonic propelling agents is given and their ecological value is considered. The factors are analyzed which determine the development of the nectonic propelling agents in phylo- and ontogeny.
