

ПРОБ. 1310

АКАДЕМИЯ НАУК УССР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ
ИМ. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

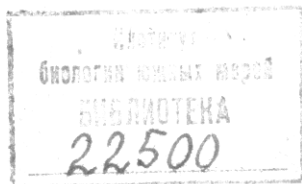
ПРОВ 98

ПРОВ 2010

БИОЛОГИЯ МОРЯ

вып. 16

ФУНКЦИОНАЛЬНО-
МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ
ИССЛЕДОВАНИЯ НЕКТОННЫХ
ЖИВОТНЫХ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКОВА ДУМКА»

КИЕВ — 1969

ТОПОГРАФИЯ ЛОКОМОТОРНОЙ ФУНКЦИИ У НЕКТЕРОВ

Ю.Г. Алеев

Институт биологии южных морей АН УССР

Громадному большинству нектеров - всем *Agnatha*, подавляющему большинству рыб, большинству нектонных рептилий и млекопитающих свойствен движитель осевого ундуляционного типа, основанный на волнообразных изгибаниях туловища животного. Функциональная характеристика осевого ундуляционного движителя может коренным образом изменяться в зависимости от распределения локомоторной функции по продольной оси животного, что в разных случаях приводит к формированию угревидного или скомброидного вариантов движителя, экологическая обусловленность которых уже была нами детально рассмотрена /Алеев, 1963/. Для решения ряда узловых проблем биогидродинамики исключительный интерес представляет количественная оценка распределения локомоторной функции осевого ундуляционного движителя вдоль продольной оси животного. Однако до настоящего времени не предложено удовлетворительных методов такой оценки, что объясняется большой сложностью получения необходимых для этого экспериментальных данных. Очевидно, задача упростилась бы, если при разработке метода такой оценки можно было бы исходить только из данных функциональной морфологии, не привлекая данных гидромеханики.

Именно такой подход и позволил автору разработать наиболее доступный и в то же время максимально универсальный метод количественной оценки топографии локомоторной функции осевого ундуляционного движителя нектеров, описываемый ниже.

Принимая во внимание, что участие любого элементарного участка n , выделенного на продольной оси тела, в создании движущей силы прямо пропорционально величине площади рабочей локомоторной поверхности на этом участке, степени уплощенности этой поверхности и величине амплитуды локомоторных изгибаний тела, найдем общий показатель C_n распределения локомоторной функции осевого ундуляционного движителя по продольной оси тела. Выражение для C_n в общей форме можно записать так:

$$C_n = \rho_n \left(\sum_{i=1}^5 \rho_i \right)^{-1}, \quad /1/$$

где

$$\rho_n = S_n A_n B_n^{-1}. \quad /2/$$

В выражении /2/

$$S_n = S_n \left(\sum_{i=1}^5 S_i \right)^{-1}, \quad /3/$$

где S_n - абсолютная величина площади рабочей локомоторной поверхности на данном элементарном участке, n - номер исследуемого участка.

$$B_n = k_n S_n^{-0.5}, \quad /4/$$

где k_n - средний поперечный диаметр элементарного участка n тела в плоскости локомоторных изгибаний, причем величину k_n целесообразно находить отдельно для туловища как

$$k_{cn} = \frac{k_1 + k_2 + k_3}{3}, \quad /5/$$

где k_1 , k_2 и k_3 - поперечные диаметры тела в плоскости локомоторных изгибаний в точках начала / k_1 / , середины / k_2 / и конца / k_3 / данного элементарного участка, и для плавников как

$$k_{pn} = \frac{k_1 + k_2}{2}, \quad /6/$$

где k_1 и k_2 - толщина плавника у его основания / k_1 /, и у его вершины / k_2 / или, поскольку практически всегда $k_2=0$, как

$$k_{pn} = \frac{k_1}{2}. \quad /7/$$

Величина B_n характеризует степень кривизны рабочей локомоторной поверхности. A_n - показатель, характеризующий амплитуду локомоторных изгибаний тела на данном элементарном участке, величина которой, как известно /Алеев, 1963/, прямо пропорциональна скорости поперечных движений данного участка тела. Показатель A_n может быть получен из величин E_n , сгибаемости тела, находимых по известной формуле /Алеев, 1963; формула 13/. Исследование материалов фото- и киносъемок как выполненных нами, так и имеющихся в литературе / Gray, 1983с / дает возможность найти истинные величины амплитуды локомоторных изгибаний тела различных нектеров в различных точках его продольной оси. Эти величины a_n найдены нами для середин элементарных участков, имеющих длину $0,2L$ и выражены в относительной форме по формуле

$$a_n = \alpha_n \left(\sum_{i=1}^n \alpha_i \right)^{-1}, \quad /8/$$

где α - абсолютная величина амплитуды середины элементарного участка тела. Сопоставление величин a_n с величинами E_n показало, что между ними в большинстве случаев имеется прямая связь, причем это правило оправдывается во всех тех случаях, когда для любой серии элементарных участков, выделенных на продольной оси тела, справедливо неравенство

$$(E_n - E_{n-1}) > (E_{n-1} - E_{n-2}). \quad /9/$$

Из этого следует, что при условии справедливости неравенства /9/ величины E_n на каждом данном элементарном участке продольной оси тела нектера могут характеризовать собой величину a_n . Если же неравенство /9/ оказывается не справедливым, то указанное соответствие между величинами E_n и a_n нарушается. В этом случае косвенный показатель A_n для характеристики изменений величины a_n вдоль продольной оси тела может

быть получен, однако, из тех же величин E_n путем экстраполяции. В громадном большинстве случаев задача сводится к нахождению единственной величины A_n - либо A_1 , либо A_5 . Значительно реже приходится находить одновременно две величины: A_1 и A_2 или A_4 и A_5 .

Для нахождения показателя выделим на кривой $E_n = f(L)$ по оси абсцисс репрезентативный участок, т.е. участок, на котором неравенство /9/ оправдывается. Определение путем экстраполяции показателей A_1, A_2, A_4 и A_5 , характеризующих соответственно величины c_1, a_2, a_4 и a_5 , может быть выполнено по одной и той же методике, разработанной нами на основании изучения материалов киносъемок рыб с различным типом движителя / Gray, 1933/, а также материалов наших фотосъемок рыб, морских змей и дельфинов. В основу этой методики была положена гипотеза, согласно которой

$$(a_n - a_{n-1})(a_{n-1} - a_{n-2})^{-1} = \gamma(a_{n-1} - a_{n-2})(a_{n-2} - a_{n-3})^{-1}, \quad /10/$$

где γ - коэффициент пропорциональности. Очевидно, в случае деления тела животного по продольной оси на пять элементарных участков, мы приняли, может быть только два варианта значений n в выражении /10/: $n=4$ и $n=5$; при $n < 4$ величина a_{n-3} уже не может быть найдена. Обозначим величину γ , найденную при $n=4$, как γ_4 , а соответствующую величину, найденную при $n=5$, как γ_5 . Отсюда

$$\gamma = \frac{\gamma_4 + \gamma_5}{2}. \quad /11/$$

Подставив в выражение /10/ величины a_n , найденные из материалов кино- и фотосъемок по формуле /8/, определим значения γ для рыб с наиболее различным типом движителя, по отношению к которым неравенство /9/ оказывается полностью справедливым. В качестве таких примеров нами были выбраны три вида: *Anguilla anguilla* L. с типично угревидным движителем, *Scomber scombrus* L. с типично scomброидным движителем и *Odontogadus merlangus euxinus* (Nordm.) с движителем промежуточного типа. Определим также значения γ для двух видов рыб, в случае которых неравенство /9/ оказывается справедливым не на всем протяжении продольной оси тела: для *Sprattus sprattus phalericus* (Risso) с движителем промежуточного типа, у которого за пределами репрезентативной области оказывается первый элементарный участок, и для *Trachurus mediterraneus ponticus* Aleev с движителем scomброидного типа, у которого за пределами репрезентативной области

лежит пятый элементарный участок. Кроме того, найдем значения γ для морской змеи *Distira cyanosin* / L. /, имеющей типично угревидный движитель, и для дельфина *Phocaena phocaena relicta* Abel, движитель которого относится к скомброидному типу.

Расчеты по формулам /I0/ и /II/ показали, что для *Anguilla* $\gamma = 1,03$, для *Odontogadus* - 1,04, для *Scomber* - 0,90, для *Sprattus* - 0,93, для *Trachurus* - 1,04, для *Distira* - 0,94, для *Phocaena* - 1,13. Как видно из этих цифр, у исследованных нектеров с различными вариантами осевого ундуляционного движителя значения γ близки и колеблются в пределах 0,90 - 1,13, причем в среднем для семи видов $\gamma = 1,00$. Исходя из этого, с достаточным приближением можно принять, что $\gamma = 1,00$.

Поскольку, как мы приняли, при условии справедливости неравенства /9/ изменения величин E_n аналогичны изменениям величин a_n , подставим в выражение /9/ вместо значений a_n соответствующие значения E_n , а вместо γ - ее значение, равное 1,00:

$$(E_n - E_{n-1})(E_{n-1} - E_{n-2})^{-1} = (E_{n-1} - E_{n-2})(E_{n-2} - E_{n-3})^{-1} \quad /12/$$

Положим, что элементарный участок $n = 5$ лежит за пределами репрезентативной области и что соответственно величина E_n не может характеризовать амплитуду локомоторных изгибаний на этом участке. В этом случае для участка n из величин E_{n-1} , E_{n-2} и E_{n-3} , соответствующих репрезентативной области, путем экстраполяции должна быть найдена величина D_n , характеризующая величину a_n на данном участке. Подставив D_n в равенство /12/ вместо E_n , после преобразований получим

$$D_n = (E_{n-1} - E_{n-2})^2 \times (E_{n-2} - E_{n-3})^{-1} + E_{n-1} \quad /13/$$

Вычислив согласно /13/ величину D_n , т.е. соответственно условию, $-D_5$, поскольку мы приняли, что $n = 5$, и положив, что $E_1 = D_1$, $E_2 = D_2$, $E_3 = D_3$ и $E_4 = D_4$, мы получим искомый ряд величин, характеризующих значения a_n на всех элементарных участках тела: D_1, D_2, D_3, D_4 и D_5 . Поскольку, однако, $\sum_{i=1}^5 D_i \neq 1$, так как $D_5 \neq E_5$, то для получения ряда показателей A_n , адекватного ряду показателей E_n ; величины D_n должны быть преобразованы в такую форму, чтобы их сумма была равна единице. Это преобразование выполнено по формуле

$$A_n = D_n \left(\sum_{i=1}^5 D_i \right)^{-1} \quad /14/$$

Мы рассмотрели пример нахождения A_n при условии $n = 5$. Аналогичным путем может быть найдена и величина A_4 , с той лишь разницей, что исходными величинами в этом случае будут не E_2, E_3 и E_4 , а E_1, E_2 и E_3 . В том случае, когда за пределами репрезентативной области оказываются четвертый и пятый участки /у Histiophoridae /, первоначально вычисляется величина D_4 , а затем на основании E_2, E_3 и D_4 может быть получена величина D_5 и найден весь ряд величин A_n по формуле /14/.

Если за пределами репрезентативной области лежат первый и второй элементарные участки, то для получения величин A_1 и A_2 исходным является равенство

$$(E_{n+1} - E_n)(E_{n+2} - E_{n+1})^{-1} = (E_{n+2} - E_{n+1})(E_{n+3} - E_{n+2})^{-1}, \quad /15/$$

по своему смыслу совершенно аналогичное равенству /12/.

Подставив вместо E_n искомую величину D_n , после преобразования из формулы /15/ получим

$$D_n = E_{n+1} - (E_{n+2} - E_{n+1})^2 (E_{n+3} - E_{n+2})^{-1}. \quad /16/$$

Таким образом, положив $n=2$, по формулам /8/, /15/ и /16/ на основании E_3, E_4 и E_5 найдем величину D_2 , а далее, положив $n=1$, на основании D_2, E_3 и E_4 вычислим величину D_1 . Окончательные величины A_n найдем, как и прежде, по формуле /14/.

Если за пределами репрезентативной области одновременно оказываются первый и пятый участки, то величины D_1 и D_5 могут быть найдены соответственно по формулам /16/ и /13/, а величины A_n - по формуле /14/.

Амплитудные показатели A_n вполне адекватны показателям гибкости E_n , поскольку величины A_n получены экстраполяцией из величин E_n и поскольку как $\sum E_n = 1$, так и $\sum A_n = 1$. Во всех нижеследующих формулах и в тексте амплитудные показатели, как полученные непосредственно как величины E_n , так и найденные путем экстраполяции по формулам /13/, /14/, /15/ и /16/, обозначаются символом A_n , причем имеется в виду, что при условии справедливости неравенства /9/ $A_n = E_n$.

Подставив в формулу /2/ вместо S_n и B_n их значения, согласно выражениям /3/ и /4/, в общей форме получим

$$P_n = S_n^{1,5} \cdot A_n \left(k_n \sum_{i=1}^5 S_i \right)^{-1} \quad /17/$$

Первая часть формулы /17/ и представляет собой выражение, характеризующее степень участия элементарного участка n в создании суммарной локомоторной силы, возникающей при работе осевого ундуляционного движителя. Поскольку величина k_n для туловища и плавников будет различной, т.е. всегда $k_{cn} > k_{pn}$, то для каждого из элементарных участков должны быть получены два выражения, подобные правой части равенства /17/ - одно для туловища и одно для плавников. В соответствии с этим вместо /17/ в окончательной форме будем иметь

$$P_n = \left[s_{cn}^{1,5} \left(k_{cn} \sum_{i=1}^5 s_i \right)^{-1} + s_{pn}^{1,5} \left(k_{pn} \sum_{i=1}^5 s_i \right)^{-1} \right] A_n, \quad /18/$$

где величины с индексом c относятся к туловищу, а величины с индексом p - к плавникам. Выражение /18/ и является практической формулой для получения величин P_n , на основании которых, согласно /1/, могут быть получены искомые показатели C_n продольного распределения локомоторной функции осевого ундуляционного движителя.

Увеличение значений C_5 при одновременном уменьшении значений C_1 , C_2 , C_3 и C_4 соответствует усилению концентрации локомоторной функции в заднем отделе тела и наоборот. Однозначным критерием, с помощью которого легко может быть охарактеризована степень развития комплексов приспособлений, связанных с формированием угревидного и скомброидного движителей, может служить величина C_5 . Функционально-морфологический анализ показывает, что у нектеров, совершающих плавательные движения угревидного типа и имеющих соответствующую этому типу движения морфологию, всегда $C_5 \leq 0,50$, тогда как у животных, у которых локомоторные движения состоят преимущественно или исключительно в изгибаниях задней половины тела, в морфологии которых отсутствует комплекс особенностей, характерных для угревидного типа, всегда $C_5 > 0,50$. На этом основании можно считать, что условие $C_5 \leq 0,50$ характеризует движитель как угревидный, тогда как условие $C_5 > 0,50$ характерно для скомброидного движителя. При этом следует, однако, иметь в виду, что любая конкретная граница между угревидным и скомброидным движителями, в том числе и граница, определяемая условием $C_5 = 0,50$, является до некоторой степени условной, поскольку между типичным угревидным движителем и типичным скомброидным имеется сплошной ряд переходных вариантов, в той или иной мере сочетающих в себе особенности обоих типов.

Величины C_n , полученные нами для 27 видов эунектонных животных, т.е. для нектеров, которые во взрослом состоянии экологически не связаны с дном водоема или с сушей, приведены в таблице.

Показатель C_n распределения локомоторной функции осевого ундуляционного движителя у эунектонных животных

В и д	Длина животных до конца позвоноч- ного стол- ба, см	Номер участка				
		1	2	3	4	5
<i>Trichiurus lepturus</i> L.	124,0	0,07	0,12	0,18	0,27	0,36
<i>Distira cyanocincta</i> (L.)	90,0	0,06	0,09	0,17	0,25	0,43
<i>Anguilla anguilla</i> (L.)	91,0	0,05	0,07	0,16	0,28	0,44
<i>Clupeonella delicatula</i> <i>delicatula</i> (Nordm.)	7,0	0,08	0,05	0,10	0,10	0,72
<i>Alasa kessleri pontica</i> (Eichw.)	25,0	0,03	0,04	0,08	0,09	0,76
<i>Sprattus sprattus phar-</i> <i>lericus</i> (Risso)	10,0	0,03	0,04	0,07	0,14	0,72
<i>Engraulis encrasicolus</i> <i>ponticus</i> Alex.	10,8	0,03	0,03	0,05	0,09	0,80
<i>Spicara smaris</i> (L.)	15,5	0,02	0,05	0,07	0,08	0,78
<i>Squalus acanthias</i> L.	112,0	0,01	0,03	0,03	0,06	0,87
<i>Scomber scombrus</i> L.	23,1	0,00	0,01	0,04	0,16	0,79
<i>Pomatomus saltatrix</i> (L.)	50,8	0,00	0,01	0,02	0,18	0,79
<i>Belone belone euxini</i> Günth.	50,4	0,00	0,01	0,02	0,08	0,89
<i>Prionace glauca</i> (L.)	180,0	0,00	0,01	0,01	0,12	0,86
<i>Trachurus mediterraneus</i> <i>ponticus</i> Aleev	43,3	0,00	0,00	0,05	0,11	0,84
<i>Coryphaena hippurus</i> L.	30,3	0,00	0,00	0,02	0,08	0,90
<i>Auxis thazard</i> Lac.	38,9	0,00	0,00	0,02	0,08	0,90
<i>Scomberomorus commer-</i> <i>son</i> (Lac)	59,7	0,00	0,00	0,02	0,03	0,95
<i>Sphyræna barracuda</i> (Walb.)	93,8	0,00	0,00	0,01	0,08	0,91
<i>Sarda sarda</i> (Bl.)	48,8	0,00	0,00	0,01	0,06	0,93
<i>Cypseturus rondeletii</i> (Val.)	18,0	0,00	0,00	0,01	0,04	0,95
<i>Germo atalunga</i> (Bonn.)	67,0	0,00	0,00	0,01	0,04	0,95
<i>Xiphias gladius</i> L.	165,0	0,00	0,00	0,01	0,04	0,95

В и д	Длина животных до конца позвоночного столба, см	Номер участка				
		I	2	3	4	5
<i>Tetrapturus belone</i> Raf.	149,5	0,00	0,00	0,01	0,04	0,05
<i>Phocaena phocaena relicta</i> Adel	128,8	0,00	0,00	0,00	0,02	0,98
<i>Histiophorus americanus</i> Cuv. et Val.	152,0	0,00	0,00	0,00	0,02	0,98
<i>Delphinus delphis ponticus</i> Garab.	178,5	0,00	0,00	0,00	0,01	0,99
<i>Tursiops truncatus</i> (Montagu)	223,0	0,00	0,00	0,00	0,01	0,99

Расположив в этой таблице отдельные виды в порядке увеличения степени локализации локомоторной функции в заднем отделе тела, т.е. в порядке уменьшения величин C_1 , C_2 , C_3 и C_4 , мы можем констатировать, что в полученном таким путем ряду экология видов закономерно изменяется. В начале ряда / от *Trichiurus* до *Spicara* включительно/ стоят сравнительно медленно плавающие виды, питающиеся беспозвоночными или мелкой рыбой. В середине ряда /от *Squalus* до *Auxis* включительно/ находятся более подвижные мелкие хищники и некоторые более крупные, но не особенно быстрые хищники. В конце ряда / от *Scomberomorus* до *Tursiops* включительно/ стоят наиболее быстрые из рыб, в том числе *Sphyraenidae*, *Coryphaenidae*, большинство представителей *Scombridae*, все *Xiphiidae*, *Exocoetidae*, а также китообразные. Экологическим стержнем этого ряда является, следовательно, рост средних скоростей движения животных, сопровождаемый увеличением степени локализации локомоторной функции в заднем отделе тела. Иначе говоря, на протяжении полученного ряда форм, от *Trichiurus* до *Tursiops*, мы можем наблюдать постепенный переход от типичных вариантов угревидных движителей к типичным скомброидным. Усиление концентрации локомоторной функции в самом заднем отделе тела происходит как при увеличении абсолютных скоростей движения и чисел Рейнольдса, так и при увеличении относительной скорости движения при условии $Re \approx const$. В обоих этих случаях указанный процесс направлен на снижение сопротивления движению и утилизацию кинетической энергии пограничного слоя.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- А л е е в Ю.Г. Функциональные основы внешнего строения рыб.
Изд-во АН СССР. М., 1963.
G r a y J. Studies in animal locomotion. I. The movement of
fish with special reference to the eel.-J. Exp. Biol., 10,
1, 88, 1933.

ГИДРОДИНАМИЧЕСКАЯ ФУНКЦИЯ БРАЧНОГО НАРЯДА ЛОСОСЕЙ

Ю.Г. Алеев

Институт биологии южных морей АН УССР

Как уже было показано /Алеев, 1963, 1964/, брачный наряд лососей обладает гидродинамической функцией, способствуя тем самым увеличению поворотливости самца на нерестилище. В этой связи интересно проследить наличие зависимости между экологией различных видов лососей и величиной изменений динамической устойчивости рыб, которые определяются степенью развития элементов брачного наряда. Рассмотрение этого вопроса и составляет содержание данной работы.

Известно /Алеев, 1963/, что различная степень подвижности самцов и самок многих видов рыб во время икрометания часто обуславливает возникновение полового диморфизма в признаках, связанных с поворотливостью рыбы. Так, например, известный факт /Никольский, 1940, 1944, 1961; Суворов, 1948, и др./, что самцы очень часто /в частности у карповых/ имеют относительно более длинные парные плавники, может быть поставлен в связь с их большей подвижностью во время нереста. В очень резкой форме половой диморфизм проявляется в брачном наряде дальневосточных лососей /*Oncorhynchus* /, что соответствует специфике их экологии в период нереста.

Относительно назначения брачного наряда лососей высказано много различных гипотез, которые в свое время были детально разобраны В.В. Чернавным /1921/. Однако при внимательной проверке все эти гипотезы не выдерживают критики. Большой знаток вопроса П.Ю.Шмидт писал: "С нашей точки зрения, приходится отказаться от какого-либо биологического объяснения брачного наряда у лососей, пока само явление его образования и роль окружающих условий не будут более подробно изучены" /Шмидт, 1947/. Ни одна из предлагавшихся до настоящего времени гипотез не рассматривала элементы брачного наряда лососей с точки зрения гидродинамики рыб. А между