

УДК 591.524.13:591.174+532.5

ГИДРОДИНАМИЧЕСКОЕ СОПРОТИВЛЕНИЕ И СКОРОСТИ ДВИЖЕНИЯ НЕКТЕРОВ

Ю. Г. АЛЕЕВ

Институт биологии южных морей Академии наук Украинской ССР (Севастополь)

На основании оригинальных разносторонних экспериментальных функционально-морфологических и биогидродинамических исследований рассматриваются приспособления нектеров к уменьшению гидродинамического сопротивления. Впервые показана функциональная связь между морфологией нектоера, особенностями картины обтекания и величинами максимальных доступных скоростей плавания, что представляет общий интерес для гидробиологии и бионики.

Среди свойственных нектерам разнообразных адаптаций, развитие которых сопутствует переходу животных к нектонному образу жизни, одно из центральных мест занимает комплекс приспособлений, направленных на уменьшение гидродинамического сопротивления, встречаемого при плавании. Его величина, выражаемая безразмерным коэффициентом C_x , определяет необходимый уровень энерговооруженности нектоера и одновременно обуславливает возможные скорости плавания, что в условиях пелагиали имеет первостепенное экологическое значение.

Свойственное нектеру гидродинамическое сопротивление в общем случае, т. е. при плавании в полностью погруженном состоянии, складывается из 3 слагаемых: сопротивления формы (C_{xp}), сопротивления трения (C_{xf}) и индуктивного сопротивления (C_{xi}), т. е.

$$C_x = C_{xp} + C_{xf} + C_{xi}, \quad (1)$$

причем в режиме инерционного движения, когда движитель бездействует, в большинстве случаев $C_{xi}=0$. Основными компонентами сопротивления у нектеров являются, следовательно, величины C_{xp} и C_{xf} , причем благодаря высокой общей обтекаемости формы тела у всех нектонных животных всегда $C_{xp} < C_{xf}$.

Большинство свойственных нектерам приспособлений, связанных со снижением сопротивления движению, способствуют одновременно уменьшению как сопротивления формы, так и сопротивления трения, что является одним из проявлений мультифункциональности структур в организме. Наряду с этим, имеются и более узкие приспособления, направленные на уменьшение либо только сопротивления формы, либо только сопротивления трения, либо только индуктивного сопротивления. Все они весьма тесно связаны между собой и в каждом отдельном случае образуют единый комплекс, направленный на снижение суммарной величины гидродинамического сопротивления, в силу чего, например, рассматривать вполне изолированно приспособления, направленные на уменьшение сопротивления формы или сопротивления трения, по существу не представляется возможным. В то же время выделяются 2 крупные группы приспособлений, одна из которых направлена преимущественно на предотвращение отрыва пограничного слоя, т. е. на

уменьшение или ликвидацию вихреобразования, а другая — преимущественно на сохранение ламинарности пограничного слоя.

Пограничный слой у нектеров в зависимости от формы тела животного, режима движения и величины Re может быть как ламинарным, так и турбулентным. Эксперименты, сделанные нами на рыбах (Алеев и Овчаров, 1969, 1971, 1973, 1973а), показывают, что при $Re > 10^5$ у всех исследованных видов пограничный слой смешанный, состоящий из ламинарного и турбулентного участков. Место перехода пограничного слоя из ламинарного состояния в турбулентное примерно соответствует границе между конфузорным и диффузорным участками тела. Для Cetacea первое вполне объективное исследование состояния пограничного слоя выполнено (Rosen, 1961) на дельфинах в опытах с визуализацией обтекающего потока с помощью флюоресцирующих красок. Результаты этих опытов с несомненностью свидетельствуют о том, что пограничный слой у дельфина является ламинарным лишь на конфузорном участке, до спинного плавника, что примерно соответствует местному значению Re в области перехода около $3,0 \cdot 10^5$. Это подтверждено (Романенко, Янов, 1973) и результатами инструментальных замеров турбулентных пульсаций в пограничном слое живого дельфина.

О месте перехода пограничного слоя из ламинарного состояния в турбулентное может свидетельствовать также распределение динамического давления по поверхности тела нектеров, что было исследовано нами на моделях 19 видов разнообразных нектонных животных: головоногих моллюсков, рыб, ихтиозавров, пингвинов, китообразных и ластоногих. Замер давления производился в диапазоне Re от 10^6 до 10^7 , в пределах которого место перехода пограничного слоя из ламинарного состояния в турбулентное примерно совпадает, как известно (Шлихтинг, 1956), с точкой минимума динамического давления в обтекающем потоке. Величина коэффициента давления $\bar{p}$ находилась по общепринятой формуле (Мартынов, 1958):

$$\bar{p} = \frac{p - p_0}{\frac{\rho V^2}{2}}, \quad (2)$$

где p — давление в исследуемой точке, находимое по высоте столба воды в соответствующей трубке батарейного манометра, p_0 — статическое давление в набегающем потоке, ρ — плотность воды, V — скорость потока в лотке. Полученные нами для 19 видов нектеров эпюры давления и расположение на поверхности моделей точек, в которых производился замер давления, а также линии минимума динамического давления и границы между конфузорным и диффузорным участками показаны на рис. 1¹.

Из рис. 1 видно, что линия минимума динамического давления располагается либо в непосредственной близости от границы между конфузором и диффузором (*I, II*), указывая на ламинарное состояние пограничного слоя на конфузорном участке и турбулентное — на диффузорном, либо заметно спереди от этой границы (*III, IV*), что свидетельствует о турбулентном обтекании не только на диффузоре, но и на нижней части конфузора; такое положение полностью соответствует рассмотренным выше результатам исследования состояния пограничного слоя у живых нектеров.

Сравнительно большая близость состояния пограничного слоя у живых нектеров и их моделей указывает на то, что соотношение ламинарного и турбулентного участков обтекания у нектонных животных в типичном случае в основном определяется особенностями общей формы их тела и ее динамикой в процессе плавания и лишь в меньшей мере —

¹ Данные для *Xiphias* см. в работе Алеева (1970а, рис. 6).

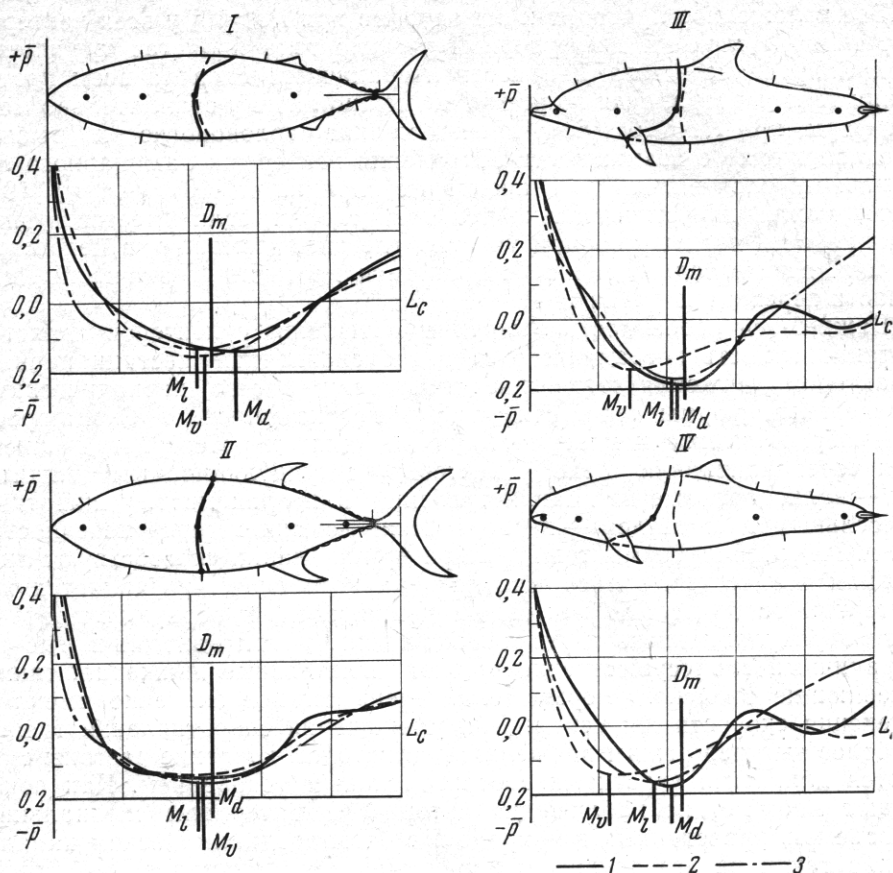


Рис. 1. Распределение динамического давления $\bar{p}$ по поверхности моделей нектеров
 1 — по средней линии спины; 2 — по средней линии брюха; 3 — по боковой линии, на уровне продольной оси тела (пунктир с точкой); вертикальными линиями отмечено расположение наибольшего поперечного диаметра тела (D_m), а также расположение точек M минимума по дорсальной (M_d), вентральной (M_v) и латеральной (M_l) образующим модели; на изображениях моделей показано расположение выходов приемных отверстий дренажных трубок в спинном (штрихи), брюшном (штрихи) и боковом (точки) рядах, а также граница между конфузным и диффузным участками (пунктир) и расположение минимума динамического давления (сплошная линия); I — *Auxis thazard* (Lac.), эффективная длина модели $L_c = 100,0$ см, скорость потока в лотке $V_m = 4,0$ м/сек, число Рейнольдса для модели $Re_m = 4,3 \cdot 10^4$; II — *Thunnus alalunga* (Bonnat), $L_c = 100,0$ см, $V_m = 6,0$ м/сек, $Re_m = 6,9 \cdot 10^4$; III — *Delphinus delphis ponticus* Barab., $L_c = 100,0$ см, $V_m = 6,0$ м/сек, $Re_m = 6,3 \cdot 10^4$; IV — *Phocaena phocaena* (L.), $L_c = 100,0$ см, $V_m = 6,0$ м/сек, $Re_m = 6,3 \cdot 10^4$

особыми свойствами кожных покровов. Этому выводу соответствуют и физиологические данные. Так, например, предполагалось (Gray, 1936), что при движении в турбулентном режиме дельфин должен был бы иметь мощность в 7 раз больше, чем могут развить его мышцы. Однако экспериментальная проверка (Lang, 1963; Lang and Norris, 1966; Focke, 1965; Norris, 1965; Семенов, 1969; Карандеева и др., 1970 и др.) показала, что разница между теоретически вычисленной и фактической мощностью дельфинов сильно завышена и в действительности эти величины отличаются не более чем в 2 раза.

Обращает на себя внимание свойственное всем исследованным видам сравнительно очень плавное изменение динамического давления по продольной оси тела и заметное повышение его до положительных значений в кормовой области (рис. 1), что соответствует хорошей обтекаемости тела исследованных животных, которое характеризуется (Алеев, 1972а) низкими значениями C_{xp} .

Все изложенное приводит к выводу, что при $Re > 10^5$ у всех нектеров пограничный слой на диффузорном участке тела является турбулентным. Сохранение же ламинарности пограничного слоя на всем протяжении тела нектера, судя по всему, возможно лишь у сравнительно мелких форм, при $Re < 10^5$ (Sagittoidea, мелкие головоногие и рыбы). Предположение о возможности сохранения нектерами ламинарного пограничного слоя вплоть до значений Re порядка $4,0 \cdot 10^7$ (Lang, 1963 и др.) можно допустить только при том условии, если имеется в виду ламинарность на конфузорном участке, где она, возможно, в некоторых случаях действительно может сохраняться до местных значений Re в области перехода порядка 10^7 .

Важнейшей особенностью картины обтекания у нектеров является нестационарность пограничного слоя, обусловленная нестационарным характером движения этих животных, прежде всего периодическими изменениями формы тела, связанными с локомоцией. У Cephalopoda это — периодическое изменение толщины тела и отсос пограничного слоя через мантийную щель, у нектеров с ундуляционным движителем — волнообразные изгибания туловища или плавников, у животных с весельным движителем — периодические взмахи парных конечностей и т. д. Изменения формы тела нектера при плавании способствуют ликвидации возможных зон отрыва пограничного слоя, что является характерной особенностью нектонных движителей, в первую очередь — осевого ундуляционного и гидрореактивного. У головоногих и рыб на пограничный слой существенно влияют дыхательные движения, также изменяющие внешнюю форму тела. Очень важное значение имеют и изменения скорости движения. Для уменьшения сопротивления трения наиболее выгоден режим движения, при котором короткие разгоны сменяются длинными участками с отрицательным ускорением. Как показывают многолетние наблюдения автора и материалы специальных киносъемок, проведенных в природе и в биогидродинамическом канале, именно такой режим движения характерен для кальмаров, рыб, дельфинов, ластоногих и морских черепах.

Одним из наиболее общих для нектеров приспособлений, предотвращающих отрыв пограничного слоя, является сравнительно большое относительное удлинение тела. Удлиненная форма тела, при которой его относительная толщина $U \leq 0,40$, обеспечивает более плавное изменение динамического давления по продольной оси и более спокойное смыкание потока за телом, чем при $U > 0,40$, что и способствует уменьшению сопротивления формы удлиненных тел (Алеев, 1972).

Все нектеры имеют хорошо обтекаемую, монолитную форму тела с гладкими, плавными контурами, лишенную каких-либо угловатых выступов или впадин (Алеев, 1972а). Спереди тело нектера чаще всего тупо закруглено (Sagittoidea, большинство рыб, Hydrophidae, Mysticeti, Physeteridae, Sirenia, Pinnipedia и др.) или имеет несколько приостренный передний конец (кальмары, из рыб — Sphyaenidae, большинство Scombridae и др., большинство Ichthyosauria и Delphinidae и т. п.), а сзади плавно переходит в более или менее вытянутый конус (кальмары) или приостренное ребро — хвостовой плавник (Sagittoidea, все рыбообразные и рыбы, Ichthyosauria, Sirenia, Cetacea). Именно такая форма свойственна телам, обтекание которых происходит без отрыва пограничного слоя, что имеет место и у всех нектеров. Безотрывное обтекание нектеров доказано экспериментально для рыб (Алеев и Овчаров, 1969, 1971, 1973, 1973а) и дельфинов (Rosen, 1961), а также показано нами на моделях рыб (Алеев, 1970а), Cetacea и Chelonioidae (рис. 2).

Ярким примером приспособления для предотвращения отрыва пограничного слоя служит двухлопастная форма хвостового плавника нектеров (Алеев, 1959, 1963, 1973а). Проведенные нами эксперименталь-

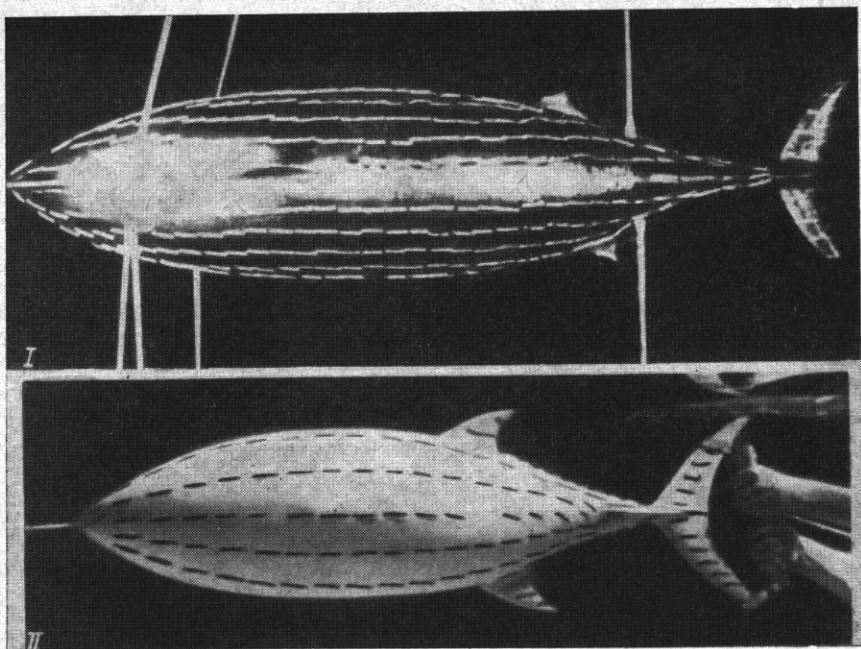


Рис. 2. Обтекание моделей тунцов с индикаторными нитями

I — модель *Auxis thazard* (Lac.) в аэродинамической трубе при $Re=5,2 \cdot 10^6$. II — буксируемая модель *Thunnus alalunga* (Bonn.) при $Re=4,4 \cdot 10^6$, большая часть поверхности моделей обтекается ламинарным потоком

ные исследования обтекания хвостового плавника рыб и дельфинов, выполненные с помощью визуализации обтекающего плавник потока путем прикрепления к плавнику легких индикаторных нитей, показывают, что форма выемки хвостового плавника непосредственно определяется степенью конвергентности потока на тыльной (считая по направлению поперечного движения плавника) стороне плавника. Нами установлено, что степень конвергентности потока на тыльной стороне хвостового плавника обратно пропорциональна скорости движения nekтера. Именно поэтому, в соответствии с описанной ранее закономерностью (Алеев, 1973а), с ростом скоростей движения меняется форма выемки на хвостовом плавнике. При сравнительно малых скоростях плавания и сильной конвергентности обтекающего тыльную сторону плавника потока выемка клиновидно врезается в среднюю часть плавника, образуя весьма характерный для очень многих рыб и китообразных вырез на середине задней кромки плавника (рис. 3, Б). Для сравнения на рис. 3, А толстой черной штриховкой показана область, на которой происходил бы отрыв пограничного слоя на округлом плавнике, не имеющем выемки, при той же скорости движения и той же степени конвергентности потока, что и на рис. 3, Б. При больших скоростях движения и малой конвергентности потока на тыльной стороне хвостового плавника его задняя кромка не имеет указанной резкой выемки в центре, контур ее становится более ровным, что характерно, например, для Scombridae и Xiphioidae (рис. 3, В).

С увеличением значений Re как в филогенезе, так и в онтогенезе оптимальная для снижения сопротивления движению форма обтекаемого тела существенно изменяется, в соответствии с чем изменяются и особенности формы тела nekтеров, направленные на уменьшение лобового сопротивления.

При $Re < 10^7$ одним из основных способов уменьшения гидродинамического сопротивления у nekтонных животных является ламинари-

зация формы тела, которая одновременно способствует как уменьшению сопротивления формы (за счет обеспечения безотрывного обтекания), так и сопротивления трения (за счет сохранения ламинарности пограничного слоя на большей или меньшей части поверхности тела). Согласно результатам наших исследований, ламинаризация формы тела у нектеров обеспечивается морфологически главным образом двумя особенностями: 1) расположением наибольшего поперечного сечения тела близ середины его продольной оси и 2) отсутствием каких-либо заметных неровностей на теле.

Важнейшее значение для ламинаризации формы тела имеет положение наибольшего поперечного сечения тела относительно его переднего и заднего концов, поскольку оно, как видно из рис. 1, определяет общее распределение динамического давления по продольной оси тела и тем самым решающим образом влияет на всю картину обтекания (Алеев, 1962). О степени приспособленности корпуса нектера к сохранению ламинарности пограничного слоя практически всегда можно судить по местоположению наибольшего поперечного диаметра тела, которое может быть выражено с помощью показателя Y формы корпуса (Алеев, 1962):

$$Y = \frac{y}{L_c}, \quad (3)$$

где y — расстояние от наибольшего поперечного диаметра D_m тела до передней (считая по направлению движения) точки эффективной длины L_c тела. Чем больше Y , тем больше конфузорный участок, т. е. тем в большей степени форма тела способствует сохранению ламинарности пограничного слоя (рис. 1). Оптимальным является расположение наибольшего поперечного сечения близ середины обтекаемого тела, что соответствует значениям Y от 0,40 до 0,55. В последующем, говоря о ламинаризированной форме тела у нектеров, мы будем понимать под этим такую форму тела, которая характеризуется значениями $Y \leq 0,40$.

Значения Y у исследованных нектеров изменяются от 0,15 до 0,60. Кривая $Y=f(Re)$ для эунектона (рис. 4, 1) обнаруживает четко выраженные восходящий и нисходящий участки, причем максимум ($Y=0,50$) соответствует значению $Re=5,0 \cdot 10^6$. В интервале значений Re от 10^5 до $6,0 \cdot 10^7$ кривая проходит в диапазоне $Y > 0,40$, что указывает на преобладание в этом интервале Re ламинаризированных форм тела. Вообще ламинаризированные формы тела встречаются у нектеров в более широком диапазоне значений Re — примерно от 10^3 до $2,0 \cdot 10^8$ (рис. 4 и 5). Отмечено (Walters, 1962), что среди Scombridae s. 1. более мелкие представители имеют ламинаризованную форму тела и плавают, по-видимому, в ламинарном режиме, тогда как у крупных тунцов (*Thunnus* и др.) форма тела ближе к неламинаризированной. Однако, согласно нашим данным, у *Th. thynnus* $Y=0,43$, а у *Th. alalunga*—0,46, т. е. форма тела у них ламинаризированная. На моделях *Th. alalunga* и *Auxis thazard* нами было показано, что при $Re \leq 4,0 \cdot 10^6$ большая часть тела обтекается у них ламинарным потоком (рис. 1 и 2). В онтогенезе нектонных рыб и кальмаров значения Y увеличиваются, что отвечает росту скоростей движения и улучшению гидродинамических качеств формы тела (Алеев, 1962).

У нектеров, приспособленных к быстрому движению, все сколько-нибудь выступающие структуры (мантийные плавники Theuthoidea, глаза позвоночных, плавники рыб, челюсти и т. п.) обычно одеты специальными обтекателями или убраны в специальные впадины, желоба и т. д., из которых они выставляются только в момент действия.

Поверхность тела у большинства нектеров является аэродинамически гладкой, что способствует ламинаризации пограничного слоя и снижению сопротивления трения. Это имеет место у рыб, Teuthoidea и

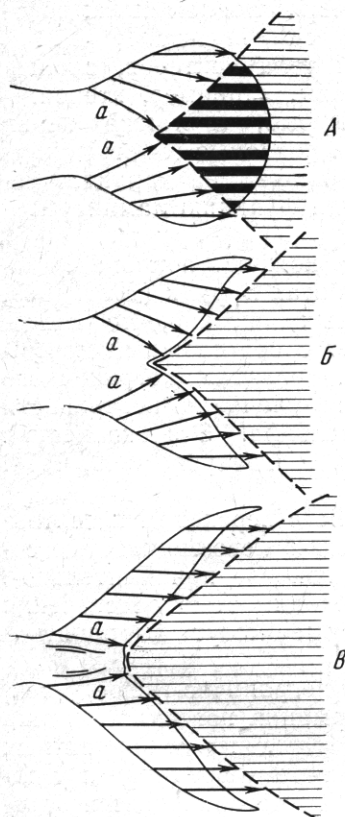


Рис. 3

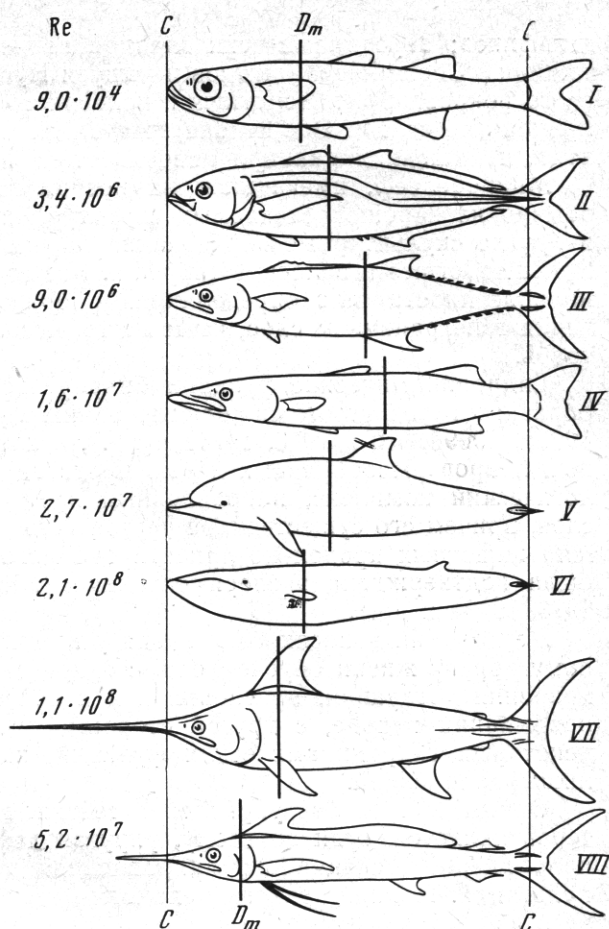


Рис. 5

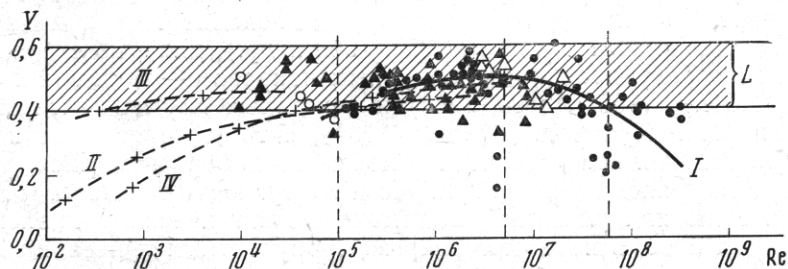


Рис. 4

Рис. 3. Зависимость формы хвостового плавника от скорости плавания животного и степени конвергентности потока, обтекающего тыльную сторону плавника

Горизонтальная штриховка — потенциальная зона вихреобразования; равновеликие векторы a указывают направление обтекающего потока и расстояние от передней кромки плавника до передней границы потенциальной зоны отрыва пограничного слоя при условии отрыва при местных числах $Re = aV \nu^{-1}$, где V — скорость обтекающего плавник потока; прочие пояснения в тексте. По материалам кино съемки

Рис. 4. Зависимость $Y=f(Re)$ для некоторых. Каждая точка соответствует отдельному виду I — эунектон, филогенез; II—IV — онтогенез (II — *Trachurus mediterraneus ponticus* Aleev, $L_a = 56,0$ см; III — *Lebistes reticulatus* Peters, IV — *Mugil saliens* Risso); L — зона ламинаризованных профилей; филогенез: темные кружки — эунектон, светлые кружки — планктонектон; темные треугольники — бентонектон, светлые треугольники — ксеронектон; прочие пояснения в тексте

Рис. 5. Положение наибольшего поперечного диаметра тела (D_m) у некоторых при различных значениях Re

c — вертикали, проведенные через концы эффективной длины L_e тела; I — *Atherina bonapartei* Boulenger, абсолютная длина $L_a = 9,1$ см; II — *Trachurus mediterraneus ponticus* Aleev, $L_a = 56,0$ см; III — *Scorpaenopsis commersoni* (Lac.), $L_a = 68,7$ см; IV — *Sphyraena barracuda* (Walb.), $L_a = 130,0$ см; V — *Delphinus delphis ponticus* Barab., $L_a = 178,5$ см; VI — *Balaenoptera physalus* (L.), $L_a = 2500$ см; VII — *Xiphias gladius* L., $L_a = 356,0$ см; VIII — *Tetrapturus belone* Raf., $L_a = 175,5$ см

дельфинов; аэродинамически гладкой является поверхность пластинок панцирей Chelonioidea, щитков и чешуек Hydrophidae, поверхность перьевого покрова Sphenisciformes и волосяного покрова большинства Pinnipedia (не считая Odobenidae). Аэродинамически гладкой была, вероятно, и лишенная панциря поверхность кожи Ichthyosauria.

Микрорельеф, имеющийся на поверхности тела нектеров, сложен обычно из хорошо обтекаемых структур, каковы, например, ктеноиды и другие скульптурные образования на чешуе рыб, а также перья Sphenisciformes и волосы Pinnipedia. Все эти и подобные им структуры на поверхности тела определяющим образом влияют на характер течения в пограничном слое, чаще всего выполняя функцию ламинаризаторов.

Гидродинамические функции микрорельефа кожного покрова рыбообразных и рыб всесторонне исследованы в работах Бурдак (1968, 1969, 1969а, 1969б, 1970, 1973, 1973а и др.), в которых показано, что чешуйный покров рыбообразных и рыб представляет собой сложный морфологический комплекс, направленный на ламинаризацию пограничного слоя, причем его существенной чертой является наличие на поверхности тела животных продольно ориентированного рельефа. Эта концепция была подтверждена экспериментально (Алеев и Овчаров, 1969, 1971, 1973, 1973а и др.).

Деградация волосяного покрова у Mammalia с переходом к нектонному образу жизни обусловлена, с одной стороны, невозможностью сохранения воздушной прослойки в волосяном покрове при длительном пребывании в воде, с другой стороны, — необходимостью обеспечения некоторых гидродинамических функций, которые могут выполняться лишь голой кожей.

Одним из способов управления течением в пограничном слое у нектеров является, судя по всему, упругая деформация поверхности тела при плавании, специально направленная на «гашение» турбулентных пульсаций. Наличие такого механизма к настоящему времени ни у одного из нектеров экспериментально не показано, что объясняется большой трудностью постановки соответствующего эксперимента. Однако на основании морфологического исследования кожных покровов у различных нектонных животных существование подобного механизма предполагают для Cetacea (Kramer, 1957, 1960 и др.), для рыб с более или менее сильно редуцированным чешуйным покровом — таких, как Scombridae (Walters, 1962; Алеев, 1963) и некоторых других нектеров. Согласно гипотезе Крамера (Kramer, 1957), суть этого явления состоит в том, что кожный покров способен локально деформироваться, расширяясь или сжимаясь перпендикулярно к поверхности тела соответственно увеличению или уменьшению внешнего динамического давления в пограничном слое, в ходе чего энергия турбулентных пульсаций поглощается внутренней средой кожных покровов, что и приводит к «гашению» турбулентных пульсаций. В последнее время высказано предположение (Бурдак, 1972), что аналогичный демпферный механизм может быть организован на основе склеритного аппарата эласмоидной чешуи рыб.

Проведенные биогидродинамические исследования (Алеев, 1970) позволяют заключить, что у дельфинов поперечные передвигающиеся волнообразные складки кожи во время движения образуются пассивно, т. е. независимо от деятельности каких-либо мышц, лишь в результате возникновения определенного соотношения градиента гидродинамического давления в обтекающем потоке и упруго-эластичных свойств кожи. Эксперименты, выполненные нами в 1973 г. и состоявшие в инструментальных замерах и осциллографировании силы сопротивления при буксировании спортсменок-пловчих, показывают, что у женщин совершенно аналогичная деформация поверхности тела, возникающая

под действием внешних гидродинамических сил (Алеев, 1970), увеличивает гидродинамическое сопротивление, т. е. является вредным артефактом: при отсутствии деформации поверхности тела — в случае буксирования спортсменки в специальном гидродинамически нейтральном костюме, нейтральность которого предварительно устанавливалась экспериментально, сопротивление всегда оказывалось заметно более низким, чем при буксировании в обнаженном виде. Это свидетельствует о том, что у дельфинов кольцевые кожные складки, возникающие на поверхности тела в моменты резких ускорений (Essapian, 1955), представляют собой отнюдь не приспособление к уменьшению гидродинамического сопротивления, как это обычно считается (Essapian, 1955), а лишь вредный артефакт. Что же касается функции кожной мышцы Cetacea, то она состоит не в генерировании волн деформации в коже, как это обычно принимается (Суркина, 1971 и др.), а как раз в обратном — в предотвращении посредством общего сокращения этой мышцы вредной деформации кожного покрова в моменты резких ускорений и при равномерном плавании с максимальными скоростями, которое также всегда бывает непродолжительным.

Среди свойственных нектерам способов управления пограничным слоем, которые непосредственно не связаны с рельефом поверхности тела и его изменениями, наиболее общее для нектона значение имеют два: 1) выделение кожными железами слизи, вязкость которой ниже, чем вязкость воды (Cephalopoda, рыбы), и 2) прогрев пограничного слоя, уменьшающий вязкость непосредственно прилегающего к телу нектера слоя воды (Cetacea, возможно, и некоторые быстрые рыбы — такие, как Scombridae).

С увеличением значений Re общая картина обтекания нектеров и доступные для них максимальные абсолютные скорости движения изменяются.

Шулейкин (Шулейкин и др., 1937, 1939; Шулейкин, 1953, 1965, 1966) отметил, что с увеличением длины водных животных максимальная доступная для них скорость движения увеличивается, поскольку сопротивление движению растет пропорционально квадрату линейных размеров животного, а объем тела и, следовательно, масса мышечной ткани — пропорционально их кубу. Имея во всем громадном диапазоне длины $L_a > 1,5$ м только 1 экспериментальную точку (для кита сейвала), Шулейкин, на основании выполненных им теоретических расчетов, пришел к выводу, что эта зависимость справедлива для водных животных любой величины, «... — от исполинских китов и до одноклеточных организмов» (Шулейкин, 1953, стр. 898). В действительности же, как показывают наши исследования, основанные на использовании массового и достаточно разнообразного экспериментального материала, относящегося к различным группам нектеров (собственные экспериментальные данные и материалы работ: Walford, 1937; Gero, 1952; W. M., 1953; Gray, 1953, 1957; Bainbridge, 1958; Blaxter and Dickson, 1959; Ohlmer und Schwarzkopff, 1959; Johannessen and Harder, 1960; Честной, 1961; Nursall, 1962; Томилин, 1962, 1971; Радаков и Протасов, 1964; Walters, Fierstine, 1964; Парин, 1971), эта зависимость справедлива лишь при условии $L_a \leq 450$ см, тогда как в случае $L_a > 450$ см меняется на обратную, т. е. в этом диапазоне с увеличением длины животных наблюдается уже не увеличение, а уменьшение доступной для них максимальной скорости V_m движения (рис. 6).

Рассмотрение картины обтекания нектеров, строения и работы нектонных движителей и развития формы тела у нектеров в филогенезе и онтогенезе позволяет прийти к определенным выводам относительно содержания зависимости $V_m = f(L_a)$ у плавающих животных (рис. 6).

С увеличением линейных размеров животных доступные для них максимальные абсолютные скорости плавания закономерно изменяют-

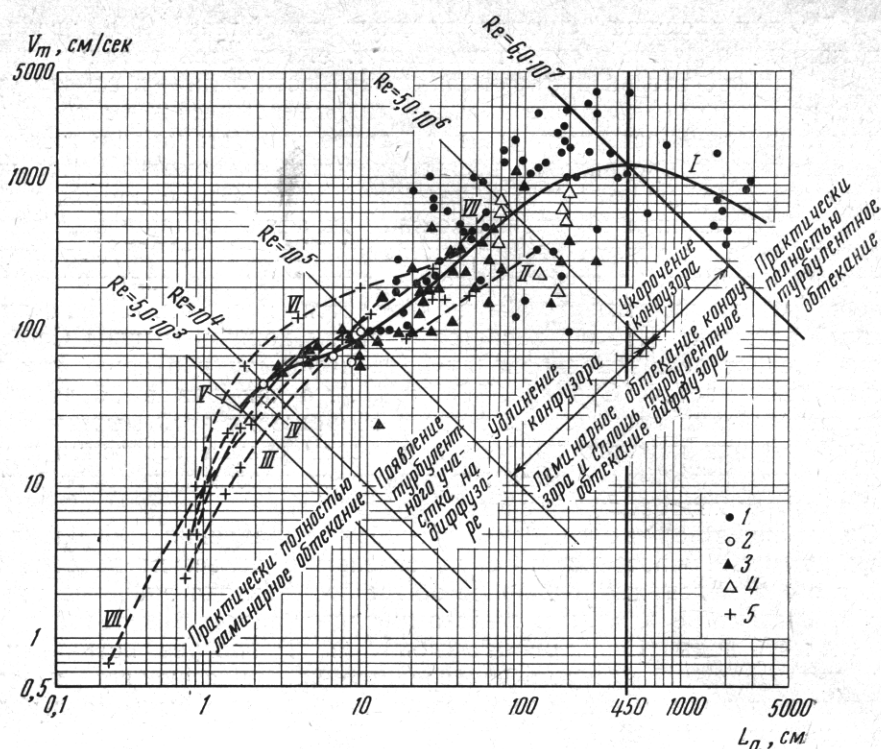


Рис. 6. Зависимость $V_m = f(L_a)$ для нектеров

I — весь нектон, филогенез; II—VII — онтогенез; II — *Squalus acanthias* L., III — *Carassius auratus* (L.), IV — *Lebistes reticulatus* Peters, V — *Gambusia affinis holbrooki* (Girard), VI — *Mugil saliens* Risso, VII — *Trachurus mediterraneus ponticus* Aleev; 1—4 — филогенез (1 — зунектон, 2 — планктонектон, 3 — бентонектон, 4 — ксеронектон); 5 — зунектон и бентонектон, онтогенез

ся под действием 3 факторов: 1) соотношения массы локомоторных мышц и величины встречаемого животным гидродинамического сопротивления, 2) частотной характеристики движителя и 3) особенностей общей картины обтекания тела животного.

Поскольку с увеличением L_a масса локомоторных мышц, определяющих мощность движителя, растет пропорционально кубу линейных размеров животного, а встречаемое им при плавании гидродинамическое сопротивление — пропорционально квадрату тех же размеров, максимальные доступные для животных скорости плавания имеют тенденцию увеличиваться с увеличением их длины. Для хорошо обтекаемых тел, к числу которых принадлежат все нектеры, гидродинамическое сопротивление пропорционально площади смоченной поверхности тела, поэтому нетрудно видеть, что указанная тенденция к увеличению скоростей плавания с ростом L_a непосредственно определяется уменьшением удельной поверхности животных.

В то же время, поскольку скорость плавания при прочих равных условиях прямо пропорциональна частоте совершаемых движителем локомоторных движений, а частота эта с увеличением линейных размеров животных как в филогенезе, так и в онтогенезе в целом уменьшается, максимальные доступные для животных скорости плавания имеют тенденцию уменьшаться с увеличением их длины.

Фактические скорости плавания в каждом конкретном случае определяются взаимодействием этих двух противоположных тенденций, результат которого в значительной мере корректируется третьим фактором — особенностями общей картины обтекания тела животного, кото-

рая, в свою очередь, с увеличением значений L_a и Re существенно изменяется.

Анализ фактических данных о скоростях плавания нектеров (рис. 6) приводит к выводу, что наибольшие абсолютные скорости движения оказываются доступными для нектеров при некоторых средних абсолютных линейных размерах и средних частотных характеристиках движителя. Напротив, сочетания экстремальных значений этих факторов — минимальные линейные размеры в сочетании с максимальной рабочей частотой движителя в области предельно малых для нектона значений Re и максимальные линейные размеры в сочетании с минимальной рабочей частотой движителя в области предельно больших для нектона значений Re — не создают оптимальных условий для наращивания скоростей движения. Очевидно, что в области малых Re скорости плавания лимитируются большой величиной удельной поверхности, а в области больших Re — низкой рабочей частотой движителя.

Особенности картины обтекания и, в частности, состояние пограничного слоя существенно влияют на скорость движения нектера при любых значениях Re , что явствует из сопоставления характера экспериментальной кривой $V_m = f(L_a)$ (рис. 6) с полученными нами (Алеев и Овчаров, 1969, 1971, 1973, 1973а и др.) экспериментальными материалами, характеризующими картину обтекания тела животного.

В планктонной области и в нижней части нектонного диапазона, примерно при $L_a < 2$ см и $Re < 10^4$, с ростом L_a происходит быстрое увеличение V_m , что соответствует сохранению практически полностью ламинарного обтекания животных; это хорошо прослеживается в онтогенезе нектонных рыб (рис. 6, III—VII). В интервале L_a примерно от 2 до 10 см и Re от 10^4 до 10^5 происходит резкое снижение темпа нарастания V_m , что отвечает появлению и постепенному удлинению турбулентного участка обтекания на диффузоре (рис. 6, кривые I, III—VII); у верхней границы этого интервала практически уже весь диффузор обтекается турбулентным пограничным слоем (Алеев и Овчаров, 1969, 1971). Далее, в интервале L_a примерно от 10 до 80—100 см и Re от 10^5 до $5,0 \cdot 10^6$ соотношение ламинарного и турбулентного участков практически не изменяется, т. е. сохраняется ламинарное обтекание на конфузоре и турбулентное — на диффузоре (рис. 6), причем конфузор с увеличением Re прогрессивно удлиняется (рис. 5, I—IV) и, соответственно этому, в условиях сравнительно высоких рабочих частот движителя сохраняется высокий, более или менее стабильный темп нарастания значений V_m с ростом L_a : в этом интервале угол наклона кривой $V_m = f(L_a)$ для нектона почти не изменяется (рис. 6, кривая I). В интервале L_a примерно от 80 до 450 см и Re от $5,0 \cdot 10^6$ до $6,0 \cdot 10^7$ происходит прогрессивное укорочение конфузора (рис. 5, V—VIII) и, следовательно, сокращение ламинарного и удлинение турбулентного участка обтекания, в соответствии с чем темп нарастания V_m на фоне продолжающегося уменьшения рабочей частоты движителя прогрессивно снижается и при $L_a = 450$ см в среднем для нектона становится равным нулю (рис. 6, I). При $L_a > 450$ см и $Re > 6,0 \cdot 10^7$ дальнейшая турбулизация пограничного слоя, в том числе и на конфузорном участке, практически приводит к полностью турбулентному обтеканию тела и, наряду с прогрессирующим уменьшением частоты локомоторных движений, обуславливает падение значений V_m : в этом интервале располагается нисходящий участок кривой $V_m = f(L_a)$ (рис. 6, I).

Наличие восходящего и нисходящего участков кривой $V_m = f(L_a)$ определяет различную направленность морфологических изменений нектонных животных при увеличении их линейных размеров в филогенезе и в онтогенезе в диапазонах $L_a < 450$ см и $L_a > 450$ см: если в диапазоне $L_a < 450$ см с увеличением L_a происходит приспособление нектеров

к движению со все возрастающими скоростями, например у рыб (Алеев, 1963) и *Teuthoidea* (Зуев, 1966), то в диапазоне $L_a > 450$ см этого не наблюдается, примером чего может служить онтогенетическое развитие китов (Чепурнов, 1968).

Сопоставляя кривые I на рис. 4 и 6, интересно отметить, что: 1) при $Re = 10^5$ начинается область преобладания ламинаризованных форм тела (рис. 4) и область значительного и более или менее стабильного нарастания значений V_m (рис. 6, кривая I), 2) что при $Re = 5,0 \cdot 10^6$ наблюдается максимум на кривой $Y = f(Re)$ (рис. 4) и верхняя граница области интенсивного нарастания V_m (рис. 6, кривая I) и 3) что при $Re = 6,0 \cdot 10^7$ преобладание ламинаризованных форм тела у нектеров сменяется преобладанием неламинаризованных (рис. 4) и одновременно начинается нисходящий участок кривой $V_m = f(L_a)$ (рис. 6, кривая I). Все эти совпадения, несомненно, свидетельствуют о глубокой связи определенных функционально-морфологических особенностей с элементами общей картины обтекания нектеров и величинами доступных для них скоростей плавания. Это указывает, в частности, на важнейшее значение в гидродинамике нектера тех особенностей строения тела, которые отражает величина показателя Y , что отмечалось и ранее (Алеев, 1962).

Все изложенное может служить ответом на вопрос, почему нектоновые головоногие, рыбы, ихтиозавры, дельфины, сирены и ластоногие в массе характеризуются неравенством $L_a < 450$ см: при этих размерах, в диапазоне L_a примерно от 4 до 5 м они имеют возможность развивать наибольшие скорости движения, доступные для плавающих животных, что создает им в пелагиали несомненные экологические преимущества при спасении от врагов и ловле добычи. Только киты, приспособившиеся к питанию относительно мелкими объектами, которые улавливаются с помощью фильтрации, значительно перешли рубеж $L_a = 450$ см, что позволило им как увеличить абсолютные размеры фильтровального аппарата, так и существенно уменьшить число своих потенциальных врагов, которых они, по существу, не имеют именно вследствие своих крупных размеров. Хищные формы при $L_a > 450$ см — такие, как *Eurhinosaurus* или *Physeter*, — немногочисленны и в целом не характерны для эунектона.

В диапазоне $L_a > 450$ см с ростом L_a при неизбежном уменьшении V_m у нектеров наблюдается тенденция к тому, чтобы максимально замедлить это уменьшение, что хорошо иллюстрируется зависимостью $C_s = f(Re)$ для эунектона (рис. 7): величина показателя C_s , характеризующего степень концентрации локомоторной функции на самом заднем, пятом, элементарном участке тела (Алеев, 1969, 1973, 1973а), остается предельно высокой и у китов (рис. 7, область C). Именно поэтому мы и находим у всех крупных поздних (меловых) ихтиозавров (*Ichthyosauridae*, *Stenopterygiidae*) и у всех китов движители скомброидного типа, в максимальной степени способствующие, как известно (Алеев, 1963), сохранению, при прочих равных условиях, высоких скоростей движения.

В заключение следует отметить, что в филогенезе, при переходе к нектонному образу жизни тенденция к снижению гидродинамического сопротивления возникает в числе первых нектонных особенностей. Уже у нектобентосных и нектоксеронных животных тело, как правило, хорошо обтекаемо. У всех нектонных форм рассматриваемые приспособления достигают, как мы видели, весьма высокого развития, занимая в ряду приспособлений, связанных с движением, центральное место.

Основная закономерность прогрессивного развития рассматриваемого комплекса приспособлений во всех группах нектеров состоит в постоянном нарастании сложности отдельных приспособлений, образующих комплекс. С увеличением абсолютных и относительных скоростей

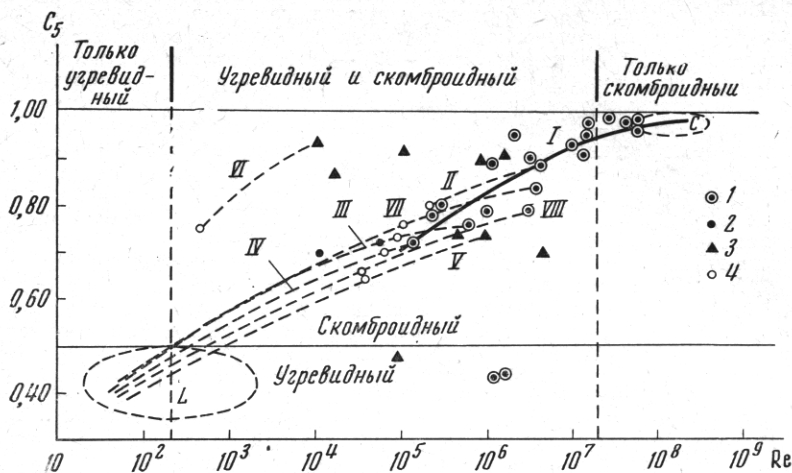


Рис. 7. Зависимость $C_5 = f(Re)$

Взрослые особи: 1 — зунектон, 2 — планктонектон, 3 — бентонектон; 4 — зунектон и бентонектон, молодь; I — зунектон, филогенез, II—VIII — онтогенез: II — *Squalus acanthias* L., III — *Alosa kessleri pontica* (Eichw.), IV — *Sprattus sprattus phaleriscus* (Risso), V — *Odontogadus merlangus euxinus* (Nordm.), VI — *Lebistes reticulatus* Peters, VII — *Trachurus mediterraneus ponticus* Aleev, VIII — *Pomatomus saltatrix* (L.), L — область личинок рыб, C — область китов

плавания комплекс приспособлений, уменьшающих гидродинамическое сопротивление, в общей системе приспособлений организма занимает все более доминирующее положение и оказывает все более определяющее влияние на общий ход филогенетического развития вида, что объясняется прогрессивным увеличением той доли энергии в общем энергетическом балансе организма, которая тратится на движение.

Необходимо также отметить мультифункциональность большинства приспособлений рассматриваемой группы, что соответствует тесной взаимосвязи всех элементов процесса обтекания тела нектера и многогранности задачи управления этим процессом.

ЛИТЕРАТУРА

- Алеев Ю. Г., 1959. Строение и функции хвостового плавника рыб, Тр. Севастопольск. биол. ст., 12: 219—258.—1962. О местоположении наибольшей высоты тела у рыб, Зоол. ж., 41, 9: 1429—1431.—1963. Функциональные основы внешнего строения рыбы: 1—247, Изд-во АН СССР, М.—1969. Топография локомоторной функции у нектеров. Функционально-морфологические исследования нектонных животных: 3—12, Изд-во «Наукова думка», Киев.—1970. Подвижная шероховатость на поверхности тела нектеров как способ снижения гидродинамического сопротивления, Зоол. ж., 49, 8: 1173—1180.—1970а. Об особенностях гидродинамики рыб группы Xiphiodae, Зоол. ж., 49, 11: 1676—1684.—1972. О биогидродинамических различиях планктона и нектона, Зоол. ж., 51, 1: 5—12.—1972а. Гидродинамические качества формы тела нектеров, Зоол. ж., 51, 7: 949—953.—1973. Генезис и экологическая дивергенция нектона, Зоол. ж., 52, 1: 5—14.—1973а. Движение и движители нектеров, Зоол. ж., 52, 8: 1132—1141.
- 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.—1971. О роли вихреобразования в локомоции рыб и влиянии границы двух сред на картину обтекания, Зоол. ж., 50, 2: 228—234.—1973. Трехмерная картина обтекания рыбы, Вопр. ихтиол., 6: 1112—1115.—1973а. Картина обтекания движущейся рыбы, Тезисы докл. IV Всес. конф. по бионике, 6, Биомеханика: 18—20, М.
- Бурдак В. Д., 1968. О функциональном значении ктеноидов на чешуе рыб, Зоол. ж., 47, 5: 732—738.—1969. Онтогенетическое развитие чешуйного покрова кефали *Migil saliens* Risso, Зоол. ж., 48, 2: 242—248.—1969а. О возрастных изменениях в строении микрорельефа чешуйного покрова барабули (*Mullus barbatus ponticus* Essipov). Функционально-морфологические исследования нектонных животных: 46—52, Изд-во «Наукова думка», Киев.—1969б. О функционировании ктеноидного

- аппарата рыб в условиях турбулентного пограничного слоя, Зоол. ж., 48, 7: 1053—1055.—1970. О соотношениях гидродинамических функций циклоидной и ктеноидной чешуи у рыб. Зоол. ж., 49, 6: 869—871.—1972. О гидродинамической функции циклоидной чешуи рыб, Зоол. ж., 51, 7: 1086—1089.—1973. О гидродинамической функции чешуйного покрова рыб, Тезисы докл. IV Всес. конф. по бионике: 6, Биомеханика: 31—34, М.—1973а. Типы чешуи как этапы исторического развития гидродинамической функции кожного покрова рыб, Зоол. ж., 52, 8: 1208—1213.
- Зуев Г. В., 1966. Функциональные основы внешнего строения головоногих моллюсков: 1—139, Изд-во «Наукова думка», Киев.
- Карандеева О. Г., Протасов В. А., Семенов Н. П., 1970. К вопросу о физиологическом обосновании парадокса Грея, Бионика, 4: 36—43.
- Мартынов А. К., 1958. Экспериментальная аэродинамика: 1—348, Оборонгиз, М.
- Парин Н. В., 1971. Подотряд скумбриеvidные (Scombroidei). В кн. «Жизнь животных», 4, Рыбы: 535—542, Изд-во «Просвещение», М.
- Радаков Д. В., Протасов В. Р., 1964. Скорости движения и некоторые особенности зрения рыб: 1—48, Изд-во «Наука», М.
- Романенко Е. В., Янов В. Г., 1973. Результаты экспериментов по изучению гидродинамики дельфинов, Бионика, 7: 52—56.
- Семенов Б. Н., 1969. О существовании гидродинамического феномена дельфина афалины, Бионика, 3: 54—61.
- Суркина Р. М., 1971. О строении и функции кожной мускулатуры дельфинов, Бионика, 5: 81—87.
- Томилин А. Г., 1962. Бионика и китообразные. Природа, 10: 101—103.—1971. Отряд Сирены (Sirenia). В кн. «Жизнь животных», 6, Млекопитающие или звери: 406—410, Изд-во «Просвещение», М.
- Чепурнов А. В., 1968. Форма тела некоторых китообразных в связи с их скоростью движения Механизмы передвижения и ориентации животных: 72—77, Изд-во «Наукова думка», Киев.
- Честной В. Н., 1961. Максимальные скорости движения рыб, Рыбн. х-во, 9: 22—27.
- Шлихтинг Г., 1956. Теория пограничного слоя: 1—528, Пер. с нем. Изд-во иностр. лит., М.
- Шулейкин В. В., 1953. Физика моря: 1—989. Изд. 3-е, Изд-во АН СССР, М.—1965. Энергетика морских животных, Докл. АН СССР, 163, 3: 754—757.—1966. Энергетика и скорости миграции рыб, дельфинов, китов, Тр. Всес. н.-и. ин-та морск. рыбн. х-ва и океаногр., 60: 27—39.
- Шулейкин В. В., Лукьянова В. С., Стась И. И., 1937. Гидродинамические качества рыб и дельфина, Изв. АН СССР, сер. 7, отд. мат. и естеств. наук, 3: 581—592.—1939. Сравнительная динамика морских животных, Докл. АН СССР, 22, 7: 424—429.
- Bainbridge R., 1958. The speed of swimming of fish as related to the size and to the frequency and amplitude of tail beat, J. exptl. biol., 35, 1: 109—133.
- Blaxter J. H. S. and Dickson W., 1959. Observations on the swimming speed of fish, J. du Conseil, 24, 3: 472—479.
- Essapian F. S., 1955. Speed-induced skin folds in the bottle-nosed porpoise, *Tursiops truncatus*, Breviora Mus. Comp. Zool., 43: 1—4.
- Focke H., 1965. Über die Ursachen der hohen Schwimmgeschwindigkeiten der Delphine, Z. Flugwiss., 13, 2: 54—61.
- Gero D. R., 1952. The hydrodynamic aspects of fish propulsion, Amer. Mus. Novitat., 1601: 1—32.
- Gray J., 1936. Studies in animal locomotion. VI. Propulsive powers of the dolphin, J. exptl. biol., 13: 192—208.—1953. The locomotion of fishes. Essays in marine biology being the Richard Elmhirst Memorial Lectures: 1—16. Oliver and Boyd, Edinburg—London.—1957. How fishes swim, Sci. American, 197, 2: 48—54.
- Johannessen C. L. and Harder J. A., 1960. Sustained swimming speeds of dolphins, Science, 132, 12: 1550—1551.
- Kramer M. O., 1957. Boundary layer stabilization by distributed damping, J. Aeronaut. Sci., 24, 6: 459—460.—1960. The dolphins' secret, The New Scientist, 7, 181: 1118—1120.
- Lang T. G., 1963. Porpoise, whales and fishes. Comparison of predicted and observed speeds, Naval Engin. J., 75, 2: 437—441.
- Lang T. G. and Norris K. S., 1966. Swimming speed of pacific bottlenose porpoise, Science, 151, 3710: 588—590.
- Norris K. S., 1965. Trained porpoise released in the open sea, Science, 147, 3661: 1048—1050.
- Nursall J. R., 1962. Swimming and the origin of paired appendages, Amer. Zoologist, 2: 127—141.
- Ohlmer W., Schwartzkopff J., 1959. Schwimmgeschwindigkeiten von Fischen aus stehenden Binnengewässern, Naturwissenschaften, 46, 10: 362—363.
- Rosen M. W., 1961. Experiments with swimming fish and dolphins, Paper. Amer. Soc. Mech. Engrs., NWA-203: 1—11.
- Walford L. A., 1937. Marine game fishes of the Pacific Coast from Alaska to the Equator: 1—208, Univ. California Press, Berkeley.

- Walters V., 1962. Body form and swimming performance on the scombroid fishes, Amer. Zoologist, 2: 143—149.
Walters V., Fierstine H. L., 1964. Measurements of swimming speeds of yellowfin tuna and wahoo, Nature (London), 202, 4928: 208—209.
W. M., 1953. Fische als Schwimmer, Schweiz. Fischeri-Zeit, 6: 150.

swimming speed
HYDRODYNAMIC RESISTANCE AND OF NECTERS

Yu. G. ALEEV

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

Summary

On the basis of original experimental functional-morphological and biohydrodynamical studies, adaptations of nectors directed to the decrease of hydrodynamic resistance are considered. The functional relationship was shown for the first time between the nector morphology, patterns of flowing round and values of maximum swimming speed swimming speed which is of general interest for hydrobiology and bionics.
