

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНЫ
ИНСТИТУТ ЗООЛОГИИ им. И.И. ШМАЛЬГАУЗЕНА

На правах рукописи

МОРДВИНОВ Юрий Егорович

УДК 598.2+599:591.41:591.173

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ ВОДНЫХ ПТИЦ
И ПОЛУВОДНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ (ПЛАВАНИЕ)

03.00.08 - зоология

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Киев -1994



Официальные оппоненты – доктор биологических наук,
профессор М.А. ВОИНСТВЕНСКИЙ
доктор биологических наук,
А.П. МАНГЕР
доктор биологических наук,
профессор А.И. КОШЕЛЕВ

Ведущее учреждение – Симферопольский государственный
университет

Защита диссертации состоится "28" сентября 1994 г.
в 14 часов на заседании Специализированного совета
Д.016.09.01 Института зоологии им. И.И. Шмальгаузена
АН Украины (252601, ГСП, Киев-30, ул. Ленина, 15)

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института
зоологии АН Украины

Автореферат разослан "2" августа 1994 года

Отзывы в двух экземплярах, заверенные руководством и
печатью учреждения, просим направлять по адресу: 252601,
ГСП, Киев-30, ул. Ленина, 15

ЛНБ ім. В. Стефаніка
АН України

Ученый секретарь Специализированного совета
кандидат биологических наук В.В. ЗОЛОТОВ

Актуальность проблемы. Становление вторичноводных позвоночных — это проблема коренной смены среды обитания и постепенной выработки приспособлений, обеспечивавших возможность такой смены, и является кардинальной в эволюционной и функциональной морфологии животных. Эти изменения в организации животных важны не только по своим последующим эволюционным результатам, но и потому, что изучение их способствует познанию общих путей и закономерностей процесса появления и развития нектонных адаптаций у систематически и филогенетически далеко отстоящих друг от друга организмов.

Несмотря на сравнительно большое число работ по морфологии водных и полуводных млекопитающих и птиц, связанных с приспособлением к обитанию в водной среде, далеко не все виды и даже отряды охвачены подобными исследованиями в равной мере, как и многие вопросы не рассмотрены. Более полно изучены приспособления к жизни в воде у китообразных, значительно менее исследованы околородные и полуводные млекопитающие и птицы. Очень мало работ, в которых в сравнительном плане анализируются качественные и количественные стороны развития конвергентно сходных нектонных адаптаций у высших позвоночных, относящихся к разным эколого-морфологическим группам (нектоксерон, ксеронектон, зунектон). Недостаточная изученность данных вопросов затрудняет формирование общего взгляда на закономерности строения высших позвоночных из разных классов, представители которых находятся как на начальной стадии становления их как гидробионтов, так и на конечной зунектонной стадии нектогенеза.

Большая роль, какую играют водные птицы и млекопитающие в жизни водных экосистем, делает данные исследования особенно актуальными.

Цели и задачи. Главной целью работы было выявление путей и закономерностей становления и развития нектонных адаптаций у вторичноводных позвоночных из классов *Aves* и *Mammalia*, находящихся на разных этапах специализации к обитанию в водной среде и относящихся к разным систематическим и экоморфологическим группам (жизненным формам); изменений этих адаптаций в онто- и филогенезе.

В соответствии с целью выделены следующие конкретные задачи:

- в сравнительном плане изучить гидростатические и гидродинамические приспособления, направленные на нейтрализацию действия силы тяжести и приобретения нейтральной или близкой к ней плавучести; экспериментально получить количественные данные по плавучести птиц и млекопитающих с разной степенью связи с водой;

- в сравнительном плане исследовать особенности строения и функционирования органов локомоции водной среды; с помощью экспериментов найти кинематические характеристики при различных способах и скоростях плавания птиц и млекопитающих; на основе собранных морфологических материалов и экспериментов оценить эффективность строения и работы движителей животных, находящихся на разных стадиях нектогенеза;

- исследовать приспособления у птиц и млекопитающих, связанные со стабилизацией и изменением направления плавания; дать им количественную оценку;

- изучить адаптации, направленные на снижение сопротивления плаванию в толще воды и с помощью оригинальных опытов выявить структуру пограничного слоя при движении с разными скоростями отдельных видов; количественно оценить и в сравнительном плане проанализировать встречаемое при плавании гидродинамическое сопротивление у птиц и млекопитающих из разных экоморф;

- экспериментально получить энергетические траты при движении под водой с разными скоростями некоторых животных.

Теоретическая значимость и научная новизна. Впервые в сравнительном плане проведено комплексное исследование адаптаций к нектонному образу жизни у птиц и млекопитающих, относящихся к разным систематическим и экоморфологическим группам и находящихся на разных стадиях нектогенеза, начиная от видов, спорадически входящих в воду, кончая типичными ксеронектерами - *Pinnipedia* и *Sphenisciformes*. Проведенные исследования представляют интерес с общетеоретических позиций, в частности, в плане разработки проблем путей и закономерностей исторического развития животных и растительных организмов, общей теории биологической эволюции, функциональной и эволюционной морфологии животных, формообразующей роли среды

обитания, гидробиологии, орнитологии, маммологии и др. Актуальны такие исследования в связи с прогрессирующим ростом антропогенного воздействия на различные жизненные среды, создающего перспективу угнетения животных одной биоты и бурного развития видов другой биоты.

Практическое значение проведенных исследований непосредственно связано с проблемами оионики и могут представлять интерес в некоторых областях техники и технологии для конструирования и создания принципиально новых или усовершенствования уже имеющихся движительных систем. Полученные данные по гидростатике и скоростям плавания важны для промышленников, добывающих на плаву морских млекопитающих в разные сезоны года. Экспериментальные данные по гидродинамике дают возможность проводить оценки уровней активного обмена у птиц и млекопитающих, которые в свою очередь представляют интерес для получения потока энергии через трофические звенья и позволяют пополнить знания о функционировании водных экосистем. Результаты таких исследований важны для специалистов отраслей, связанных с одомашниванием и выращиванием некоторых видов животных в неволе.

Несомненно, что работа далеко не охватывает всех вопросов, связанных со становлением и развитием морфологических, гидростатических и гидродинамических адаптаций к nektonному образу жизни у представителей этих двух классов вторичноводных позвоночных. Громадное разнообразие видов птиц и млекопитающих, в той или иной мере специализированных к жизни в воде, делает невозможным сколько-нибудь детальное рассмотрение в одной работе всех частных особенностей их строения, как и охватить исследованиями все виды. Автор ставил перед собой значительно более скромную задачу, пытаясь осветить морфофункциональное значение лишь наиболее общих и принципиально важных особенностей внешнего строения птиц и млекопитающих к nektonному образу жизни, изменение этих адаптаций в онто- и филогенезе. Иногда это требовало анализа и сопряженных элементов внутреннего строения, что совершенно естественно, поскольку в их организации внешнее и внутреннее на всех этапах индивидуального и исторического развития морфологически и функционально представляет собой диалектическое единство.

Апробация работы и публикации. Основные положения дис-

сертации обсуждены и одобрены на отчетных сессиях Института биологии южных морей АН Украины и отдела Теории жизненных форм ИнБЮМ АН Украины (1966-1992 гг.). Всесоюзных совещаниях и симпозиумах по изучению морских млекопитающих и птиц: на IV, V, VII, VIII, IX Всесоюзных совещаниях по изучению морских млекопитающих (Калининград, 1969, Махачкала, 1972, Симферополь, 1978, Астрахань, 1982, Архангельск, 1986), на IX Всесоюзной орнитологической конференции (Ленинград, 1986), на Симпозиуме по вопросам морской биологии (Киев, 1966), на Областной конференции молодых ученых Крыма (Симферополь, 1969), на IV Всесоюзной конференции по бионике (Москва, 1973), на VI Украинской республиканской конференции по бионике (Ужгород, 1981), на Всесоюзном совещании по вопросу: "Состояние и перспективы развития морфологии" (Москва, 1979), на I Всесоюзной конференции по проблемам эволюции (Москва, 1984), на Всесоюзном совещании по биологии шельфовых зон Мирового океана (Владивосток, 1982), на III Всесоюзной конференции по морской биологии (Севастополь, 1988).

По теме диссертации опубликовано 56 работ, в том числе монография (без соавторов).

Объем работы. Диссертация состоит из введения, 5 глав, выводов и списка использованной литературы (438 названий, из них 159 на иностранных языках); содержит 372 страницы машинописного текста, включая 64 иллюстрации и 21 таблицу.

Содержание работы. Во введении изложены актуальность изучения нектонных адаптаций у вторичноводных позвоночных из классов Aves и Mammalia, цели и задачи исследований, их научная и практическая ценность. Дается экоморфологическая характеристика млекопитающим и птицам, находящимся на разных стадиях специализации к жизни в воде. Все млекопитающие делятся на три эколого-морфологические группы: нектоксеронную, ксеронектонную и эунектонную, птицы - аэронектоксеронную, нектоксеронную и ксеронектонную. Эти экоморфологические группы животных в общем плане представляют последовательные ступени эволюции к нектонному образу жизни, все более совершенствуясь по мере перехода из одной экоморфы в другую.

Глава I. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Рассмотрены объекты исследования и основные методики, применяемые в работе. Морфологический и экспериментальный материал по водным птицам и млекопитающим собран в период с 1966 по 1992 гг. в экспедициях как внутри страны, так и за рубежом: в Субантарктике, Атлантическом океане, Белом, Каспийском, Японском, Беринговом, Охотском, Черном и Азовском морях, Командорских островах, о. Тюленьем (Сахалинская обл.), Новохопёрском, Воронежском, Красноводском и Гасанкулийском заповедниках, в устье Днепра и др. Материал был собран на 41 виде птиц, относящихся к отрядам: Procellariiformes, Gaviiformes, Podicipediformes, Pelicaniformes, Anseriformes, Gruiformes, Charadriiformes, Sphenisciformes. Из млекопитающих изучены следующие виды: *Arvicola terrestris* L., *Myocastor coypus* Moll., *Ondatra zibethica* L., *Castor fiber* L., *Desmana moschata* L., *Mustela lutreola* L., *Enhydra lutris* L., *Pusa caspica* Gmel., *Pagophilus groenlandica* Erxl., *Pusa sibirica* Gmel., *Arctocephalus pusillus* Schreb., *Callorhinus ursinus* L. Для сравнительной оценки особенностей строения формы тела, движителей водной среды, органов полета на теле птиц производили 25 морфометрических измерений, на основании которых вычислили показатели, характеризующие степень развития приспособлений у разных видов к водному образу жизни. На теле млекопитающих производили 18 измерений.

Основными методами исследований были: 1) функционально-морфологический анализ, 2) наблюдения за живыми объектами в естественных условиях и в условиях аквариумов, гидроканалов, бассейнов и 3) эксперимент. Кроме традиционных морфологических методов исследования, применялись методики небиологического профиля, такие как аэро- и гидродинамики, гидростатики, моделирования, техники фото- и киносъемки и др. Опыты по изучению механизмов плавания, получению кинематических параметров движения, по гидродинамике с живыми объектами проводили в специализированном стационарном биогидродинамическом канале отдела Теории жизненных форм ИнБЮМ АН Украины (г. Севастополь), а в полевых условиях - в экспериментальном гидрлотке и гидроканале. Устройство биогидроканала и применяемая аппаратура подробно излагается в работах Б.В. Курбатова (1972) и

Ю.Г. Алеева (1976). Эксперименты по гидростатике птиц и млекопитающих проводились в экспедициях с помощью общепринятого метода, основанного на нахождении массы и объема животного. С целью выявления влияния воздушной подушки, заключенной в подшерстке млекопитающих и под пером птиц, измерения на каждой особи проводили дважды. Сначала находили объем вытесненной телом воды с заключенным в шерстном покрове и под пером воздухом; затем воздух под водой выжимался и снова определяли объем вытесненной воды. Это дало возможность найти объем воздуха, содержащийся под пером и в подшерстке животных, и оценить его влияние на гидростатику вида.

С моделью гренландского тюленя проведены эксперименты по выявлению создания корпусом подъемной силы при прямолинейном плавании в толще воды вдоль продольной оси за счет более выпуклой дорсальной части тела по сравнению с вентральной, что энергетически выгодно животному в сезоны, когда оно имеет отрицательную плавучесть. В биогидродинамическом канале проводили опыты по визуализации картины обтекания тела ондатры и европейской норки потоком воды с целью выявления структуры пограничного слоя и характера остающегося за животными гидродинамического следа при плавании с разными скоростями, для чего использовали гистологический краситель Азур-2. В этом же канале проведены эксперименты с живыми птицами и млекопитающими разных видов по определению величин встречаемого гидродинамического сопротивления на инерционных участках плавания со скоростями, доступными животным в природе, и при разных числах Re , а также эксперименты с моделями байкальского тюленя и ларги, цель которых - выявить роль волос на теле на величину встречаемого сопротивления при буксировке их с разными скоростями. Для этого испытывались модели, обтянутые шкурой тюленей и без нее (модель окрашенная белилами). Все эксперименты фильмировались автором кинокамерой "Конвас-Автомат" на 35-мм киноплёнку марки А-2, КН-1, КН-2 в зависимости от условий эксперимента.

В экспедициях в природных условиях проводились исследования характера полета, кинематических параметров у водных птиц с неодинаковой адаптацией к жизни в водной среде. Для этого проводили киносъемку полета птиц во время их гнездования в местах наибольшего скопления с помощью стационарно ус-

тановленной кинокамеры на берегу между урезом воды и скальными возвышениями, где находились гнезда. Эти эксперименты, а также собранный морфологический материал, позволили количественно оценить особенности строения тела и крыльев в связи с характером полета птиц с разной степенью водности.

При изучении развития приспособлений исследуемому морфологическую особенность и связанную с ней функцию необходимо было представить в виде безразмерных цифровых характеристик, пригодных для дальнейшего оперирования с ними при проведении сравнительного анализа. Это потребовало применения разнообразных математических методов обработки результатов. Все применяемые методики подробно излагаются в соответствующих главах диссертации.

Глава 2. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И ГИДРОДИНАМИЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ ВОДНЫХ ПТИЦ И МЛЕКОПИТАЮЩИХ, НАПРАВЛЕННЫЕ НА ПРИОБРЕТЕНИЕ НЕЙТРАЛЬНОЙ ПЛАВУЧЕСТИ

Одним из важнейших условий nektonного образа жизни является приобретение животными в процессе эволюции нейтральной или близкой к ней плавучести. Адаптации у водных птиц и млекопитающих, направленные на нейтрализацию действия силы тяжести, делятся на две группы: приспособления гидростатического действия, т.е. непосредственно направленные на снижение (млекопитающие) или увеличение (птицы) плотности тела и 2) приспособления гидродинамического действия, основанные на создании специальных поддерживающих (млекопитающие) или заглубляющих (птицы) сил и облегчающих пребывание их на поверхности или в толще воды. Приспособления гидродинамического действия менее эффективны, чем приспособления гидростатического действия, так как требуют дополнительных энергетических затрат на нахождение животного в толще воды, за счет работы конечностей и самого корпуса, и они свойственны видам, в меньшей степени специализированным к жизни в воде (аэронектоксеронная и нектоксеронная экоморфы). По мере углубления связи птиц и млекопитающих с водой, приспособления гидродинамического действия последовательно сменяются приспособлениями гидростатического характера.

Общим правилом для всех водных млекопитающих является постепенное ослабление костного скелета, увеличение жиронакопления в различных тканях и органах, увеличение объема легких. У отдельных видов (морж, крылатка и др.) появились оригинальные гидростатические приспособления в виде выростов от внутренних органов, которые могут заполняться воздухом. На начальных этапах нектогенеза (нектоксеронные млекопитающие) особое развитие получает волосяной покров на теле. Длина волос, их число на единицу поверхности увеличивается, меняется соотношение пуховых, накладных и остевых волос в сторону увеличения пуховых. Все это направлено на сохранение воздушной прослойки в подшерстке, оказывающей непосредственное влияние на терморегуляцию, плавучесть и гидродинамику животных.

По иному шло развитие гидростатических приспособлений в эволюции водоплавающих птиц. Обладая изначально высокой плавучестью и малой плотностью тела (в связи с полетом), с углублением связи с водой у них постепенно вырабатываются адаптации, направленные на увеличение плотности тела и снижение плавучести. В первую очередь это достигается уменьшением пневматичности костного скелета и заполнением полости костной тканью. У пингвинов костный скелет полностью лишен пневматичности. Кроме того, в зависимости от заполненности воздухом воздушных мешков, птицы могут регулировать плавучесть, менять положение центра тяжести, что важно при заглублении, всплывании и совершении маневров в толще воды. При заноривании большинство видов птиц выжимает воздух, содержащийся под крыльями, обтекающий тело поток воды также выжимает воздух из перьевого покрова, снижая плавучесть. Объем воздуха может сильно изменяться в зависимости от густоты волос и перьев на теле, их структуры, состояния покрова (сезон года), глубины и длительности ныряния, скоростей плавания.

Важную роль в снижении плотности тела у всех вторичноводных позвоночных играют легкие, с помощью которых регулируется плавучесть. В то же время, наличие легких предопределило невозможность перехода к несжимаемой конструкции тела и они ограничивают глубину погружения и длительность пребывания под водой. Воздушное дыхание — важнейший ограничительный фактор, препятствующий окончательной потере связи с воздушной средой.

С помощью экспериментов определены плотность тела и плавучесть 22 видов птиц и 8 видов млекопитающих, различающихся в морфологическом и экологическом отношении. Установлено, что плотность тела у нектоксеронных млекопитающих (норка, нутрия, бобр, ондатра, калан) с воздухом в подшерстке в среднем составила $0,91-0,97 \text{ г/см}^3$; без воздуха - $1,00-1,07$; а плавучесть - $(+0,09)-(+0,03)$ и $(0,00)-(-0,07)$ соответственно, т.е. плавучесть без воздуха в подшерстке у этих видов нейтральная или отрицательная, за исключением калана, у которого она остается слегка положительной $(+0,02)$. В подшерстке норки может быть заключено $50-70 \text{ см}^3$ воздуха; ондатры - $80-125 \text{ см}^3$; нутрии - $130-200 \text{ см}^3$; бобра - $420-630 \text{ см}^3$ и калана - $600-1800 \text{ см}^3$. Плотность тела каспийских тюленей в осенне-зимний сезоны колеблется от $0,90$ до $0,99 \text{ г/см}^3$, а плавучесть - от $(+0,02)$ до $(+0,10)$, т.е. положительная; в весенне-летний периоды плавучесть составляет от $(-0,01)$ до $(-0,05)$, т.е. слегка отрицательная. Плотность тела гренландского тюленя и северного морского котика в весенне-летний сезоны в среднем составила $1,01-1,05$, т.е. нейтральная или слабо отрицательная.

Плотность тела ныряющих видов птиц находится в пределах $(+0,47)-(+0,39)$ с воздухом под перьями и $(+0,45)-(+0,37)$ - без воздуха. У таких хорошо ныряющих видов птиц, как поганки, бакланы, чистиковые, пластинчатоклювые (нырки) плавучесть колеблется от $(+0,30)$ до $(+0,17)$ с воздухом под перьями до $(+0,22)-(+0,12)$ - без воздуха. Самая низкая плавучесть из исследованных птиц у золотоволосого пингвина $(+0,03)$. Таким образом, в отличие от млекопитающих, водоплавающие птицы на любой стадии нектогенеза (включая *Sphenisciformes*) в течение всего года имеют положительную плавучесть. Плотность тела и плавучесть птиц и млекопитающих подвержены значительным колебаниям, что в первую очередь связано с жиронакоплением. Кроме того, с погружением в более глубокие слои воды плавучесть снижается, так как под действием возрастающего давления газовые емкости сжимаются и, наоборот, плавучесть возрастает по мере подъема животного к поверхности воды.

Теоретически показан и моделирован в эксперименте факт создания подъемной силы корпусом *Phocidae* при движении в

направлении продольной оси. Некоторая дорсовентральная асимметрия корпуса тюленей (дорсальная часть тела более выпуклая) приводит к созданию подъемной силы при плавании, что энергетически выгодно в сезоны, когда они имеют отрицательную плавучесть.

Глава 3. ПРИСПОСОБЛЕНИЯ, СВЯЗАННЫЕ С ДВИЖЕНИЕМ В ВОДНОЙ СРЕДЕ.

Детально рассматриваются особенности строения и функционирования движителей водной среды у птиц и млекопитающих из разных экоморф, в неодинаковой степени адаптированных к жизни в этой среде, проводится сравнительный анализ. Выявлены функции отдельно взятых конечностей и самого корпуса при плавании, приведены кинематические параметры, дается морфологическая и гидродинамическая характеристика локомоторным органам.

В ходе углубления адаптаций к жизни в воде у птиц и млекопитающих происходит совершенствование движителя в двух основных направлениях: в направлении увеличения коэффициента полезного действия (КПД) и в направлении увеличения скоростей движения. Морфологически эти направления в значительной мере альтернативны.

Птицы на любой стадии нектогенеза обладают только одним типом движителя водной среды — весельным; млекопитающие — весельным и ундуляционным. Ундуляционный движитель свойствен видам, глубоко адаптированным к жизни в воде (*Echydra*, *Phocidae*, *Odobenidae*, *Cetacea*) и имеет больший КПД по сравнению с весельным, так как в его рабочем цикле отсутствует стадия холостого хода, на которую затрачивается дополнительная энергия и снижается скорость плавания.

По мере углубления связи с водой у нектосеронных млекопитающих нагрузку в качестве основного локомоторного органа берет на себя задняя пара конечностей. Гребная поверхность лап постепенно увеличивается за счет удлинения кисти и отрочек из волос или плавательных перепонки между пальцами. Менее экономичный способ движения с помощью поочередных гребков конечностями сменяется более эффективным — одновремен-

ной их работой, появляется ротация в голеностопном суставе (бобр, выхухоль), благодаря которой конечность разворачивается и движется при повернутой ребром вперед плюсне, снижается площадь переноса и, соответственно, сопротивление плаванию на холостом ходу. Конечности движутся не под корпусом (норка, нутрия), а в стороне от тела (бобр, выхухоль), т.е. в плоскости приложения основных сил сопротивления, уменьшая затраты энергии на ликвидацию заглубляющего момента, возникающего при совершении гребков под корпусом. Скорости плавания и экономичность такого движителя увеличиваются.

В отличие от нектоксеронных млекопитающих, настоящие тюлени - типичные ксеронектеры, обладающие ундуляционным локомоторным органом, функцию которого выполняет задняя пара лап и само тело, совершающие колебания в латеральном направлении. Экспериментами с каспийскими тюленями с поочередным выведением из действия передних и задних лап установили роль отдельных конечностей и самого корпуса в создании пропульсивной силы в воде, определили скорости плавания при разном участии лап в работе, их роль в маневрировании, стабилизации движения и торможении. Подобные опыты были проведены с северными морскими котиками, плавающими с помощью пары передних лап. В онтогенезе относительное поперечное удлинение заднего лапа у Phocidae растет, растут и доступные скорости плавания. Функциональный смысл такого удлинения лапа состоит в выносе его верхнего и нижнего краев за пределы зоны вихреобразования и слоя трения, улучшении гидродинамических качеств и, в целом, эффективности работы. На рис. I показан механизм локомоции в воде различных видов млекопитающих.

С помощью собранного морфологического материала найдены показатели, характеризующие особенности строения локомоторных органов водной среды у разных видов млекопитающих.

Для оценки эффективности функционирования весельного движителя жидотных использовали систему индексов гребной поверхности лап: $S_c \% S_m$; $\sqrt{S_c} / L$; S_c / S и S_c / S_n ; где S_c - площадь стопы в максимально расправленном положении; S_m - площадь наибольшего поперечного сечения тела; S - площадь всей смоченной поверхности тела; S_n - площадь стопы в собранном положении; L - длина тела животного.

С углублением связи с водой постепенно увеличивается относительная площадь гребной поверхности движителя, растет

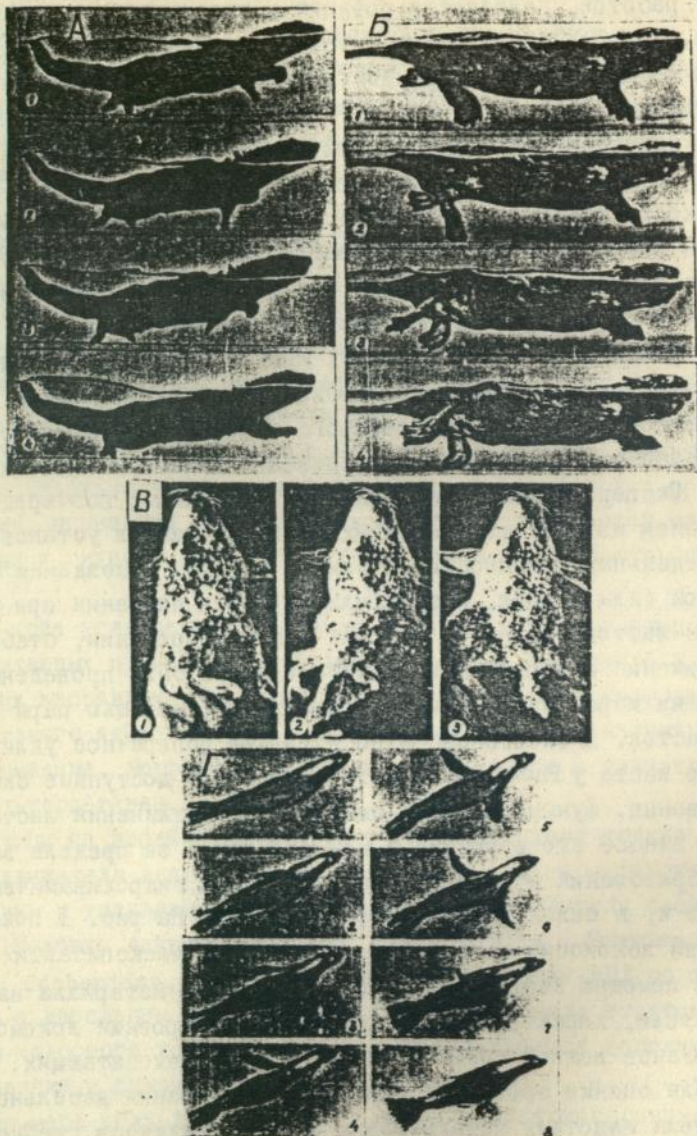


Рис. I. Кинограммы последовательных положений движителей млекопитающих при прямолинейном плавании: А - *Mustela lutreola* L., Б - *Castor fiber* L., В - *Foca caspica* Gm., Г - *Callorhinus ursinus* L.

Таблица

Индексы гребной поверхности движителей водных млекопитающих

Вид	L, см	s_c	$\sqrt{s_c}$	s_c	s_c
		% s_m	L	s	s_n
<u>Нектоксерон</u>					
<i>Mustela lutreola</i> L. *	52,0	17,0	0,058	0,007	1,5
<i>Myocastor coypus</i> Moll.	84,0	18,8	0,075	0,013	1,9
<i>Ondatra zibethica</i> L.	51,0	18,1	0,063	0,010	2,5
<i>Castor fiber</i> L.	105,0	20,0	0,080	0,016	2,6
<i>Desmana moschata</i> L.	35,0	21,3	0,083	0,018	3,1
<i>Enhydra lutris</i> L.	134,0	39,0	0,110	0,023	3,8
<u>Ксеронектон</u>					
<i>Callorhinus ursinus</i> L.	146,0	39,4	0,152	0,038	8,1
<i>Pusa caspica</i> Gm.	133,0	44,0	0,131	0,044	-
<i>Pagophoca groenlandica</i> Erxl.	156,0	45,0	0,133	0,045	-

частота и амплитуда работы конечностей, повышается его эффективность, увеличиваются абсолютные и относительные скорости плавания, найденные в эксперименте с животными.

Водоплавающие птицы по использованию конечностей в качестве локомоторного органа водной среды делятся на две группы: плавающие с помощью крыльев (*Alcidae*, *Spheniscidae* и др.) и плавающие за счет работы тазовых конечностей (*Anatidae*, *Gaviidae*, *Podicipedidae*, *Pelecanidae* и др.), причем у одних видов ноги совершают гребки в вертикальной плоскости непосредственно под корпусом (чайки, бакланы, змеешейки и др.), у других - лапы движутся в стороне от тела, т.е. в горизонтальной плоскости (поганки, гагары, нырковые утки и др.). Последний способ энергетически более выгоден, так как при нем не создается вредный продольный вертикальный вращающий момент, на ликвидацию которого затрачивается дополнительная энергия. Ликвидируется этот момент с помощью хвоста или хорошо подвижной

шей, использующихся в качестве вертикального руля, что, в свою очередь, ведет к снижению скорости плавания. В этом проявляется конвергентное сходство у птиц и млекопитающих в строении и функционировании движителей водной среды. Как и у млекопитающих, по мере углубления связи с водой тазовые конечности у птиц относительно смещаются далеко назад, постепенно увеличивается гребная поверхность лап за счет плавательных перепон между пальцами или фестонов на пальцах, появляется ротация в суставах конечностей, происходит уплощение цевки в латеральном направлении, длина цевки уменьшается, а пальцев растёт. Однако соотношение длины цевки к длине пальцев у видов с разным механизмом локомоции неодинаково. У плавающих по способу бакланов птиц это соотношение равно 0,54-0,59; у другой группы птиц (поганки, гагары, нырковые утки), совершающих гребки в стороне от тела, оно равно 0,71-0,76. Цевка в поперечном сечении приобретает форму вытянутой капли с заостренным задним краем. Также ее строение связано со снижением сопротивления при переносе ноги в стартовое положение. Постепенно увеличивается рабочий индекс конечности (отношение площади конечности при гребке к площади ее на холостом ходу), растут скорости плавания. Длина тазовых конечностей и гребная поверхность лап по отношению к длине крыла и его площади увеличиваются, что свидетельствует о их возрастающей роли как движителя в воде по сравнению с крыльями, как органа полета (рис. 2).

У другой группы птиц, использующих в качестве основного органа локомоции в воде крылья, - пингвинов, чистиковых, пеликанов - скелет крыла сильно уплощен, и это снижает сопротивление при приведении крыльев в исходное для гребка положение. Механизм плавания с помощью крыльев у пингвинов и чистиковых различен. В подводном положении чистиковые держат крылья полураскрытыми и редко прижимают их к телу. При гребке производят движения крыльями вниз и назад, несколько разгибая сочленение кисти с предплечьем, далее они занимают первоначальное положение и птица плывет по инерции. Крылья при плавании пингвинов полностью расправлены. В начальной фазе (холостой ход) крылья из крайнего заднего положения переносятся в крайнее переднее, располагаясь "ребром" к обтекающему тело потоку. Затем крылья в крайне переднем положении располагаются перпендикулярно потоку и птица совершает

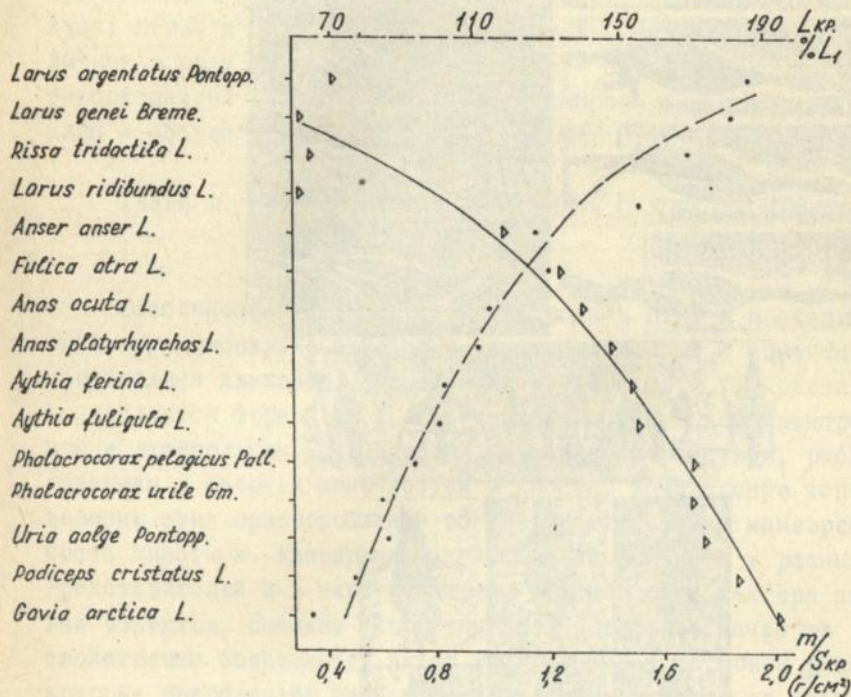


Рис. 2. Изменение длины крыла ($L_{кр.}$) от длины тела (L_t) и нагрузки (m) на крылья ($S_{кр.}$) у птиц с разной адаптацией к жизни в воде.

гребок вниз и назад вдоль тела. Частота работы крыльев и скорости плавания пингвинов выше, чем у всех исследованных птиц. На рис. 3 показан механизм локомоции в толще воды различных видов птиц.

На основании собранных морфологических материалов и экспериментов по характеру и кинематическим параметрам полета птиц показано, как по мере увеличения глубины и длительности ныряния, скоростей плавания меняются летные характеристики и особенности строения крыльев. Крылья постепенно уменьшаются в длину и по площади в первую очередь за счет сокращения дис-

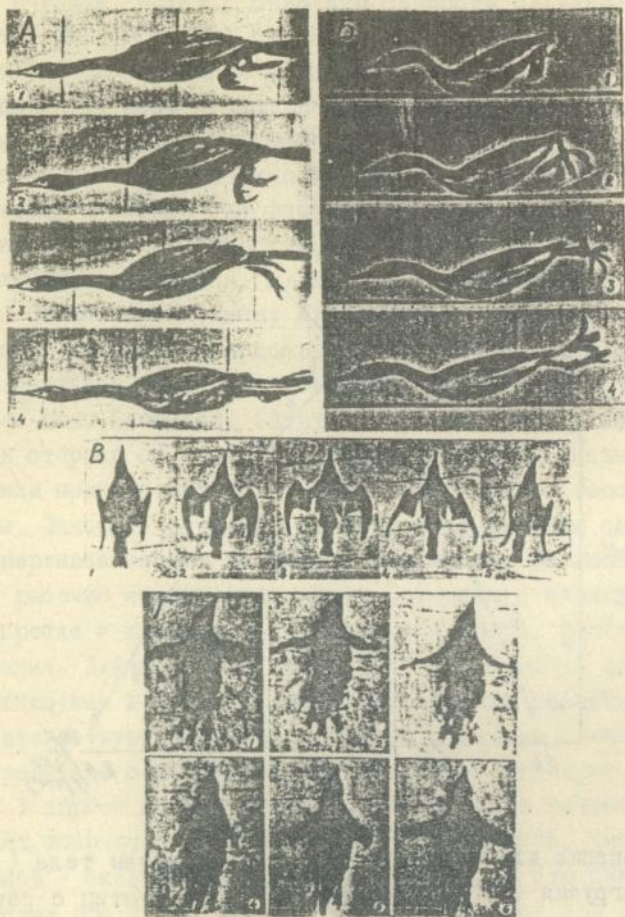


Рис. 2. Кинограммы последовательных положений движителей птиц при прямолинейном плавании: А - *Phalacrocorax urile* Gm., Б - *Podiceps cristatus* L., В - *Uria lomvia* L., Г - *Eudytes chrysolophus* Brandt.

тального отдела, растет нагрузка на них, полет становится тяжелым, скоростным и маломаневренным. Величина приведенного шага, показывающая сколько длин тела пролетает птица за время одного локомоторного цикла крыльев, постепенно снижается; птицы к полету прибегают все реже. Например, эта величина в ряду птиц: серокрылая чайка - серебристая чайка - тихоокеанский чистик - тонкоклювая чайка - берингийский баклан - соответственно составила - 10,4; 8,1; 7,0; 6,7; 5,0.

Глава 4. ПРИСПОСОБЛЕНИЯ, СВЯЗАННЫЕ С УПРАВЛЕНИЕМ ПЛАВАНИЕМ

Особенности внешнего строения водных птиц и млекопитающих, функционально связанные со стабилизацией и изменением направления движения, сохранением равновесия и торможением определяются формой тела, его изгибаемостью в дорсовентральном и латеральном направлениях, а также устройством, расположением и работой конечностей и хвоста. Комплексное использование этих приспособлений обеспечивает хорошую маневренность животным. Маневренные качества неодинаковы у разных представителей и в первую очередь зависят от характера пищевых объектов. Высокие скоростные и маневренные качества свойственны большинству видов ластоногих, в кормовом рационе которых преобладают рыбы и головоногие моллюски; из нектоксеронных млекопитающих - выдре и калану - чрезвычайно подвижным и высокоманевренным животным. Из птиц такие качества характерны пингвинам, чистиковым, гагарам, бакланам, поганкам и др. Сравнительно небольшие скорости и невысокую маневренность имеют такие представители нектоксеронной экоморфы, как водяная полевка, ондатра, бобр, нутрия, выхухоль, питающиеся водной растительностью и малоподвижными бентосными организмами. В ходе онтогенетического развития у большинства видов происходят изменения в форме тела, строении и расположении передних и задних конечностей относительно передней и задней частей тела, положении центра тяжести и центра проекции на теле, отражающиеся на маневренных качествах. На основании визуальных наблюдений, а также многочисленных фотографий и киноматериалов, полученных автором при проведении экспериментов по кинематике и динамике плавания млекопитающих и

птиц из разных экоморф, выявлены механизмы совершения ими маневров в горизонтальном и вертикальном направлениях, способы торможения, роль той или иной пары конечностей, хвоста и самого тела при этом. У млекопитающих и птиц каждая конечность выполняет не одну, а несколько функций, поэтому строение и местоположение их на теле определяется целым комплексом приспособлений, связанных не только с обитанием в водной среде, но и с пребыванием на твердом субстрате и полетом. Поэтому каждая конечность представляет собой оптимальный вариант, максимально удовлетворяющий целому ряду жизненно важных отправлений.

Стабилизация и сохранение равновесия в воде, также как и изменение направления плавания, связаны с созданием моментов сил, вращающих тело вокруг одной из осей, проходящих через центр тяжести. Для сохранения направления движения и обеспечения нормального положения тела в воде эти возникающие моменты оказывают восстанавливающее действие. В случае изменения направления плавания моменты оказывают разворачивающее действие. Торможение обычно не сопровождается созданием каких-либо вращающих моментов, если положение продольной оси тела не меняется. В то же время создание дополнительных сил сопротивления за счет отведения конечностей в стороны способствует созданию моментов взаимопогашающих друг друга, т.е. работа конечностей в этом случае состоит в образовании стабилизирующих моментов. Поэтому иногда можно видеть, что животные, обычно не использующие грудные конечности в качестве основного локомоторного органа при плавании в толще воды, несколько отводят их от тела на короткое время и производят гребки, ликвидируя возникающий вредный вращающий момент, т.е. конечности выполняют функцию стабилизаторов. Изменение направления движения осуществляется за счет образования сил, действующих относительно центра динамического давления. На животное, в момент его поворота, в какой-то промежуток времени плывущего под углом к направлению продольной оси тела, действует пара сил - сила инерции и сила сопротивления воды. Сила инерции, приложенная в центре тяжести, имеет составляющую R , которая представляет центробежную силу, нормальную к продольной оси тела. Сила сопротивления воды приложена в центре динамического давления и направлена в сторону, проти-

воположную движению. В случае перемещения под углом к направлению продольной оси, сила сопротивления имеет составляющую F , нормальную к этой оси. Противоположные по направлению силы R и F образуют пару сил, вращающий момент M , который может оказывать стабилизирующее или разворачивающее действие. Величина силы F , а отсюда и величина момента M , прежде всего зависят от площади продольной или вертикальной проекции животного, т.е. от того, в какой плоскости происходит поворот. Стабилизирующий момент будет в том случае, если центр динамического давления расположен сзади центра тяжести. Момент будет разворачивающим, если центр динамического давления будет располагаться спереди от центра тяжести. Этот момент облегчает маневр тем, что стремится отклонить передний конец тела в сторону поворота. Поскольку маневр всегда сопровождается боковым сносом тела под действием силы инерции, т.е. центробежной силы, постольку сила F по величине будет всегда меньше силы R , отсюда и момент M данной пары сил может быть определен как произведение силы F на плечо l :

$$M = \pm F \cdot l$$

Морфологически изменения направления движения у млекопитающих обеспечиваются в первую очередь с помощью хорошей изгибаемости тела как в дорсовентральном, так и латеральном направлениях, а также за счет работы передних и задних конечностей и хвоста. Само строение корпуса млекопитающих предполагает примерно равнозначную легкость поворота как в вертикальной, так и в горизонтальной плоскостях, поскольку тело в поперечном сечении приближается к округлому. У водных птиц тело также в поперечном сечении округло и лишь слегка уплощено в дорсовентральном направлении, однако, в отличие от млекопитающих, корпус их практически мало изгибаем и только у пингвинов и чистиковых он способен несколько сгибаться в той или другой плоскости. Маневр в вертикальном направлении осуществляется более успешно, чем в горизонтальном, и доля участия самого корпуса в маневрировании значительно меньше, чем у млекопитающих; основная нагрузка при этом приходится на шею, конечности и хвост.

В онтогенезе относительная длина тела увеличивается, оно становится более гибким и маневренность улучшается.

Рассматриваемые млекопитающие и птицы, имеющие весельный тип движителя, независимо от того, используют они переднюю или заднюю пару конечностей в качестве основного органа пропульсии, отдают предпочтение дорсовентральному маневру, т.е. тому направлению, в плоскости которого отмечается лучшая изгибаемость тела. Даже *Phocidae*, имеющие ундуляционный движитель, работающий в латеральном направлении, чаще всего совершают повороты в дорсовентральной плоскости.

Величина динамической устойчивости в момент поворота животных не будет постоянной, так как продольная ось тела при маневрах постоянно отклоняется в горизонтальной и вертикальной плоскостях, поэтому происходит изменение площадей проекции тела при поворотах, последнее влечет за собой изменение величин динамической устойчивости тела. Причем, у разных видов изгибаемость тела в том или ином направлении неодинакова, разная и площадь конечностей и хвоста, участвующих в поворотах, отсюда неодинаковы будут и величины динамической устойчивости.

Нами были получены цифровые показатели, основывающиеся на учете величины вращающего момента M , с помощью которых оказалось возможным охарактеризовать степень развития морфологических особенностей, функционально связанных со стабилизацией и изменением направления движения. Такие показатели были получены для 4-х видов ныряющих птиц и 6 видов млекопитающих для случаев максимальной и минимальной динамической устойчивости, т.е., соответственно, для прямолинейного движения и для конечной фазы крутого поворота в вертикальной и горизонтальной плоскостях. Оказалось, что маневренные качества у млекопитающих выше, чем у птиц, причем у тех и других повороты в вертикальной плоскости осуществляются более успешно, чем в горизонтальной, о чем свидетельствуют полученные цифровые показатели динамической устойчивости для каждого момента плавания у разных видов. У птиц маневренные качества улучшаются в ряду: бакланы - чистиковые - поганки - пингвины; у млекопитающих - ондатра - бобр - калан - ластоногие. Причем у морских котиков она выше, чем у каспийских и гренландских тюленей.

Глава 5. ПРИСПОСОБЛЕНИЯ, НАПРАВЛЕННЫЕ НА СНИЖЕНИЕ СОПРОТИВЛЕНИЯ ПЛАВАНИЮ

Развитие адаптаций, направленных на снижение гидродинамического сопротивления при плавании у вторичноводных позвоночных, является одним из главных условий нектонного образа жизни, поскольку величина встречаемого сопротивления определяет энерготраты на движение.

В процессе эволюции, по мере углубления связи с водной средой и увеличения скоростей плавания, в организации водных птиц и млекопитающих и прежде всего в их форме тела, кожных покровах, органах локомоции выработались определенные приспособления, направленные на снижение сопротивления движению, степень развития и эффективность которых зависит от экологии вида.

В главе рассматриваются морфологические и гидродинамические особенности формы тела, кожных покровов у птиц и млекопитающих из различных экоморф, изменение этих адаптаций в онто- и филогенезе. Экспериментально установлен характер пограничного слоя при движении животных в толще воды с разными скоростями и при разных числах Рейнольдса. Опытами с живыми птицами и млекопитающими в биогидродинамическом канале получены количественные характеристики встречаемого гидродинамического сопротивления при плавании в толще воды в широком диапазоне скоростей, доступных животным в природе, а также энерготраты у некоторых видов на движение. Проводится их сравнительный анализ.

Главной особенностью нектонных животных является хорошо обтекаемая форма тела, способствующая снижению встречаемого при движении сопротивления. Форма тела у водных птиц и млекопитающих отличается большим разнообразием и зависит от специализации к плаванию. Гидродинамически менее обтекаемую форму тела имеют представители нектоксеронной жизненной формы (норка, нутрия, водяная полевка, ондатра, бобр и др.), более совершенна форма тела у ксеронектёров (калан, ластоногие). У этих видов она каплевидная, веретеновидная или торпедообразная, без резко выступающих частей. Тело у ныряющих и плавающих в толще воды птиц значительно удлинено, чем у неныряющих, и гидродинамически более совершенно. Кости туловища,

особенно тазового и грудного отделов, сужены и удлинены.

Важнейшими морфологическими показателями, характеризующими гидродинамические качества формы тела, являются U , Y , D_m и S_0 (Алеев, 1972). Показатель U характеризует относительную удлиненность тела, т.е. величину сопротивления формы (у нектеров равен $U \leq 0,40$). Показатель формы корпуса (Y) отражает отношение конфузорного и диффузорного участков обтекания (у нектеров $Y = 0,40-0,50$). Приведенная удельная поверхность тела (S_0), характеризует величину сопротивления трения (у нектеров $S_0 \leq 4,5$). D_m - наибольший поперечный диаметр. Эти показатели найдены на основании проведенных морфологических измерений на теле животных, что позволило провести сравнение и проанализировать особенности строения формы тела в связи с их экологией.

Установлено, что величина относительного удлинения тела у птиц находится в пределах $0,17-0,25$, причем у ныряющих видов она равна $0,17-0,20$. У млекопитающих значения $U = 0,20-0,32$; оптимальные они у ластоногих и калана ($0,21-0,23$). Отмечаются отличия и в показателе формы корпуса. Хорошо ныряющие и плавающие с большими скоростями животные (ластоногие, чистиковые, поганки, пингвины и др.) имеют значения $Y = 0,43-0,50$; у неныряющих птиц и нектоксеронных млекопитающих несколько выше - $0,55-0,67$, т.е. для них характерно укорочение диффузорной части тела. Величины приведенной удельной поверхности тела у ксеронектонных птиц и млекопитающих находятся в пределах, характерных типичным эунектонным формам ($S_0 = 2,60-2,95$).

В связи с особенностями строения формы тела, кожных покровов, движителей представляет интерес получить визуализированную картину обтекания тела при плавании с разными скоростями этих вторичноводных позвоночных. Имеющиеся литературные данные, по которым можно косвенно судить о характере пограничного слоя при движении некоторых видов в толще воды, немногочисленны. В основном такие сведения приводятся по дельфинам.

Нами проведены эксперименты по визуализации картины обтекания тела ондатры и норки потоком воды при движении с разными скоростями. Визуализация обтекающего тела потока обеспечивалась введением в воду красителя Азур-2 (Мурдинов,

1974). Эксперименты проводились в гидроканале и фильмировались на 35-мм киноплёнку кинокамерой "Конвас-Автомат". Скорости плавания у ондатры колебались от 0,1 до 0,8 м/с; у норки - 0,1-0,4 м/с, что соответствует числам Re для ондатры $4,5 \cdot 10^4 - 3,6 \cdot 10^5$, для норки - $6,6 \cdot 10^4 - 2,6 \cdot 10^5$. Результатами опытов установлено, что обтекающий тело норки и ондатры поток воды находится в турбулентном состоянии. Даже при скорости 0,2 м/с видны отдельные возмущения в пограничном слое. С увеличением скоростей до 0,3-0,4 м/с обтекающий тело поток на всем протяжении становится турбулентным. Турбулизация усиливается за счет выступающих частей на теле. Так, у норки в месте перехода головы в шейный отдел и далее в туловищный (этот переход хорошо заметен) наблюдается возмущение обтекающего потока. У ондатры этот переход менее выражен и подобного явления не наблюдается. Отмеченная в опытах максимальная скорость плавания норки, равная 0,4 м/с, является, видимо, предельной. При данной скорости в районе крестца и основания хвоста видны вихри, скатывающиеся вдоль хвоста. У ондатры при скорости 0,6 м/с ($Re = 2,7 \cdot 10^5$) вихреобразование в пограничном слое возрастает и в обтекающем потоке отчетливо видны отдельные возникающие вихри, размеры которых по направлению к задней части тела увеличиваются. При максимальной скорости плавания ондатры 0,8 м/с ($Re = 3,6 \cdot 10^5$) отмечается отрыв крупных вихрей, начиная от места наибольшего поперечного сечения тела и далее к хвосту. Следовательно, эти представители нектоксерона, хотя и имеют определенные черты адаптации к жизни в пелагиали, в гидродинамическом отношении обладают еще далеко несовершенной формой тела, несовершенным движителем и должны испытывать большое сопротивление при движении.

Демпфирующее влияние на обтекающий тело поток воды оказывает волосяной покров и заключенная в нем воздушная подушка. Кроме того, волосы сглаживают неровности и шероховатости на теле. Качественная сторона этого явления подтверждена экспериментами с норкой, ондатрой и каланом. Опытами с каланом установлено, что при прямолинейном плавании в толще воды со скоростями 0,2-0,3 м/с ($Re = 1,8 \cdot 10^5 - 2,7 \cdot 10^5$) на всем протяжении тела сохраняется ламинарное обтекание, свидетельством чему служит отсутствие каких-либо возмущений в пограничном слое "тело-вода". С ростом скоростей до 0,5-0,6 м/с

($Re = 4,5 \cdot 10^5 - 5,4 \cdot 10^5$), судя по деформации контуров тела калана, появляются отдельные возмущения в обтекающем потоке. При скорости 1,5 м/с и в момент рывка ($V = 2,0$ м/с) ($Re = 1,3 \cdot 10^6 - 1,8 \cdot 10^6$) турбулентность резко возрастает и на большем протяжении тела хорошо видны бегущие по поверхности волос подвижные волны деформации, располагающиеся перпендикулярно направлению движения животного. С понижением скоростей волны затухают, а затем постепенно исчезают. При турбулентном обтекании тела калана в месте возникновения избыточного давления происходит деформация волосяного покрова и заключенного в нем воздуха, часть которого выжимается в воду, а другая часть перетекает в близлежащий участок, где давление не столь велико. Это же отмечалось в экспериментах с ондатрой и норкой. Объем воздуха, выжимаемый потоком воды из подшерстка, увеличивается с ростом скоростей. Таким образом, волосяной покров и заключенная в нем воздушная подушка выполняют роль демфирующего покрытия, приводящего к снижению сопротивления и энерготрат на движение. Начиная от самой начальной стадии освоения водной среды (водяная полевка, кутора, норка), до достаточно глубокой (калан, выдра), волосяной покров на теле получает особое развитие. По мере дальнейшего углубления связи с водой (ластоногие, китообразные, сиреновые) волосы на теле уже не способны выполнять свои основные функции (термоизоляционную, гидростатическую, гидродинамическую) и редуцируются.

Нами проведены эксперименты, цель которых выявить влияние волос на теле настоящих тюленей на величину встречаемого сопротивления при различных режимах плавания. Для этого были изготовлены две деревянные модели, по форме приближающиеся к форме тела тюленей, и покрывались белилами. Сначала проводили опыты с окрашенной моделью, затем модель обтягивали шкурой ларги и байкальского тюленя и опыты повторяли. Далее волосы на шкурах тщательно выщипывались с корнем и снова определяли величину встречаемого сопротивления. Модели буксировались в биогидродинамическом канале со скоростью 6,0 м/с. Результатами экспериментов установлено, что величины гидродинамического сопротивления моделей с разными покрытиями отличались. Модель, окрашенная белилами, испытывает наименьшее сопротивление ($C_x = 0,019$), у модели, обшитой шкурой ларги

и байкальского тюленя, сопротивление несколько выше ($C_x = 0,20$) и наибольшее сопротивление у модели, обтянутой шкурой тюленя, лишенной волосяного покрова ($C_x = 0,25$). Следовательно, снижение сопротивления за счет волосяного покрова наблюдается только по сравнению с шероховатым микрорельефом поверхности кожи тюленей, аэродинамически же гладкие модели, такие как кожа китообразных, в частности, дельфинов (в наших экспериментах модели, покрытой белилами), дают еще более низкие значения сопротивления. Поэтому у типичных эунектонных млекопитающих (киты, дельфины) волосы на теле полностью редуцировались.

Одним из главных критериев оценки степени адаптации животного к движению в толще воды является величина встречаемого при плавании гидродинамического сопротивления. Однако такие исследования насколько актуальны, настолько специфичны и трудоемки. Трудность в первую очередь заключается в отсутствии приемлемых методик определения величины сопротивления активно плывущего животного в естественных условиях (при работе локомоторного аппарата). Существующие методики следующие: 1) буксировка моделей животных в аэродинамических трубах и гидродинамических каналах; 2) опыты с буксировкой мертвых или наркотизированных животных; 3) определение сопротивления живых объектов на участках инерционного плавания. Последний метод получил в последнее время наибольшее распространение. В этом плане группа вторичноводных позвоночных наименее изучена, исключение, пожалуй, составляют дельфины и ластоногие, а также пингвины, по которым имеются некоторые данные. Повышенный интерес к этим гидробионтам понятен и связан с высокой приспособленностью их к плаванию.

Нами проведены эксперименты по определению величин общего гидродинамического сопротивления, встречаемого при движении в толще воды живых млекопитающих и птиц. Из нектоксеронных млекопитающих исследовали бобра и калана, из ксеронектонных - гренландского тюленя; из птиц - толстоклювую кайру, чомгу, краснолицего баклана и золотоволосого пингвина. Сопротивление определяли по методике, в основу которой положено измерение скоростей и ускорений животных, свободно плавающих в толще воды в инерционном режиме. Преодоление силы сопротивления воды при этом происходит за счет расходования кинети-

ческой энергии, накопленной животным во время движения с работающим двигателем. К сожалению, участки инерционного плавания трудно определяемы у плывущих ондатры, норки, нутрии, лисухи, уток и других видов млекопитающих и птиц, которые производят попеременные гребки задними конечностями, а это не позволяет найти значения отрицательного ускорения и отсюда вычислить величину сопротивления. Силу сопротивления находили по формуле:

$$F = (m + \lambda_1) \cdot dv/dt,$$

где m - масса животного, λ - присоединенная масса воды, dv/dt - ускорение. Присоединенная масса воды рассчитывалась по общепринятой в гидромеханике методике как для равновеликого животному эллипсоиду вращения (Кочин и др., 1963):

$$\lambda_1 = \mu_x \cdot \rho \cdot a \cdot b \cdot c,$$

где μ_x - коэффициент присоединенной массы воды, ρ - плотность воды, a, b, c - полуоси равновеликого эллипсоида вращения. Значения dv/dt находили экспериментально, путем измерения скорости и ускорения в начале и конце участка инерционного плавания. Для этого весь процесс движения снимался на кинолентку. В результате многократного повторения опытов с каждым животным получены участки с инерционным режимом плавания в широком диапазоне скоростей, доступных виду в природе. С целью сопоставления величин встречаемого сопротивления для каждого вида вычисляли значения безразмерного коэффициента C_x во всех диапазонах чисел Re , соответствующих зарегистрированным в экспериментах скоростям плавания. Коэффициенты C_x находили по общеизвестной в гидродинамике формуле:

$$C_x = 2F / \rho \cdot v^2 \cdot S$$

где F - сила сопротивления воды, ρ - плотность воды, v - скорость плавания животного, S - площадь всей смоченной поверхности тела животного. Измерения площади всей поверхности тела животного и его массы производили после окончания опытов. С использованием вычисленных величин C_x и Re , найдены графические зависимости $C_x = f(Re)$ для каждого животного (рис. 4, 5). Взаимное расположение кривых $C_x = f(Re)$ в системе координат дает возможность судить

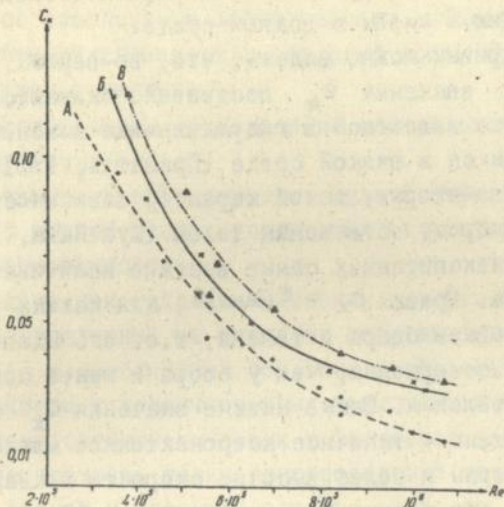


Рис. 4. Зависимость $C_x = f(Re)$ для *Pagophilus groenlandica* Ergl. (А), *Enhydra lutris* L. (Б) и *Castor fiber* L. (В).

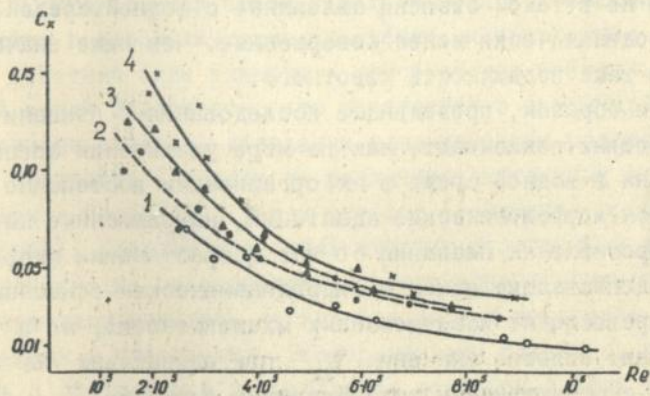


Рис. 5. Зависимость $C_x = f(Re)$ для *Eudyptes chrysolophus* Brandt. (1), *Uria lomvia* L. (2), *Podiceps cristatus* L. (3) и *Phalacrocorax urile* Gm. (4).

об относительной эколого-морфологической приспособленности птиц и млекопитающих к жизни в водной среде.

При анализе кривых можно видеть, что, во-первых, с увеличением чисел Re значения C_x постепенно снижаются, что соответствует хорошо известной в гидродинамике закономерности для тел, движущихся в вязкой среде (Прандтль, 1951; Патрашев, 1953 и др.); во-вторых, такой характер зависимости C_x от Re свойствен хорошо обтекаемым телам (Шулейкин, 1953). Из исследованных млекопитающих самые высокие величины C_x при равных Re у бобра. Кривая $C_x = f(Re)$ для калана располагается между таковыми бобра и тюленя, т.е. его адаптация к жизни в воде более совершенна, чем у бобра и менее совершенна по сравнению с тюленем. Самые низкие значения C_x при равных Re имеет тюлень - типичное ксеронектонное млекопитающее; ему же характерны и более высокие скорости плавания. Еще ниже сопротивление при равных Re у дельфинов (Алеев, 1976).

Наиболее низкое сопротивление при плавании с одинаковыми числами Re из исследованных птиц испытывает золотоволосый пингвин (рис. 6). Этому виду свойственны и большие скорости плавания под водой. Меньшие скорости и высокие значения C_x при равных Re характерны тонкоклювой кайре, еще большее сопротивление испытывает чомга и краснолицый баклан, экологически не в такой степени связанные с водной средой, поэтому гидродинамически менее совершенные. Чем ниже значения C_x , тем выше подвижность животного.

Таким образом, проведенные исследования с птицами и млекопитающими показывают, как по мере увеличения специализации к жизни в водной среде в их организации постепенно совершенствуются морфологические адаптации, направленные на снижение сопротивления плаванию со все возрастающими скоростями. Причем водоплавающие птицы в гидродинамическом отношении несколько превосходят исследованных млекопитающих, но и те и другие имеют большие значения C_x при одинаковых Re по сравнению с эунектонными китообразными и рыбами.

ВЫВОДЫ

1. В процессе эволюции птицы и млекопитающие проделали различный путь освоения водной среды и в их организации на

конвергентной основе выработались сходные адаптации, неодинаковые по сложности и эффективности. Становление и развитие этих адаптаций происходило согласно общим закономерностям нектогенеза, а именно:

- постепенного приобретения нейтральной или близкой к ней плавучести;

- повышения эффективности функционирования локомоторных органов в водной среде, увеличения скоростей плавания и улучшения маневренности;

- улучшения гидродинамических качеств формы тела и покровов, направленных на снижение сопротивления плаванию, выражающиеся в приближении основных морфологических показателей к таковым у первичноводных нектонных животных и составляющие основу онтогенетических и филогенетических изменений.

Эффективность таких приспособлений зависит от глубины связи с водной и наземной средами, т.е. от принадлежности к нектоксеронной, ксеронектонной и зунектонной экоморфам (млекопитающие) и азрнектоксеронной, нектоксеронной и ксеронектонной экоморфам (птицы), увеличиваясь по мере перехода из одной экоморфы в другую. Одновременно ухудшаются летные качества у птиц и способность хорошо передвигаться по твердому субстрату птиц и млекопитающих.

2. С углублением связи с водной средой у млекопитающих появляются гидростатические адаптации, направленные на ослабление действия силы тяжести и приобретение нейтральной или близкой к ней плавучести, что выражается в частичной редукции костного скелета, появлении воздухоносных полостей как внутри организма (выросты от различных внутренних органов, заполняемых воздухом), так и вне его (воздушная прослойка в подшерстке), больших подкожных жировых отложений и др. Решающее значение на гидростатику нектоксеронных млекопитающих оказывает заполненность легких воздухом и воздушная подушка, заключенная в подшерстке. Экспериментами показано, что плавучесть с заключенным в подшерстке воздухом у этих животных в среднем составляет $(+0,09) - (+0,03)$, без воздуха $(0,000) - (-0,07)$, т.е. колеблется от положительной до отрицательной. У ксеронектонных *Pinnipedia* в зависимости от сезона года плавучесть колеблется от $(+0,10)$ до $(-0,05)$. Опытами установлено, что тело тюленей при прямолинейном плавании созда-

ет подъемную силу за счет более выпуклой дорсальной части тела по сравнению с вентральной, что облегчает пребывание их в толще воды в сезоны наименьшей упитанности.

3. Эволюция водоплавающих птиц, в отличие от млекопитающих, наоборот, шла по пути увеличения плотности тела и снижения плавучести за счет утяжеления скелета и лишения костей пневматичности. Птицы, плавающие по поверхности воды и не ныряющие, имеют резко положительную плавучесть - от (+0,47) до (+0,39) при наличии воздуха в перьевом покрове и (+0,45) - (+0,37) - без воздуха. Ныряющие виды обладают сравнительно низкой плавучестью - (+0,30) - (+0,17) с воздухом и (+0,22) - (+0,03) без воздуха под пером. Перед нырянием они частично удаляют воздух из воздушных мешков, легких и перьевого покрова, избавляясь от излишней плавучести. На любой стадии нектогенеза (включая *Sphenisciformes*) птицы имеют положительную плавучесть.

4. Млекопитающие обладают двумя типами движителей водной среды - весельным и ундуляционным; птицы на любой стадии адаптации к жизни в воде имеют только весельный движитель, функцию которого выполняют ноги или крылья. Более экономичный ундуляционный движитель характерен типичным ксеронектерам - ластоногим (сем. *Phocidae*, *Odobenidae*), однако этот тип движителя уже отчасти свойствен таким нектоксеронным млекопитающим, как бобр, выхухоль, калан, но он у них менее совершенный, о чем свидетельствуют морфологические показатели и кинематические характеристики плавания, полученные в экспериментах.

5. С углублением связи с водой у птиц и млекопитающих происходит совершенствование в строении и функционировании весельного движителя. Постепенно увеличивается гребная поверхность лап за счет развития плавательных перепонки между пальцами или появления фестонов на пальцах, пальцы и цевка уплощаются, появляется ротация в суставах конечностей, способствующая уменьшению площади их переноса на холостом ходу. Рабочий индекс конечности растет в ряду: норка - нутрия - ондатра - бобр - выхухоль - калан - северный морской котик; у птиц в ряду: чайки - бакланы - чистиковые - поганки - гагары - пингвины. На начальном этапе адаптации к плаванию млекопитающие используют все четыре конечности, работая ими

в рисеобразной последовательности, затем, по мере углубления связи с водой, функцию основного органа локомоции берет на себя задняя пара конечностей. У хороших пловцов гребки совершаются не поочередно, а одновременно, чем достигается экономия энергии, так как исключается рыскание при плавании. У нырковых уток, поганок, гагар конечности смещены в самый задний конец тела и гребки совершаются в горизонтальной плоскости в стороне от тела, т.е. в плоскости приложения основных сил сопротивления, что энергетически более выгодно, чем в случае совершения гребков под корпусом (веслоногие), при котором создается вредный вращающий момент, на ликвидацию которого затрачивается дополнительная энергия. Эти птицы уже не могут передвигаться по твердому субстрату без опоры на цевку. У млекопитающих и птиц постепенно увеличиваются скорости плавания и улучшаются маневренные качества, о чем свидетельствуют полученные в эксперименте количественные данные.

6. У *Phocidae*, обладающих ундуляционным двигателем, в онтогенезе происходит совершенствование строения и функционирования задних лап. Значительно увеличивается их площадь и относительное поперечное удлинение, приводящее к выносу верхнего и нижнего краев лап из зоны вихреобразования при плавании. Относительное поперечное удлинение заднего лапа у взрослых каспийских и гренландских тюленей составляет 3,0, в то время как у морского котика, плавающего с помощью передней пары конечностей, эта величина для заднего лапа равна 1,0.

7. С углублением связи птиц с водой постепенно ухудшаются их летные качества. Крылья уменьшаются в длину и по площади, увеличивается нагрузка на них, растет частота взмахов крыльями, полет становится скоростным и маломаневренным. Подтверждением этому служат собранные морфологические данные по крыльям и кинематические параметры полета, полученные на птицах из разных экоморф. Величина приведенного шага, показывающая сколько длин тела пролетает птица за время одного локомоторного цикла крыльями, постепенно уменьшается в ряду: чайки - чистики - топорок - кайры - бакланы и соответственно равна - 10,3; 7,0; 6,8; 6,7; 5,0.

8. На гидродинамические качества нектоксеронных млекопитающих и птиц положительное влияние оказывает воздушная

подушка, заключенная в подшерстке и под пером, выполняющая вместе с волосами и перьями роль демпфера и способствующая снижению встречаемого при плавании сопротивления. Это установлено экспериментами с каланами, норкой и ондатрой. С помощью визуализации картины обтекания тела ондатры и норки показано, что поток воды, обтекающий их тело, находится в турбулентном состоянии уже при скоростях плавания $0,1-0,2$ м/с ($Re = 4,0 \cdot 10^4$). При скоростях $0,2-0,3$ м/с в пограничном слое ондатры зарождаются вихри, а с увеличением скорости до $0,8$ м/с ($Re = 3,6 \cdot 10^5$) отчетливо видны крупные вихри отрыва в районе крестца и хвоста. У норки при $Re = 2,6 \cdot 10^5$ отмечены вихри, скатывающиеся к хвосту. Все это свидетельствует о еще несовершенной их гидродинамике.

9. Установлено, что гидродинамически более обтекаемую форму тела из ныряющих птиц имеет золотоволосый пингвин, далее следуют - тонкоклювая и толстоклювая кайры - топорок - чомга - бакланы - лысуха; из млекопитающих - ластоногие - калан - бобр - ондатра - нутрия - норка. Подтверждением этому служат морфологические показатели, характеризующие их форму тела: относительное удлинение тела (U), показатель формы корпуса (Y), приведенная удельная поверхность тела (S_0) и др. Экспериментами показано, что из млекопитающих наибольшее сопротивление при плавании под водой при равных числах Рейнольдса ($Re = 10^6$) испытывает бобр ($C_x = 0,032$), далее следует калан ($C_x = 0,028$) и наименьшее сопротивление у гренландского тюленя ($C_x = 0,016$). Из птиц наименьшее сопротивление у золотоволосого пингвина ($C_x = 0,009$, $Re = 10^6$), несколько большее у тонкоклювой кайры ($C_x = 0,020$, $Re = 10^5$) и чомги ($C_x = 0,023$, $Re = 10^5$); наибольшее сопротивление испытывает краснолицый баклан ($C_x = 0,030$, $Re = 10^5$). В гидродинамическом отношении водоплавающие птицы превосходят млекопитающих, но и те и другие испытывают при плавании с равными скоростями большее сопротивление, чем эвектонные рыбы, такие как *Pomatomus*, *Trachurus* и др. Опытами установлено, что энерготраты при равных скоростях плавания под водой меньше у тонкоклювой кайры, несколько большие у топорка и еще большие у краснолицего баклана.

10. Результаты проведенных исследований представляются важными в плане проблем путей и закономерностей историчес-

кого развития растительных и животных организмов, общей теории биологической эволюции, нектонологии, эволюционной и функциональной морфологии, гидробиологии, гидробионики и др.;

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Мордвинов Ю.Е. К изучению функциональной морфологии ластоногих // Вопросы морской биологии: Тез. докл. симпоз. молодых ученых. - Киев : Наук. думка, 1966. - С. 84-85.
2. Мордвинов Ю.Е. Наблюдения над локомоцией некоторых ластоногих (*Pinnipedia*) // Зоол. журн. - 1968. - 47, вып. 9. - С. 1394-1402.
3. Мордвинов Ю.Е. Корпус как несущая плоскость и плавучесть некоторых ластоногих (*Pinnipedia*) // Вест. зоологии. - 1969. - №2. - С. 10-14.
4. Мордвинов Ю.Е. Длительность пребывания под водой каспийских тюленей // Тез. докл. IУ Всесоюз. совещ. по изуч. мор. млекопитающих (Калининград). - М. - 1969. - С. 134-136.
5. Мордвинов Ю.Е. О гидродинамических качествах задних ластов настоящих тюленей сем. *Phocidae* (*Pinnipedia*) // Биология моря : Киев, 1969. - вып. 16. - С. 52-58.
6. Мордвинов Ю.Е. О создании телом настоящих тюленей (*Phocidae*) вертикальных поперечных сил // Материалы конф. молодых ученых Крыма. Симферополь : Крым, 1969в. - С. 64-65.
7. Мордвинов Ю.Е. Функциональные основы внешнего строения ластоногих. - Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - Баку, 1969г. - 20 с.
8. Алеев Ю.Г., Мордвинов Ю.Е. Исследования функциональной морфологии нектонных животных // Проблемы морской биологии. - Киев : Наук. думка, 1971. - С. 240-246.
9. Мордвинов Ю.Е. К характеристике некоторых гидродинамических показателей формы тела ластоногих // Гидробиол. журн. - 1972. - №3. - С. 101-106.
10. Мордвинов Ю.Е. Маневренность ластоногих (*Pinnipedia*) // Вестн. зоологии. - 1972а. - №1. - С. 22-26.
11. Мордвинов Ю.Е., Курбатов Б.В. Влияние волосяного покрова некоторых видов настоящих тюленей (сем. *Phocidae*) на величину общего гидродинамического сопротивления // Зоол. журн. - 1972а. - 51, вып. 2. - С. 242-247.

12. Мордвинов Ю.Е., Курбатов Б.В. Об экспериментальном определении гидродинамического сопротивления некоторых видов *Phocidae* и бобра при плавании // Тез. докл. У Всесоюз. совещ. по изуч. мор. млекопитающих. - Махачкала, 1972б. - С. 158-160.

13. Мордвинов Ю.Е. О гидродинамическом сопротивлении некоторых вторичноводных нектонных животных // IV Всесоюз. конф. по бионике : Т. 6. Биомеханика. - М. : Наука, 1973. - С. 78-82.

14. Курбатов Б.В., мордвинов Ю.Е. Гидродинамическое сопротивление полуводных млекопитающих // Зоол. журн. - 1974. - 53, вып. I. - С. 104-110.

15. Мордвинов Ю.Е. Характер пограничного слоя при плавании ондатры (*Ondatra zibethica*) и норки (*Mustela lutreola*) // Зоол. журн. - 1974. - 53, вып. 3. - С. 430-435.

16. Мордвинов Ю.Е. Локомоция в воде и показатели эффективности движителей некоторых водных млекопитающих // Там же. - 1976а. - 55, вып. 9. - С. 1375-1382.

17. Мордвинов Ю.Е. Гидродинамическое сопротивление чомги (*Podiceps cristatus*) // Там же. - 1976б. - 55, вып. 12. - С. 1871-1875.

18. Мордвинов Ю.Е. Зависимость скоростей плавания некоторых полуводных млекопитающих от параметров локомоторного цикла движителей и их площадей // Вестн. зоологии. - 1977а. - №5. - С. 54-60.

19. Мордвинов Ю.Е. К характеристике гидродинамических показателей формы тела и движителей некоторых водоплавающих птиц // Бионика. - 1977б. - вып. II. - С. 41-44.

20. Мордвинов Ю.Е. Гидродинамические особенности некоторых водных птиц // Биология моря. - 1977в. - вып. 5. - С. 63-69.

21. Мордвинов Ю.Е. Кинематика плавания калана (*Enhydra lutris* L.) в условиях эксперимента // Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. по изуч. мор. млекопитающих (Симферополь, 20-23 сент.). - М., 1978. - С. 229-230.

22. Мордвинов Ю.Е. Функционально-морфологические исследования вторичноводного нектона // Состояние и перспективы развития морфологии (Материалы к Всесоюз. совещ.). - М.: Наука, 1979. - С. 321-322.

23. Мордвинов Ю.Е. О гидродинамике золотоволосяного пингина // Биология моря. : Владивосток, 1980. - вып. 5. - С. 52-56.

24. Мордвинов Ю.Е. О гидростатике вторичноводных животных // УІ Украинская республ. конф. по бионике : Тез. докл. : Ужгород, 1981. - С. 106.

25. Хромовских Б.В., Мордвинов Ю.Е. К вопросу о длительности пребывания под водой и глубине ныряния каланов // Экология моря. - Киев. - 1981. - вып. 6. - С. 74-77.

26. Мордвинов Ю.Е. Функционально-морфологическая характеристика водоплавающих птиц // Биология шельфовых зон Мирового океана. Тез. докл. - Владивосток, 1982. - Ч. 2. - С. 198-199.

27. Мордвинов Ю.Е. Гидродинамика калана // Изучение, охрана и рациональное использование морских млекопитающих. Тез. докл. 8 Всесоюз. совещ. - Астрахань, 1982а. - С. 242-243.

28. Мордвинов Ю.Е. Плотность тела и плавучесть вторичноводных позвоночных // Биология моря. - 1983. - №1. - С.24-29.

29. Мордвинов Ю.Е. О маневренности в воде золотоволосяного пингина (*Eudyptes crysolophus* Brandt.) // Экология моря. - 1983а. - вып. 15. - С. 79-84.

30. Мордвинов Ю.Е., Хромовских Б.В. О гидродинамических качествах калана (*Enhydra lutris*) // Гидродинамические вопросы бионики. Киев : Наук. думка, 1983. - С. 84-90.

31. Мордвинов Ю.Е. Функциональная морфология плавания птиц и полуводных млекопитающих. - Киев : Наук. думка, 1984. - 168 с.

32. Мордвинов Ю.Е. О конвергентной эволюции вторичноводного нектона // Макроэволюция. Материалы I Всесоюз. конф. по проблемам эволюции. - М. : Наука, 1984а. - С. 88-90.

33. Мордвинов Ю.Е. О гидростатической и возможной гидродинамической роли воздушной прослойки, заключенной в волосяном покрове калана (*Enhydra lutris*) // Зоол. журн. - 1985. - 64. - вып. II. - С. 1752-1756.

34. Мордвинов Ю.Е. Экоморфы водоплавающих птиц // Изучение птиц СССР их охрана и рациональное использование. Тез. докл. IX Всесоюз. орнитол. конф. - 16-20 декабря 1986. - Ч.2. - Ленинград. - С. 81-82.

35. Мордвинов Ю.Е. Об эффективности весельного движите-

ля некоторых морских млекопитающих в сравнении с другими вторичноводными позвоночными // Морские млекопитающие. Тез. докл. IX Всесоюз. совещ. по изуч., охране и рациональному использованию морских млекопитающих - Архангельск, 1986а. - С. 280-281.

36. Мордвинов Ю.Е. Морфо-экологические особенности строения тазовых конечностей некоторых водоплавающих птиц // Экология моря. - 1989а. - вып. 31. - С. 53-59.

37. Комаров В.Т., Мордвинов Ю.Е. Кинематические особенности полета лысухи (*Fulica atra*) в связи с ее экоморфологией // Зоол. журн. - 1989, - 68, вып. 6. - С. 93-98.

38. Мордвинов Ю.Е. Кинематические особенности полета некоторых чистиковых птиц (*Alcidae*) в связи с их экоморфологией // Зоол. журн. - 1992. - 71, вып. 7. - С. 86-92.

39. Логачев В.С., Мордвинов Ю.Е. Видовой состав, динамика численности и характер распределения водолюбивых птиц в районе Севастополя // Сезонные миграции птиц на территории Украины. - Киев : Наук. думка, 1992. - С. 158-164.

40. Мордвинов Ю.Е. Кинематика полета и морфологические особенности крыльев берингийского (*Phalacrocorax pelagicus* Pall.) и краснолицего (*Phalacrocorax urile* Gm.) бакланов в сравнении с другими водоплавающими птицами // Экология моря. - 1993. - вып. 43. - С. 51-55.

Yelshof

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Подписано в печать 20.09.93
Формат бумаги 60x90 1/16
Заказ 23

Объем 2,3 уч. изд.л.
Тираж 150 экз.

Отпечатано в ИПУ ЭКОСИ-Гидрофизика
335000, Севастополь, ул. Ленина, 28

458272

AB 30.658
AB 30.658