

Ю.Е.Мордвинов

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ
МОРФОЛОГИЯ
ПЛАВАНИЯ
ПТИЦ
И ПОЛУВОДНЫХ
МЛЕКОПИТАЮЩИХ



АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ
ИМ. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

Ю. Е. Мордвинов

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ
МОРФОЛОГИЯ
ПЛАВАНИЯ
ПТИЦ
И ПОЛУВОДНЫХ
МЛЕКОПИТАЮЩИХ

КИЕВ НАУКОВА ДУМКА 1984

УДК (598.2+599):591.4:591.173

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

В монографии освещены вопросы морфологической и биогиродинамической адаптации птиц и млекопитающих к обитанию в водной среде. Рассматриваются гидростатика, особенности строения локомоторных органов и механизмы их действия при плавании птиц и млекопитающих разных систематических и экологических групп. Приведены количественные показатели, оценивающие морфологические особенности формы тела и органов локомоции в водной среде у разных видов и их изменение в онтогенезе.

Для морфологов, зоологов, гидробиологов и биоников.
Ил.54. Табл.18. Библиогр.: с.152-165.

О т в е т с т в е н н ы й р е д а к т о р Ю.Г.Алеев

Р е ц е н з е н т ы П.П.Гамбарян, Е.Н.Курочкин

Редакция общей биологии

М 2005000000-325 500-84 подписное
М221(04)-84

© Издательство "Наукова думка", 1984

ПРЕДИСЛОВИЕ

Освоение водной среды вторичноводными позвоночными (добывание пищи, защита от врагов и т.п.) сопровождалось приспособительными изменениями в строении ряда органов и внешнего облика этих животных. Представители разных систематических и экологических групп наземных позвоночных, жизнь которых вторично связана с водной средой, проделали различные пути эволюции. Адаптивные особенности их внешней и внутренней организации выражены в неодинаковой степени в зависимости от того, частично или полностью животные покинули сушу. Вопросы развития и становления адаптаций у вторичноводных животных представляют теоретический и практический интерес в плане теории жизненных форм, функциональной морфологии, эволюции, нектонологии и гидробионики.

Среди многочисленных современных представителей животного мира имеются виды и даже целые отряды, в той или иной степени связанные с водной средой. Согласно Ю.Г.Алееву (1973 а), нектонный образ жизни ведут представители 10 классов животных: Cephalopoda, Sagittoida, Monorhina (Cephalospidomorphi), Placodermi, Acanthoidei, Chondrichthyes, Osteichthyes, Reptilia, Aves и Mammalia. Для двух классов — Diplorhina (Pteraspidomorphi) и Amphibia наличие нектонных форм к настоящему времени не доказано, но является весьма вероятным.

Приспособления к существованию в водной среде у млекопитающих весьма разнообразны, а в отдельных случаях и достаточно глубоки. По степени адаптации к жизни в воде млекопитающих условно можно разделить на четыре группы.

Первая группа. Животные, спорадически связанные с водной средой. Из множества видов упомянем лишь некоторые: водяная буроzubка (*Sorex palustris*), водяная кутора (*Neomys fodiens*), водяная белоzubка (*Chimarrogale himalayica*), водяная полевка (*Arvicola terrestris*), норки европейская (*Mustela lutreola*) и американская (*M. vison*).

Вторая группа. Млекопитающие, в большей степени связанные с водной средой, чем представители первой группы. Например, утконос (*Ornithorhynchus anatinus*), бобр европейский (*Castor fiber*) и американский (*C. canadensis*), ондатра (*Ondatra zibethica*), нутрия (*Myocastor coypus*), выхухоль (*Desmana moschata*), выдра (*Lutra lutra*) и др. В их организации ярче выражены адаптивные признаки: задние конечности обтянуты кожистой плавательной перепонкой или снабжены щетинками из волос, увеличивающими их гребную поверхность; им свойствен более совершенный способ плавания; тело имеет более или менее обтекаемую форму (ушные раковины уменьшены, у самцов исчезает мошонка, укорочен шейный отдел позвоночника, уплощена голова, благодаря чему некоторые виды могут почти одновременно держать над поверхностью воды уши, глаза и ноздри); содержание эритроцитов в крови и миоглобина в мышцах повышено, поэтому они способны сравнительно долго оставаться под водой.

Третья группа. Млекопитающие, большую часть времени проводящие в воде. В их внешней и внутренней организации произошли глубокие изменения. Они способны длительное время оставаться в толще воды, глубоко нырять и плавать со сравнительно большими скоростями. Форма тела хорошо обтекаемая, торпедообразная или веретенообразная. Локомоторный аппарат относительно совершенный - конечности, как передние, так и задние, превращены в ласты. Некоторые виды приобретают более эффективный - ундуляционный способ плавания. Эти животные с трудом передвигаются по твердому субстрату. Сюда относятся все ластоногие (*Pinnipedia*) и калан (*Enhydra lutris*). В целом животные хорошо приспособлены к обитанию в водной среде, однако окончательно связь с сушей не утратили и для спаривания, рождения детенышей, линьки и отдыха пользуются твердым субстратом (сушей или ледовым покровом).

Четвертая группа. Исключительно водные млекопитающие - китообразные (*Cetacea*) и сиреновые (*Sirenia*), полностью утратившие связь с сушей и превратившиеся в типичных гидробионтов, ведущих нектонный образ жизни. Китообразные претерпели настолько сильные изменения, что приобрели рыбообразную форму тела и больше всего по внешней и отчасти внутренней организации отличаются от наземных видов. Сиреновые по уровню приспособленности к жизни в водной среде приближаются к китообразным. У них веретеновидная форма тела, как и у китообразных, шея сильно укорочена, передние конечности превращены в ласты, полностью редуцированы задние конечности

и волосистой покров на теле, отсутствуют ушные раковины; имеются глубокие приспособительные изменения в строении сердечно-сосудистой и дыхательной систем. Это исключительно растительноядные малоподвижные животные.

Экологическая связь с водной средой свойственна многим современным птицам. Всех водоплавающих птиц, обитающих в той или иной мере в водной среде, можно условно разделить на три экологические группы.

Первая группа. Птицы, обитающие около воды и добывающие там же корм (Ardidae, Charadriidae, Rallidae и др.). Обладают хорошими летными качествами.

Вторая группа. Плавающие птицы, добывающие корм в приповерхностном слое, не способны ныривать на большую глубину (Laridae, Sulidae, Pelecanidae, Procellaridae, Diomedidae, многие Anatidae и др.). Обычно хорошие летуны.

Третья группа. Птицы, тесно связанные с водной средой, плавающие по поверхности и в толще воды, способные ныривать на большую глубину и сравнительно долго оставаться под водой, корм добывают в основном в толще воды (Spheniscidae, Gaviidae, Podicipedidae, Phalacrocoracidae, Alcidae, некоторые Anatidae), сюда можно также отнести вымерших гесперорнисов. Обычно посредственные летуны, некоторые из них полностью утратили способность к полету.

Названные экологические группы представляют в общем плане последовательные ступени эволюции водных птиц, характеризующиеся разными морфофункциональными адаптациями во внешней и внутренней организации к жизни в водной среде, начиная от самых начальных до весьма глубоких, свойственных типичным нектонным формам. Одним из критериев перехода птиц к нектонному образу жизни является утрата способности к полету; большую часть времени они проводят в водной среде.

Несмотря на сравнительно большое число работ по морфологии водных и полуводных млекопитающих и птиц, в том числе по изучению приспособлений к обитанию в толще воды, не все виды и даже отряды этих животных охвачены подобными исследованиями в равной мере, а по отдельным вопросам имеющиеся в литературе сведения весьма отрывочны и порой противоречивы. Наиболее полно изучены адаптации к жизни в водной среде китообразных и ластоногих — высокоспециализированных пловцов. Значительно меньше в этом плане исследованы полуводные и околотовидные млекопитающие, входящие в первую и вторую

группы, т.е. находящиеся как бы на начальной стадии становления их как гидробионтов, а также большинство птиц и рептилий.

Среди большого систематического и экологического разнообразия полуводных и водных позвоночных есть такие, развитие которых направлено в сторону нектона, хотя они еще не являются нектерами. Для обозначения этой группы животных Ю.Г.Алеевым (1976) предложен термин "нектоксерон" (от греческого ξηρόν - суша, материк). Нектоксерон - это не нектон, а наземная фауна, совершающая первые шаги в сторону нектона. Соответственно нектон, уклоняющийся в сторону наземной фауны (чаще всего - вторичноводный нектон, еще не вполне порвавший с сушей), обозначается термином "ксеронектон". Ниже мы широко пользуемся этими терминами.

Несомненно, что выявить полноту формирования и развития приспособлений у наземных позвоночных к жизни в водной среде можно только в результате их изучения, начиная с видов, спорадически входящих в воду, и кончая высокоспециализированными ластоногими и китообразными.

Смена среды обитания совершается обычно медленно и сопровождается постепенным приспособлением организма к новой среде. Даже незначительные адаптивные изменения, оказавшись биологически полезными, ставят организм в более выгодное положение и дают толчок к дальнейшему освоению им конкретной среды. Касаясь вопроса возможных путей освоения водной среды разными видами животных, С.А.Северцов (1939) отмечал, что если животное из поколения в поколение будет голодать на суше и если при плавании ему случайно, без особых усилий, удастся поймать какую-либо добычу, то весьма вероятно, что спорадическое плавание со временем превратится в постоянное, т.е. произойдет некоторое изменение в направлении эволюции, появятся определенные приспособительные особенности в организации животного.

Уже на начальных стадиях освоения высшими позвоночными водной среды в их организации появляются адаптации, направленные на экономичное плавание, т.е. на снижение встречаемого сопротивления воды. В первую очередь это отражается на форме тела, морфологии кожных покровов и локомоторных органов, механизмах их действия, маневренных качествах, скоростях движения, гидростатике животных. В данной работе основное внимание уделено анализу морфологических и гидродинамических особенностей водных и околоводных млекопитающих и птиц, вопросам их гидростатики. Рассмотрение этих вопросов позволит проследить и понять пути и закономерности ста-

новления и развития приспособительных реакций, возникших в процессе эволюции у разных животных. Безусловно, весь круг вопросов, связанных с функционально-морфологическими и биогидродинамическими особенностями чрезвычайно разнообразной группы - вторичноводных позвоночных (птиц и млекопитающих), - нами не охвачен. Но основная цель ее - определение функционально-морфологических и биогидродинамических адаптаций основных группировок этих животных, надеемся, выполнена.

Из млекопитающих нами исследованы водяная полевка (*Arvicola terrestris* L.), нутрия (*Myocastor coypus* Moll.), ондатра (*Ondatra zibethica* L.), бобр (*Castor fiber* L.), выхухоль (*Desmana moschata* L.), норка европейская (*Mustela lutreola* L.), калан (*Enhydra lutris* L.), каспийский тюлень (*Pusa caspica* Gmel.), гренландский тюлень (*Pagophilus groenlandica* Erxl.), северный морской котик (*Calorhinus ursinus* L.), южный морской котик (*Arctocephalus pusillus* Schreb.); из птиц - южный буревестник (*Macronectes giganteus* Gmel.), большой буревестник (*Procellaria gravis* L.), обыкновенный буревестник (*Puffinus puffinus* Brunn.), каспийский голубок (*Laption caspense* L.), черноголовая чайка (*Larus melanoccephalus* Temm.), чернобрый альбатрос (*Diomedea melanophris* Temm.), качурка Вильсона (*Oceanites oceanicus* Kuhl.), малая прямохвостая качурка (*Nygrobates pelagicus*), глупыш (*Fulmarus glacialis* L.), шилохвость (*Anas acuta* L.), обыкновенная гага (*Somateria mollissima* L.), чернозобая гагара (*Gavia arctica* L.), ипатка (*Fratercula corniculata* Naum.), толстоклювая кайра (*Uria lomvia* L.), чомга (*Podiceps cristatus* L.) и малая поганка (*P. ruficollis* Pall.), бакланы краснойлицы (*Phalacrocorax urile* Gmel.), берингийский (*Ph. pelagicus* Pall.) и кергеленский (*Ph. veiricosus* Cab), пингвины золотоволосый (*Budyptes chrysolophus* Brandt.) и королевский (*Artenodites patagonica* Mille).

В экспериментах использовали разнообразные методики функциональной морфологии. Кроме того, для качественной и количественной оценки развития того или иного приспособления в организации животных к обитанию в водной среде в отделе нектона (ныне отдел теории жизненных форм) Института биологии южных морей АН УССР (ИМБЮМ) были созданы оригинальные методики, в основном связанные с экспериментами. Многочисленные опыты по биогидродинамике базировались на методиках, применяемых в гидро- и аэродинамике. Опыты по биогидродинамике, как с живыми объектами, так и с их моделями, проводили в специализированном стационарном гидроканале, а в полевых условиях - в экспедиционных гидрлотках и гидроканалах. Использо-

ванные методики и описание оборудования подробно изложены в соответствующих главах. Экспериментальный материал собран в многочисленных экспедициях в Субантарктику, Атлантический океан, Белое, Каспийское, Японское, Берингово и Охотское моря, на о-в Тилений (Сахалинская обл.), Командорские о-ва, в Воронежский, Новохоперский и Гасанкульский заповедники.

Представленные в монографии фото- и киноматериалы, а также рисунки, не сопровождаемые ссылками на какие-либо литературные источники, принадлежат автору. Все количественные характеристики морфологических показателей получены автором в результате непосредственных измерений животных.

Автор приносит искреннюю благодарность К.К.Чапскому, А.С.Сokolову, Д.В.Гаджиеву за ценные советы и консультации на разных этапах работы, а также Э.З.Самшеву, В.Т.Комарову, О.П.Овчарову, Б.В.Хромовских за помощь в отлове животных и участие в постановке экспериментов. Особую признательность хочется выразить моему учителю - профессору Ю.Г.Алееву, с одобрения и при содействии которого написана эта книга.

ФИЗИЧЕСКИЕ ВЕЛИЧИНЫ, ИСПОЛЬЗУЕМЫЕ В РАБОТЕ

- A - амплитуда колебаний конечности или тела
 C_x - коэффициент гидродинамического сопротивления, см
 C_{xp} - коэффициент сопротивления формы
 D_m - диаметр наибольшего поперечного, или миделева, сечения тела, см
 I - наибольшая ширина тела, см
 F - сила общего гидродинамического сопротивления, Н·с/м
 f - частота колебаний задних конечностей, Гц
 \bar{f} - вертикальная кривизна тела
 f_1 - расстояние от средней линии профиля до продольной оси тела, или показатель кривизны профиля тела, см
 H - наибольшая высота тела, см
 h_{min} , h_{max} - минимальное и максимальное расстояние между центром тяжести и центром горизонтальной продольной проекции тела, см
 ξ - сила тяжести, Н
 L - абсолютная, или общая, длина тела, см (от конца носа до конца хвоста)
 L_c - эффективная длина тела, см (от конца носа до конца наибольшего пальца вытянутой назад задней конечности)
 L_n - длина переднего лапа, см
 L_3 - длина заднего лапа, см
 l - длина крыла самолета, см
 l_c - поперечный размах нормально расправленного лапа, см
 l_{min} , l_{max} - минимальное и максимальное расстояние между центром тяжести и центром вертикальной продольной проекции тела, см
 M_0 - корпусный момент
 m - масса тела, кг
 n - количество исследованных особей
 q - сила гидростатического давления, Па
 S - площадь смачиваемой поверхности тела, м²
 S_c - площадь стопы (лапа) в максимально расправленном состоянии, см²

- J_0 - показатель приведенной удельной поверхности тела
 J_{II} - площадь стопы (ласта) в сжатом состоянии, см^2
 J_{II} - площадь переднего ластва в расправленном состоянии, см^2
 J_3 - площадь заднего ластва в расправленном состоянии, см^2
 J_m - площадь миделева сечения, см^2
 J' - площадь размаха крыла самолета, см^2
 S_{min}^s - минимальная и максимальная площади вертикальной продольной проекции тела, см^2
 S_{max}^s - минимальная и максимальная площади горизонтальной продольной проекции тела, см^2
 U - относительное удлинение тела, или относительная толщина тела
 V - скорость движения, м/с
 W - объем тела, см^3
 γ - показатель формы корпуса
 Z_{min} - показатель горизонтальной динамической устойчивости при прямолинейном движении
 Z_{max} - то же при резком повороте в горизонтальной плоскости
 z_{min} - показатель вертикальной динамической устойчивости при прямолинейном движении
 z_{max} - то же при резком повороте в вертикальной плоскости
 Δ - плавучесть организма, г/см^3
 λ - относительное удлинение крыла самолета
 λ_c - относительное поперечное удлинение заднего ластва
 ν - кинематическая вязкость среды
 ρ - плотность воды, г/см^3
 ρ_s - средняя плотность тела, г/см^3

Г Л А В А I. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И ГИДРОДИНАМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ, НАПРАВЛЕННЫЕ НА ПРИОБРЕТЕНИЕ НЕЙТРАЛЬНОЙ ПЛАВУЧЕСТИ

Действие сил гравитации на организмы, обитающие на суше и в воде, проявляется не в одинаковой степени, но на внешнюю и внутреннюю их организацию это влияние оказывает кардинальное воздействие почти в равной мере как на животных, освоивших сушу, так и на вторично переселившихся и переселяющихся в водную среду. Переход от водного образа жизни к наземному следует расценивать как переход в гипергравитационную среду, точно так же, как переход наземных животных к водному образу жизни — как переход в гипогравитационную среду обитания (Коржуев, 1971). Плотность воздуха почти в 800 раз меньше плотности воды, поэтому действие сил гравитации в воде значительно снижается, но оно далеко не одинаково у видов, в разной степени приспособленных к жизни в воде. Так, например, у водяной полевки, ондатры, нутрии, куторы, норки и других нектоксеронных млекопитающих относительная масса скелета в два с лишним раза тяжелее, чем у дельфина и тюленя (у последних масса скелета составляет до 5% массы тела), в то время как у типично наземных животных масса скелета равна 20 % массы тела. Скелет амфибий тяжелее скелета рыб; у бесхвостых амфибий (*Anura*) он составляет 9–12% массы тела, а у рыб — в среднем 7–8 % (Коржуев, 1971). Это обстоятельство не может не сказаться на плотности тела и плавучести отдельных видов.

Приспособления в организации животных, связанные с нейтрализацией действия силы тяжести и приобретением нейтральной плавучести, входят в общий комплекс адаптаций водных организмов к движению вообще. Степень плавучести позволяет судить о степени приспособленности того или иного вида к существованию в водной среде. Строение локомоторных органов, механизм их действия у различных представителей в значительной мере определяются физическими свойствами сре-

ды обитания. В связи с этим Ю.Г.Алеев (1966) различает три принципиально различных типа соотношения плотности среды обитания и плотности тела животных, иначе три статодинамических типа (статотипа) водных организмов:

- 1) плотность тела животного значительно больше плотности воды;
- 2) плотность тела животного равна или близка к плотности воды;
- 3) плотность тела животного значительно меньше плотности воды.

Вследствие того, что средняя плотность тела организмов, входящих в первый статотип, значительно больше плотности воды, в которой они обитают, действие силы тяжести вынуждает животных постоянно заботиться о том, чтобы находиться во взвешенном состоянии. В этом случае их движения состоят из следующих элементов: а) движений, противодействующих силе тяжести; б) движений, способствующих прямолинейному поступательному движению и в) движений, направленных на изменение направления движения.

Плотность тела животных, входящих во второй статотип, равна таковой окружающей воды, поэтому их движения состоят, как правило, из двух элементов: а) движений, способствующих прямолинейному поступательному движению и б) движений, способствующих изменению направления движения. Представителям третьего статотипа, т.е. тем организмам, плотность тела которых значительно меньше плотности воды, принципиально необходимы три элемента движений: а) способствующие прямолинейному поступательному движению; б) направленные на изменение направления движения и в) противодействующие гидростатической силе, стремящейся вытолкнуть организм на поверхность воды.

Наиболее приспособленными к жизни в водной среде с точки зрения энергетике считаются виды, плотность тела которых равна или близка таковой окружающей воды. Таким организмам нет необходимости совершать дополнительные движения локомоторными органами для того, чтобы длительное время оставаться во взвешенном состоянии в толще воды и не опускаться на дно или всплывать на ее поверхность. У этих видов практически исключены дополнительные затраты энергии на поддержание равновесия в воде.

Среди чрезвычайно большого разнообразия вторичноводных позвоночных, относящихся к рептилиям, птицам и млекопитающим, в разной степени связанных с жизнью в водной среде, встречаются виды

всех трех статотипов. Яркими представителями первого статотипа могут считаться водяная полевка, черепахи (особенно сем. Emydidae) и др.; второго - китообразные, сиреновые и ластоногие; третьего - исключительно все водоплавающие птицы (включая и *Sphenisciformes*). Необходимо отметить, что плотность тела, а отсюда и плавучесть многих видов подвержены значительным колебаниям по сезонам и с возрастом, что в первую очередь связано с жиронакоплением и другими факторами (заполненность легких и воздушных мешков воздухом, наличием того или иного количества воздуха в подперстке млекопитающих и под пером птиц, наполнением желудка пищей). Причем сезонные колебания плотности тела у отдельных представителей могут быть настолько значительными, что плавучесть их изменяется от резко положительной до отрицательной, примером чему могут служить многие виды ластоногих.

Все приспособления нектеров, направленные на нейтрализацию действия силы тяжести, Ю.Г.Алеев (1963 а) делит на две группы:

1) приспособления гидростатического действия, т.е. непосредственно направленные на снижение плотности тела;

2) приспособления гидродинамического действия, т.е. направленные на создание специальных поддерживающих сил и облегчающие пребывание организма на поверхности воды и во взвешенном состоянии в ее толще. В свою очередь приспособления гидродинамического действия подразделяются на пассивные, функционирующие лишь в момент поступательного движения, и активные, функционирующие независимо от того, движется животное или нет. Оба указанных приспособления характерны и для вторичноводных позвоночных. В настоящей главе рассматриваются адаптации, направленные на нейтрализацию действия силы тяжести, на ликвидацию излишней и приобретенной дополнительной плавучести у нектоксеронных и ксеронектонных птиц и млекопитающих.

1.1. Плотность тела и плавучесть

Способность организма находиться в толще воды в статическом равновесии определяется равенством плотностей животного и окружающей воды. Под плавучестью (Δ) следует понимать разность плотности воды и средней плотности организма (Алеев, 1963 а):

$\Delta = \rho - \rho_1$, где ρ_1 - средняя плотность тела животного, ρ - плотность воды. В том случае, когда плотность тела равна плотности воды, т.е. при $\rho_1 = \rho$, организм обладает нейтральной плавучестью. При этом сила тяжести (G), приложенная в центре тя-

жести тела, и противоположная ей по направлению сила гидростатического давления (Q) (выталкивающая сила), приложенная в геометрическом центре объема тела, равны ($G = Q$). Если плотность тела организма больше плотности окружающей воды ($\rho_1 > \rho$), то в этом случае сила тяжести больше силы гидростатического давления ($G > Q$). Плаву́честь животного отрицательна ($- \Delta$). И, наконец, если плотность организма меньше плотности воды ($\rho_1 < \rho$), то в этом случае сила тяжести оказывается меньше силы гидростатического давления воды ($G < Q$). Плаву́честь животного положительна ($+ \Delta$).

В отечественной и зарубежной литературе данных по гидростатике водных и полуводных позвоночных, относящихся к различным жизненным формам, не так уж много, и далеко не все группы охвачены подобными исследованиями в равной мере, а для некоторых из них такие сведения или совершенно отсутствуют, или единичны (например, для нектоксеронных млекопитающих, большинства видов рептилий). Наиболее полно в этом плане исследованы представители типичного нектона, особенно рыбы (Алеев, 1963 а,б; Алейев, 1977, и др.), головоногие моллюски (Зуев, 1963, 1966), значительно меньше сведений по китообразным (Слепцов, 1952; Бабенко, Морозов, 1968; Томилин, 1970; Алеев, 1976, и др.) и ластоногим (Смирнов, 1914, 1929; Огнев, 1935; Слепцов, 1940; Соколов А.С., 1955; Мордвинов, 1969 а, и др.). Несколько больше данных по гидростатике водоплавающих птиц (Гладков, 1937; Дементьев, 1940; Кафтановский, 1951; Veselovskiy, 1952; Бородулина, 1963, 1964; Мордвинов, 1980, и др.), однако и в этой группе далеко не все виды изучены в равной мере, а некоторые совершенно не исследованы.

1.2. Плотность тела и плаву́честь нектотоксеронных млекопитающих

Определение плотности тела и плаву́чести этой группы млекопитающих, так же как и китообразных, ластоногих, сиреновых, осложняется тем, что все они дышат легкими, заполненность воздухом которых в тот или иной момент времени выявить практически не представляется возможным, в то время как воздух в легких оказывает самое существенное влияние на гидростатику животного. С погружением в более глубокие слои воды плаву́честь их снижается, так как под действием возрастающего внешнего давления газовые емкости сжимаются, и наоборот, плаву́честь возрастает по мере подъема животного к поверхности воды. Кроме того, все млекопитающие этой

группы имеет хорошо развитый волосной покров тела, в подшерстке которого всегда содержится то или иное количество воздуха, влияющего на плавучесть. Объем воздуха в подшерстке может сильно изменяться в зависимости от состояния и густоты волосного покрова, структуры волос, сезона года, глубины и длительности ныряния (под воздействием внешнего давления с глубиной количество воздуха, выжимаемого из подшерстка, увеличивается). На гидростатику животных влияет также их упитанность, изменяющаяся с возрастом и по сезонам.

Мы определяли плотность тела и плавучесть околородных и полуводных млекопитающих разного размера общепринятым объемно-весовым методом. В основном в экспериментах участвовали взрослые половозрелые особи. Все определения выполняли на животных, не подвергшихся фиксации. С целью выявления влияния на плотность тела и плавучесть млекопитающих воздушной прослойки, заключенной в подшерстке, опыт с каждой особью проводили дважды. Первоначально в заранее измеренную емкость с водой осторожно и постепенно опускали животное, стремясь при этом, чтобы воздух из подшерстка не выходил. После полного погружения млекопитающего под воду, определяли объем вытесненной им воды. Затем у животного под водой полностью выжимали воздух, заключенный в подшерстке, и снова определяли объем вытесненной воды (уже без воздуха в подшерстке). Разность объемов вытесненной воды в первом и втором опытах соответствовала объему воздуха в подшерстке. Необходимо отметить, что как бы осторожно не погружали животное в воду, какое-то количество воздуха невольно теряется из подшерстка, поэтому точный его объем определить практически невозможно. С некоторой долей приближенности эти потери воздуха составляют 20–25 % общего объема, заключенного в подшерстке. За норму принимаем ту плавучесть, которую имеют млекопитающие в приповерхностных слоях воды, где они проводят большую часть времени.

Плотность тела исследованных животных с заключенным в подшерстке воздухом составляла в среднем $0,91-0,97 \text{ г/см}^3$, без воздуха в подшерстке — $1,00-1,07 \text{ г/см}^3$, а плавучесть равнялась $(+0,03)$ – $(+0,10)$ и $(+0,02)$ – $(-0,07)$ соответственно (табл. I). Обращает на себя внимание тот факт, что заключенная в подшерстке воздушная прослойка и, очевидно, заполненность легких воздухом у всех исследованных видов оказывает решающее влияние на их гидростатику, изменяя плавучесть от положительной до нейтральной и отрицательной. Наибольшей плотностью тела с воздухом в волосном покрове обладает норка, ей не свойственна резко отрицательная плавучесть после

Т а б л и ц а I. Плотность тела и плавучесть некопытанных млекопитающих

В и д	n	L		ρ, с воздухом в шерстке		Δ	ρ ₂ без воздуха в шерстке		Δ ₁
		Колебания	M	Колебания	M		Колебания	M	
Норка европейская (<i>Mustela lutreola</i>)	3	51,5-65,0	57,5	0,96-0,98	0,97	+0,03	1,06-1,08	1,07	-0,07
Нутрия (<i>Myocastor coypus</i>)	4	55,0-82,0	61,0	0,93-0,94	0,94	+0,06	1,04-1,05	1,04	-0,04
Ондатра (<i>Ondatra zibethica</i>)	6	49,0-54,0	51,0	0,89-0,92	0,91	+0,09	1,02-1,03	1,03	-0,03
Бобр (<i>Castor fiber</i>)	3	67,0-101,0	92,0	0,92-0,95	0,93	+0,07	1,02-1,03	1,02	-0,02
Калан (<i>Ehydra lutris</i>)	5	91,0-123,0	96,5	0,89-0,94	0,92	+0,10	0,99-1,01	1,00	+0,02

П р и м е ч а н и е. Плотность воды в опытах с каланами была 1,02 г/см³, со всеми другими млекопитающими - 1,00 г/см³; Δ₁ - средняя плавучесть тела животного без воздуха в шерстке.

удаления воздушной прослойки. У калана, бобра и ондатры плотность тела с воздухом в шерстке несколько меньше, чем у норки, а при удалении воздуха из волосяного покрова плавучесть становится слегка отрицательной (бобр, ондатра) или слегка положительной (калан).

Следует отметить, что заполненность легких воздухом у каждого животного была, вероятно, не одинаковой и это не могло не отразиться на величине их плотности тела и плавучести. Кроме того, как видно из табл. I, количество воздуха, заключенного в шерстке млекопитающих одного вида, может быть разным и зависит от ряда причин, а это приводит к тому, что плотность тела и плавучесть подвержены довольно значительным колебаниям. Неодинаковое количество воздуха содержится в волосяном покрове и у разных видов, так как все они отличаются друг от друга размерами, густотой, структурой и состоянием волос. Так, по нашим определениям, в шерстке норки может быть заключено 50-70 см³ воздуха, в то время как у ондатры 80-125, у нутрии

130-200, бобра 420-630 и калана 600-1800 см³. Это без учета того количества воздуха (20-25 %), которое неизбежно теряется при помещении животного под воду. По данным Н.В.Кожайского и др. (1980), в подшерстке ондатры может быть заключено 80-200 см³ воздуха, выхуоли 60-111 см³, в среднем 76 см³ (Бородин, 1963).

По литературным данным, каланы в определенное время года имеют отрицательную плавучесть. Так, А.М.Николаев (1969) сообщает, как нелегко подбирать каланов, застреленных на воде, во-первых, потому, что море в районе Курильских о-вов бывает спокойным всего несколько дней в месяц; во-вторых, потому, что мертвый калан тонет. Сведений о времени, в течение которого застреленный на воде калан не тонет, в литературе нет, но, очевидно, этот период очень короткий, иначе алеуты, охотящиеся на каланов с байдарок, не применяли бы особую снасть (веревку с крючком и грузом) для подъема затонувших животных (Барабаш-Никифоров, 1947). Вероятнее всего, подстреленный калан заглатывает воду, вода попадает также в легкие и подшерсток, поэтому зверь тонет.

Интересно сравнить экспериментальные значения плотности тела и плавучести исследованных млекопитающих с таковыми типичных нектонных форм. По данным Ю.Г.Алеева (1976), у нектоверов плотность тела варьирует в пределах 0,90-1,08 г/см³, а плавучесть - (+0,11)-(-0,08) г/см³, т.е. колебания этих величин довольно значительны и даже несколько превосходят таковые у нектоксеронных млекопитающих.

1.3. Плотность тела и плавучесть ксеронектонных млекопитающих (Pinnipedia)

В отечественной и зарубежной литературе можно найти указания, косвенным образом свидетельствующие о плотности тела и плавучести отдельных представителей отряда ластоногих (Allen, 1880; Смирнов, 1929, 1930; Howell, 1930; Чапский, 1931; Рудаков, 1936; Никулин, 1937; Пихарев, 1940; Слепцов, 1940 а; Соколов А.С., 1958 а,б; Scheffer, 1958; Попов, 1960, 1961; Fay, 1960; King, 1964; Бадамшин, 1966; Соколов А.С. и др., 1966; Тихомиров, 1966а; Федосеев, 1966, и др.). Известно всего две работы, в которых на основании экспериментов получены цифровые значения плотности тела двух видов настоящих тюленей: ладожского (*Phoca hispida ladogensis* N.) (Соколов А.С., 1955) и каспийского (*Pusa caspica* Gmel.) (Мордвинов, 1969 д).

В уменьшении плотности тела ластоногих, как и других млеко-

питающих, основную роль играют приспособления гидростатического действия — присутствие в их тканях и органах жира, более легкого, чем вода, а также уменьшение относительной массы костей скелета. Таким образом, у ластоногих положительная плавучесть создается подкожным жиром и воздухом, наполняющим легкие, а у отдельных представителей — всевозможными выростами от некоторых внутренних органов. Подкожный слой жира настолько увеличивает плавучесть тюленя, что большую часть года животное имеет возможность, не прилагая никаких усилий, без затрат излишней энергии плавать в воде, почти не нуждаясь в твердом субстрате. Жировая прослойка является и надежной изоляцией, предотвращающей выход тепла в окружающую среду. Мощные жировые отложения позволяют тюленям переносить постоянную низкую температуру окружающей среды. Жировой слой представляет собой также запас питательных веществ, расходующийся в период линьки, спаривания, вскармливания детенышей и в других случаях, когда ластоногие не питаются или значительно сокращают потребление пищи.

Толщина подкожной жировой прослойки у большинства видов ластоногих подвержена значительным возрастным и сезонным колебаниям, что отражается на их плотности тела и плавучести. Особенно это заметно у новорожденных, у которых подкожный слой жира обычно отсутствует или очень тонкий. За период молочного кормления, до наступления линьки, новорожденные тюлени значительно увеличиваются по размерам, их масса возрастает в 4 и более раз. Молоко тюленей содержит много жира и обладает хорошими питательными свойствами. По данным А.Г.Белобородова и В.А.Потелова (1966), например, молоко тюленя-хохлача (*Cystophora cristata* Brxl.), имеет жирность 60-72%, сухого вещества в нем 65-76%, воды — 24-35%. За 20 дней питания молоком матери масса новорожденных гренландского тюленя увеличивается в 5 - 7 раз преимущественно за счет прироста подкожной жировой ткани (Давыдов, Макарова, 1964). Новорожденный каспийский тюлень имеет длину 70,0-80,0 см и весит 4-5 кг, а через 3 недели питания материнским молоком достигает длины 80,0-85,0 см и весит 15-17 кг, слой подкожного жира у него достигает 3-5 см (Бадашнин, 1948). Л.А.Попов (1966) указывает на то, что детеныши гренландского тюленя увеличивают свою массу за сутки в среднем на 1,5-1,8 кг, в последующие дни — на 2,5 - 3,0 кг. Если в начале исследования детеныши весили 9-11 кг, то через 2 недели — 35,0-40,0 кг. Новорожденный селек ларги (*Phoca vitulina largha* Pall.), по данным П.Г.Никулина (1937), имеет длину 78,0 см, массу 9,0 кг. На третьей неделе детеныш начинает линять и к этому времени достигает длины 114,0-115,0 см,

массы 36,0 кг. С переходом к самостоятельному добыванию пищи молодые животные первое время теряют в массе, так как еще не могут хорошо плавать и отыскивать пищевые объекты. В этот период они существуют в основном за счет подкожных жировых накоплений.

Масса тела взрослых особей также подвержена значительным колебаниям и зависит от индивидуальных особенностей организма, обеспеченности пищей, а главное, от сезона года. Наименьшая плотность тела совпадает с периодом максимальной упитанности, т.е. перед наступлением размножения; соответственно наибольшая плотность тела бывает по окончании размножения.

В.М.Белькович (1965) отмечает, что толщина жировой прослойки у некоторых ластоногих может достигать 87 % толщины кожного покрова. По данным А.Н.Роганова (1930), у каспийского тюленя количество жира весной составляет 21-26% общей массы хоровины, а осенью до 75-78 %. И.И.Аверков (1914) указывал: "Начиная с марта, тюлень каспийский, называемый сиварем, начинает уже худеть так, что, имея массу 32 кг, к концу апреля теряет половину своей массы и весит только 16 кг; в мае на нем только кожа да кости массой не более 4 кг". Мы считаем, что такое резкое снижение массы сиваря вряд ли возможно, поскольку даже новорожденные тюлени весят 4,0-5,0 кг (Бадамшин, 1948). А.А.Кирпичников (1949) указывал, что самки тюленя Уэдделла (*Leptonychotes weddelli* Less.) в течение недели или даже более после родов не сходят в воду и не питаются, а существуют за счет жировых запасов. О том, какой большой расход жировых резервов происходит у самок во время родов и молочного кормления, можно судить по тому, что за этот период они теряют до 50 % массы. По А.П.Шустову (1965), толщина подкожного жира у крылатки (*Histiophoca fasciata* Zimm.) на уровне грудной кости с конца марта по июнь уменьшается в среднем с 5,3 до 2,6 см, т.е. более чем в 2 раза. Б.Бергерсен (Bergersen, 1931) установил, что подкожный слой жира у гренландского тюленя изменяется посезонно. У добытых в марте тюленей жировой слой имел толщину у самцов 5,6, у самок 4,5 см, тогда как в мае толщина подкожной жировой клетчатки составила 2,1 и 2,4 см соответственно. В.Н.Боннер (Bonner, 1958) сообщает о том, что секач кижного морского котика длиной 1,8 м имеет массу тела 136,0 кг в начале сезона размножения (ноябрь), к концу сезона (апрель) масса его снижается до 100 кг. Такие резкие колебания массы, бесспорно, не могут не отразиться на плотности и плавучести ластоногих, если при этом учесть, что основные ее потери происходят за счет подкожного жира.

Известно также, что убитые в воде тюлени, за исключением хорошо упитанных, в определенные сезоны года тонут (Смирнов, 1930; Никулин, 1937; Пихарев, 1940; Мараков, 1967, и др.). В основном это происходит в период размножения, спаривания и в особенности после линьки. Причем могут тонуть даже те особи, убитые на воде, которые обладают нейтральной и слабopоложительной плавучестью. Последнее связано с тем, что в предсмертных судорогах животное загнивает и заглатывает воду, которая частично попадает также и в легкие. В результате тюлень приобретает отрицательную плавучесть и постепенно погружается в воду. Подобное явление нам часто приходилось наблюдать при проведении экспериментов на каспийских тюленях разного возраста, пола и упитанности (Мордвинов, 1969 б). П.А.Рудаков (1936) сообщает о том, что во время промысла из 26 тюленей, убитых 4 марта в разводьях, промышленникам с лодок удалось подхватить только 16 особей, остальные утонули. Э.А.Тихомиров (1966а) справедливо указывает, что способ добычи ларги в воде с помощью взрывов, который применяют в США, не может быть рекомендован, поскольку большинство убитых тюленей тонет.

Ластоногие обладают удивительной способностью за короткий промежуток времени интенсивного питания достигать своей прежней и даже большей упитанности. Известно, что как настоящие тюлени, так и ушастые большую часть года обладают положительной плавучестью. Об этом свидетельствуют сообщения многих авторов, наблюдавших спящих на поверхности воды животных, не совершавших при этом никаких поддерживающих движений корпусом, передними и задними ластами (Яковлев, 1875; Allen, 1880; Волошкин, 1889; Millais, 1904; Anthony, 1924; Роганов, 1931; Hamilton, 1939; Нансен, 1939; Никулин, 1940; Бадамшин, 1948, 1966; Крашенинников, 1949; Bartholomev, 1954; Белькович, Яблоков, 1961; Мараков, 1964; Федосеев, 1964; Ficus, Baines, Kajimura, 1965; Мордвинов, 1968; Пастухов, 1969, и др.). Причем позы, принимаемые ластоногими во время сна на поверхности воды, могут быть самые разные. Б.И.Бадамшин (1948) отмечает, что в весенние и летние месяцы каспийский тюлень спит на боку, полусогнувшись, приподняв голову и задние лапы над водой; осенью он спит на брюхе, опустив голову и задние лапы в воду и через каждые 1,5-2 мин высоко поднимает голову над водой, вдыхая и выдыхая воздух. Автору часто приходилось наблюдать за спящими на воде каспийскими тюленями осенью 1967 г. в районе Бороздинных шалыг. Спали они на спине, вытянув передние лапы вдоль тела, задние были несколько приподняты над водой.

С.В.Мараков (1964), наблюдавший за спящими котиками на поверхности моря, указывает что чаще всего они предпочитают лежать на спине, сложив задние и передние ласты в виде дуги над водой (рис.1)¹. Вероятно, тем самым снижается теплоотдача через ласты. Автор на о-ве Тюленьем (Сахалинская обл.) в июле 1966 г. и на Командорских о-вах в 1974-1975 гг. видел спящих на поверхности воды котиков, согнувшихся в воде "запятой", в 20-25 м от берега. В аквариуме Института биологии южных морей АН УССР, где долгое время содержались два самца южного морского котика, часто приходилось наблюдать за спящими на воде животными, при этом не совершавшими никаких поддерживающих движений ластами.

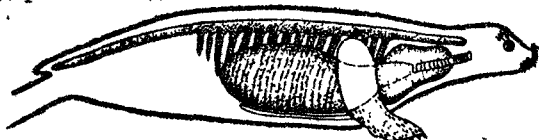


Рис.2. Общий вид воздушного мешка полосатого тюленя, наполненного воздухом (по Слепцову, 1940а)

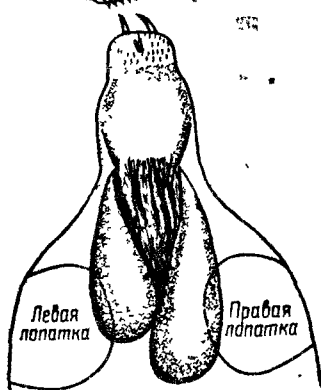


Рис.3. Общий вид выростов пищевода моржа, частично наполненных воздухом (по Слепцову, 1940а)

Помимо перечисленных выше адаптаций, направленных на нейтрализацию действия силы тяжести, некоторые ластоногие обладают и другими оригинальными приспособлениями, предназначенными для этой и других целей. М.М.Слепцов (1940а) нашел у полосатого тюленя воздушный мешок, являющийся производным дыхательных путей, в частности трахеи, и играющий в основном функцию гидростатического аппарата (рис. 2.). Кроме этой функции, он играет роль резервуара,

¹ Рисунки 1, 6-8, 10-14, 16-22, 25-30, 46-51, 54 помещены на вклейке.

из которого тылень черпает воздух, когда находится под водой, а также служит самцам резонатором. Воздух проникает в мешок через отверстие в стенке нижней части трахеи. У самок таких мешков нет, но жировой слой у них в среднем на 1 см больше, чем у самцов.

У самцов моржа (*Odobenus rosmarus* L.) также имеется своеобразное приспособление для уменьшения плотности тела в виде парных воздушных мешков, представляющих собой выпячивание верхнего отдела пищевода (рис.3). Каждый мешок может вместить более 50 л воздуха (Никулин, 1940). С мешками, заполненными воздухом, моржи прекрасно держатся на воде и даже спят. Во время сна животное принимает полувертикальное положение, при этом над поверхностью воды возвышается только вздутая холка. Предполагают (Слепцов, 1940; Brooks, 1954; Ray, 1960; Schevill, Watkins, Ray, 1966), что эти выросты выполняют также функцию эхолокатора, используются как резервуар, из которого морж берет воздух, находясь под водой, с их помощью животные издают звуки для привлечения особей другого пола в период спаривания: согласно М.М.Слепцову (1940а), эти мешки служат хранилищем пищи. У самок подобные выросты меньше по размерам.

Снижение плотности тела у сивуча (*Eumetopias jubatus* Schreb.) достигается за счет наполнения воздухом длинной и объемистой трахеи и легких. Размеры легких у моржа, сивуча, крылатки больше (по отношению к массе тела), чем у морского зайца, котика, акибы (Сokolов А.С., Косыгин, Тихомиров, 1966), что также свидетельствует о способности к увеличению плавучести первых видов.

Интересно, что плотность тела ластоногих зависит от характера пищи. Так, по мнению Н.А.Смирнова (1929) и Э.А.Тихомирова (1966а), у видов, питающихся бентосными организмами, в частности у моржа и морского зайца, плотность тела несколько больше плотности окружающей воды, что обуславливается массивным костным скелетом, сравнительно толстой кожей и относительно небольшой толщиной подкожного жира. У видов, в кормовом рационе которых преобладают пелагические организмы, плотность тела обычно несколько меньше плотности окружающей воды или равна ей.

Следует остановиться на другом интересном явлении, играющем существенную роль в жизни ластоногих, а именно - заглатывании камней и гальки различными представителями данного отряда. Около 100 лет назад Хан (Hahn, 1884), а затем Тернер (Turner, 1887) обратили внимание на то, что в желудках многих ластоногих попадает галька и камни. Галька была найдена у морских львов, морских слонов (*Mirounga leonina* L.) и котиков, у различных видов настоящих

тленей и моржей (Wieland, 1907; Гребницкий, 1912; Суворов, 1912; Matthews, 1929; Бойцов, 1934; Барабаш-Никифоров, 1936; Emery, 1941; Ильина, 1950; Слещов, 1950; Fleming, 1951; Meschkart, 1956; Тимошенко, 1963; Mohr, 1963; Яблоков В.С., Яблоков А.В., 1961; Нестеров, 1964, и др.). Отдельные камни, извлеченные из желудков си-вучей, весили 2 кг; общая масса камней доходит до 16 кг (Огнев, 1935). До сих пор не выяснена окончательно причина заглатывания камней. Одни авторы считают это явление не нормальным (Гребницкий, 1912; Hamilton, 1939, и др.), большинство же других склонно считать его вполне закономерным. Возможно, камни попадают в желудок случайно вместе с проглоченной пищей (Слещов, 1950), однако Е.К. Суворов (1912) утверждает, что заглоченную гальку ему приходилось встречать и у "черненьких" котиков, питавшихся исключительно материнским молоком.

Существует несколько гипотез по поводу заглатывания ластоногими гальки и камней:

1) для размельчения пищи (Turner, 1887; Wilson, 1907; Бойцов, 1934, и др.);

2) в качестве балласта (Суворов, 1912, и др.);

3) для перемалывания паразитических червей, которые в большом количестве содержатся в желудках (Hahn, 1884; Howell, 1930; Бойцов, 1934, и др.);

4) в качестве своего рода жевательной резинки для предохранения мускулатуры желудка от атрофии во время длительного поста, наступающего в период спаривания, а также массивирования язв на стенках желудка (Howell, 1930, и др.);

5) для уменьшения плавучести и облегчения ныряния (Emery, 1941, и др.).

Все эти гипотезы весьма правдоподобны, однако большинство авторов склонно придерживаться первой из них. Во всяком случае, проглоченная галька и камни не могут не влиять на плавучесть животных. В те сезоны, когда ластоногие имеют наивысшую упитанность, а значит и наименьшую плотность тела, проглоченная галька и камни играют положительную роль, приближая плавучесть к нейтральному уровню и способствуя тем самым уменьшению энергетических затрат на ныряние и плавание в толще воды. При нейтральной или отрицательной плавучести (в сезоны минимальной упитанности), проглоченная галька и камни еще больше увеличивают плотность тела, способствуя излишней трате энергии животными. Надо полагать, что в этот период ластоногие или совершенно не заглатывают камни, или после их

использования сразу же отгрызают. На эту их способность указывают многие исследователи (Matthews, 1929; Слещов, 1950; Яблоков В.С., Яблоков А.В., 1961, и др.).

На Каспийском море в осенний и весенний периоды мы измеряли плотность тела каспийских тюленей разного возраста, пола и степени упитанности, а в экспедициях на Белом море и Командорских о-вах - плотность тела трех особей беломорского лисуна и двух особей северного морского котика разных размеров. Измерения плотности тела проводили по общепринятой методике и рассчитывали по формуле

$$\rho_1 = m/W,$$

где m - масса тюленя в воздухе, W - объем вытесненной тюленем воды. Вычисления вели с точностью до 0,01, вполне гарантирующей устойчивость полученных результатов и их относительно слабую зависимость от случайных факторов, влияние которых неизбежно.

В весенний период содержание подкожного жира у каспийских тюленей составляет в среднем 35 % массы тела, а осенний - 69 % (табл.2). По А.С.Соколову (1956, 1958б), подкожный слой жира весной у взрослого ладожского тюленя составляет в среднем 27 % массы тела, в то время как у тюленей осенней добычи - 36 %. К.К.Чапский (1940) отмечает, что у северной нерпы в зимне-весенний период жир в среднем составляет половину общей массы тела. Из табл.2 видно, что плотность тела тюленей в осенний период несколько ниже ($0,99 \text{ г/см}^3$), а у некоторых особей значительно ниже ($0,90 \text{ г/см}^3$) таковой окружающей воды, независимо от пола и возраста. Соответственно и плавучесть каспийских тюленей в это время года положительная и колеблется в пределах $(+0,02)$ - $(+0,10) \text{ г/см}^3$ (плотность воды при солености 5-6‰ равна $1,00 \text{ г/см}^3$). Это и понятно, так как в осенний и зимний периоды тюлени имеют наиболее толстый подкожный слой жира. Весной плотность их тела колеблется в пределах $(1,00 - 1,08) \text{ г/см}^3$, т.е. животные имеют нейтральную и отрицательную плавучесть. На основании полученных значений плотности тела тюленей и соотношений массы хоровины и общей массы тела (в процентах) составлен график (рис.4), из которого видно, что существует прямолинейная зависимость между этими величинами: с увеличением толщины подкожной жировой прослойки плотность тела каспийских тюленей понижается, а плавучесть увеличивается. Некоторый разброс полученных экспериментальных точек на рис.4 можно объяснить неодинаковой заполненностью легких воздухом.

Т а б л и ц а 2. Плотность тела и плавучесть каспийского тюленя

n	L _c		m		Масса хоровины, % m	
	Колебания	М	Колебания	М	Колебания	М
О с е н ь						
4	84,0-90,0	87,4	15,1-24,0	19,0	48,7-59,7	56,1
4	91,0-95,0	92,5	17,3-27,0	23,7	55,2-63,7	58,0
2	96,0-100,0	98,0	25,0-26,0	25,5	48,0-66,0	57,0
2	101,0-105,0	103,0	26,2-29,1	27,6	51,8-58,9	55,3
2	106,0-110,0	108,0	35,0-41,0	38,0	53,4-54,9	54,1
2	111,0-115,0	113,0	32,0-43,0	38,0	61,6-68,5	65,0
3	116,0-120,0	118,5	45,0-55,3	50,1	68,5-69,0	69,0
3	126,0-132,0	129,0	55,1-79,5	65,5	48,9-50,1	49,4
В е с н а						
3	75,0-80,0	77,0	-	12,0	-	43,5
2	81,0-85,0	83,0	10,1-13,0	11,5	32,7-33,5	33,1
3	86,0-90,0	89,0	14,3-20,0	16,9	30,0-43,8	36,8
6	91,0-95,0	92,7	13,3-16,5	15,0	35,0-43,0	41,8
3	96,0-100,0	98,0	16,4-18,5	17,8	44,0-47,0	45,4
2	102,0	-	18,7-20,7	19,7	28,4-38,0	33,2

n	ρ _T		Δ	
	Колебания	М	Колебания	М
О с е н ь				
4	0,94-0,98	0,95	+0,02-(-0,05)	+0,04
4	0,93-0,96	0,95	+0,04-(-0,07)	+0,05
2	0,92-0,98	0,95	+0,02-(-0,08)	+0,05
2	0,95-0,97	0,96	+0,03-(-0,05)	+0,04
2	0,96-0,97	0,96	+0,03-(-0,04)	+0,03
2	0,90-0,91	0,90	+0,09-(-0,10)	+0,10
3	0,89-0,90	0,90	+0,10-(-0,11)	+0,10
3	-	0,98	-	+0,02
В е с н а				
3	-	1,01	-	-0,01
2	-	1,05	-	-0,05
3	1,00-1,06	1,03	0,00-(-0,06)	-0,03
6	1,00-1,04	1,01	0,00-(-0,04)	-0,02
3	1,00-1,01	1,00	0,00-(-0,01)	0,00
2	1,02-1,08	1,05	-0,02-(-0,08)	-0,05

Определение соотношения плотности тела и его длины в весенний период дали следующие результаты:

L _c	ρ _T
Гренландский тюлень	
82,0	1,01
111,0	1,03
120,0	1,02
Северный морской котик	
84,0	1,03
110,0	1,05

при плотности воды 1,02 г/см³. Таким образом, плавучесть гренландского тюленя и северного морского котика нейтральная или слабоотрицательная.

В связи с рассмотрением вопроса о плотности тела и плавучести нектонных и ксеронектонных млекопитающих

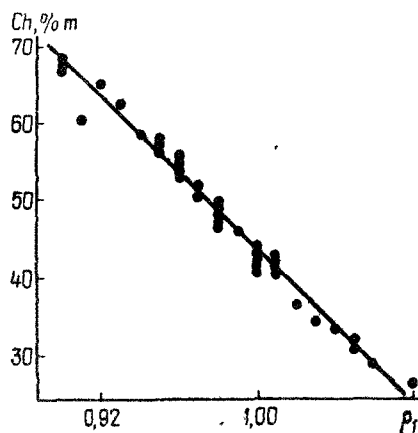


Рис.4. Зависимость плотности тела каспийского тюленя (ρ_f) от содержания хоровины Ch/m , %

определенный интерес представляют наблюдения за актом их дыхания (вдох - выдох) перед погружением и после выныривания. Существуют два противоположных мнения по поводу дыхания некоторых ластоногих при нырянии. Койман (Кооуман, 1973) установил, что морские львы задерживают на вдохе или частичном выдохе (Bartholomev, 1952; Ridgway, 1972), в то время как обыкновенный тюлень, ладожская нерпа, морской слон, тюлень Уэдделла и некоторые другие виды ластоногих погружаются на выдохе (Scholander, 1940; Jockley, 1955; Walker и др., 1964; Andersen, 1966; Ridgway, 1972; Галанцев, 1977, и др.). В наших экспериментах по длительности пребывания под водой каспийских тюленей разного возраста и пола (Мордвинов, 1969б) отмечено, что животные чаще всего ныряют, предварительно выдохнув часть воздуха из легких, однако отмечены случаи ныряния и на вдохе. Во время пребывания под водой тюлени периодически выдыхали какую-то часть воздуха; первую порцию, как правило, через 1,5-2 мин после погружения, причем количество этого воздуха сравнительно мало, последующие порции несколько больше по объему, а перед всплытием животного на поверхность они опять уменьшаются. Периодическое "стравливание" какой-то части воздуха из легких во время пребывания под водой других видов ластоногих отмечалось Р.Дж.Харрисоном и И.Д.В.Томлинсоном (Harrison, Tomlinson, 1963, 1964), В.П.Галанцевым (1965) и др. Частичный выдох при погружении под воду нередко совершают и такие подводные млекопитающие, как выхухоль, ондатра, нутрия, норка, выдра (Галанцев, 1965). Это полностью подтверждается нашими наблюдениями при проведении экспериментов в гидросканале по кинематике и гидродинамике плавания названных животных. Весьма вероятно, что "стравливая" частично воздух из легких, животное регулирует свою плавучесть, уменьшая ее, а это в свою очередь приводит к экономии энергетических затрат на погружение. П.Ф.Шоландер (Scholander, 1940) предполагает, что выдыхаемый перед погружением воздух предохраня-

ет животное от газовой эмболии. Необходимо отметить, что дыхательный объем легких у большинства ныряющих млекопитающих заметно больше, чем у наземных видов. Опытным путем установлено (Кооуман, 1973), что кольчатая нерпа (*Phoca vitulina*), серый тюлень (*Halichoerus grypus*), морской слон (*Mirounga angustirostris*) и другие виды ластоногих используют при погружении лишь 20–60 % полной емкости легких. Вероятно, степень заполненности легких воздухом зависит от глубины погружения, а также от времени года, поскольку упитанность ластоногих, а следовательно, плотность и плавучесть их тела, подвержены резким сезонным колебаниям. Соответственно в те сезоны, когда плавучесть наименьшая, животные перед нырянием максимально заполняют легкие воздухом и наоборот. Отмечено (Кооуман, Schroeder, 1971), что при интенсивной вентиляции легких перед нырянием длительность пребывания тюленей под водой возростала.

1.4. Плотность тела и плавучесть водоплавающих птиц

В отличие от водных и полуводных млекопитающих, которые в процессе перехода к обитанию в водной среде приобретали приспособления, уменьшающие плотность тела и увеличивающие плавучесть, эволюция водоплавающих птиц шла по пути утяжеления тела и снижения плавучести. Это достигалось прежде всего за счет уменьшения пневматичности костей скелета, которая не одинакова у разных видов и зависит от летных качеств и степени связи птиц с водной средой. Чем эта связь сильнее, тем пневматичность костей меньше. Так, кости скелета пингвинов полностью лишены пневматичности (Суддировская, 1962; Познанин, 1979, и др.), несколько более пневматичны кости гагар, поганок, бакланов, чаек, пастушков и других видов (Дементьев, 1940; Casler, 1973, и др.). Т.Л.Бородулина (1963) установила, что у не ныряющих или слабо ныряющих птиц (*Larus*, *Anser* и др.) костный мозг в бедренной кости составляет 71,0–75,5 % ее объема, в то время как у ныряющих (*Podiceps*) – 49,3–51,2 %, а у болотного луня (*Circus aeruginosus* L.) костного мозга в бедренной кости нет совсем и она заполнена воздухом. Плотность костного мозга близка 1, а плотность костной ткани в 2 и более раз выше, отсюда средняя плотность бедренной кости поганок составляет 1,5, а у болотного луня – только 0,4 г/см³. Таким образом, плотность тела птиц по мере совершенствования ныряния и приспособления к длительному пребыванию на глубине увеличивается, приближаясь к таковой окружающей воды (но всегда меньше ее), что способствует снижению энергетических затрат при погружении и плавании.

Летные качества и плавучесть птиц находятся в тесной связи со специальными приспособлениями — воздушными мешками, принадлежащими к двум системам — носоглоточной и легочной. Устройство и размеры воздушных мешков у птиц разных систематических и экологических групп весьма различны. Регулируя степень наполнения воздушных мешков, птица может изменять плотность тела и перемещать центр тяжести, а это имеет важное адаптивное значение при маневрировании в водной среде. К тому же, заполненные воздушные мешки ослабляют удар о воду птиц (*Sulidae*, *Sternidae* и др.), бросающихся с лета за добычей. ныряющие виды характеризуются очень объемистыми воздушными мешками. Например, воздушные мешки у *Alcidae* в 2 раза больше, чем у *Laridae*, почти такие же по объему мешки у *Gaviidae*. Общий объем воздушных мешков у птиц в пределах отряда *Alcidae* возрастает в ряду *Serphus* — *Alca* — *Uria lomvia* — *U. aalge* т.е. по мере увеличения глубины и длительности ныряния (Кайтановский, 1951). Надо полагать, что птицы при нырянии лишь частично заполняют воздухом эти емкости и легкие, в противном случае тело должно приобретать большую дополнительную плавучесть, что влечет за собой излишнюю трату энергии на занырявание. Часть воздуха птица, находясь под водой, может "стравливать". Периодическое "стравливание" небольших порций воздуха из легких у *Eudytes chrysolophus*, *Podiceps cristatus*, *Uria lomvia*, *Phalacrocorax urile* и других видов при плавании под водой автору приходилось наблюдать при проведении опытов с этими видами в био-гидродинамическом канале. Поганки, погружаясь под воду, выпускают пузыри воздуха из клоаки, лысуха, ныряя, приподнимает крылья и выпускает имеющиеся под ними пузырьки воздуха (Дементьев, 1940).

На гидростатику птиц значительное влияние оказывает воздушная прослойка, заключенная в первом покрове. У разных видов птиц объем этого воздуха различен, как, впрочем, и у особей одного вида. В первую очередь это зависит от возраста птицы (общей площади поверхности тела) и состояния первого покрова.

В подводном положении в зависимости от глубины, длительности и скорости плавания под давлением воды из первого покрова выжимается какая-то часть воздуха. Птица способна также произвольно выжимать воздух, содержащийся под перьями. В экспериментах по гидродинамике с кайрой, поганками, бакланами и пингвинами часто приходилось видеть пузырьки воздуха, выходящие из первого покрова птиц при плавании под водой. Количество выжимаемого воздуха увеличивается с ростом скорости движения и при совершении маневров. На плавучесть влияет также наполненность желудка пищей. Так, на Командорских о-вах и на Черном море мы часто наблюдали, как бакланы не мог-

ли оторваться от воды и взлететь, так как их желудки были до предела заполнены рыбой; птицы глубоко сидели на воде. Некоторое увеличение плотности тела и, соответственно, уменьшение плавучести у бакланов в этом случае происходит за счет большой разницы в плотности тела потребленной рыбы (масса съеденной птицей рыбы может составлять до 20 % и более собственной массы тела) и плотности тела птицы. Плотность тела у пелагических видов рыб равна или близка 1, а плотность тела у баклана значительно меньше - 0,82-0,84.

Плотность тела птиц колеблется в больших и даже очень больших пределах. Особенно это касается видов, совершающих длительные и дальние миграции. Масса их тела увеличивается перед миграцией на 50-100% первоначальной за счет жиракопления (Clark, 1979, и др.). Такие колебания массы тела птиц не могут не сказаться на результатах опытов по определению их плотности тела и плавучести. Этим в основном объясняется довольно значительный разброс экспериментальных данных для одного и того же вида. Так, по Ю.М.Кафтановскому (1951), плотность тела большой поганки составляет 0,73 г/см³, по Т.Л.Бородулиной (1963) - 0,82, по Н.А.Гладкову (1937) - 0,846, а для малой поганки - 1,148 г/см³, т.е. малая поганка обладает отрицательной плавучестью, что вряд ли может быть. По нашим определениям, плотность тела чомги колеблется от 0,81 до 0,82, а малой поганки - 0,80 - 0,81 г/см³.

Автором измерена плотность тела и плавучесть 20 видов птиц, в разной степени связанных с водной средой. Плотность тела каждой особи определяли дважды - с заключенной под пером воздушной прослойкой и без нее (табл.3). Методика измерений та же, что и при определении плотности тела нектоксеронных млекопитающих. Обращает на себя внимание довольно большие различия в плотности тела и плавучести у всех исследованных птиц при наличии воздушной подушки в перьевом покрове, причем объем этого воздуха был у каждого вида разным. Птицы, ведущие так называемый надводный образ жизни, плавающие по поверхности воды и не способные нырять, имеют резко положительную плавучесть как с воздухом в перьевом покрове ((+0,47)-(+0,39) г/см³), так и без воздуха ((+0,45)-(+0,37) г/см³), в то время как виды, хорошо ныряющие и плавающие в толще воды, обладают сравнительно низкой плавучестью: с воздухом в перьевом покрове - (+0,31)-(+0,06), без воздуха - (+0,27)-(+0,03). Эти данные полностью подтверждают выводы, сделанные Н.А.Гладковым (1937) и Ю.М.Кафтановским (1951): плотность тела возрастает по мере перехода птиц от плавания по поверхности воды к нырянию. Самой высокой плавучестью, как видно из табл.3, обладают представители отряда трубконосых, самой низкой -

Т а б л и ц а 3. Плотность тела и плавучесть водоплавающих птиц

В и д	L		L' с воздухом в первом покрове		A	A ₂ без воздуха в первом покрове		Δ ₁	Средний объем воздуха под перьями покровом, см ³	
	Колебания		Колебания			Колебания				
	М	М	М	М	М	М	М			
Большой буревестник (<i>Procellaria gravis</i>)	4	46,5-49,5	48,0	0,55-0,56	0,55	+0,47	0,57-0,59	0,58	+0,44	100,0
Малая качурка (<i>Hydrobates pelagicus</i>)	I	13,8	-	0,56	-	+0,46	0,58	-	+0,44	10,0
Качурка Вильсона (<i>Oceanites oceanicus</i>)	2	13,8-14,2	14,0	0,55-0,56	0,56	+0,46	0,56-0,58	0,57	+0,45	15,0
Обыкновенный буревестник (<i>Puffinus puffinus</i>)	I	55,0	-	0,57	-	+0,45	0,59	-	+0,43	50,0
Черноголовая чайка (<i>Larus melanoccephalus</i>)	2	37,0-38,5	37,7	0,57-0,58	0,57	+0,45	0,58-0,60	0,59	+0,43	40,0
Канский голубок (<i>Uartion carense</i>)	3	41,0-44,0	42,0	0,57-0,58	0,58	+0,44	0,59-0,63	0,61	+0,41	80,0
Чернобровый альбатрос (<i>Diomedea melanophris</i>)	5	84,0-92,0	88,0	0,59-0,60	0,59	+0,43	0,60-0,62	0,61	+0,41	400,0
Глушун (<i>Fulmarus glacialis</i>)	I	42,0	-	0,59	-	+0,43	0,61	-	+0,41	70,0
Южный буревестник (<i>Macronectes giganteus</i>)	5	51,0-57,0	55,0	0,59-0,60	0,60	+0,42	0,62-0,65	0,63	+0,39	120,0

ШИЛОХВОСТЬ (<i>Araas acuta</i>)	I	5I,0	-	0,63	-	+0,39	0,65	-	+0,37	80,0
Обиновенная гага (<i>Somateria mollissima</i>)	I	63,0	-	0,7I	-	+0,3I	0,75	-	+0,27	100,0
Ипелга (<i>Fratercula corniculata</i>)	4	32,5-34,0	33,0	0,72-0,74	0,73	+0,29	0,77-0,78	0,78	+0,24	35,0
Толстокишная чайра (<i>Uria lomvia</i>)	4	48,0-52,0	50,0	0,74-0,76	0,75	+0,27	0,79-0,8I	0,80	+0,22	80,0
Малая поганка (<i>Podiceps ruficollis</i>)	5	36,0-38,5	37,5	0,80-0,8I	0,80	+0,2I	0,83-0,85	0,84	+0,17	30,0
Чернозобая гагара (<i>Gavia arctica</i>)	I	8I,0	-	0,80	-	+0,22	0,86	-	+0,16	210,0
Чомга (<i>Podiceps cristatus</i>)	2	57,5-58,0	57,5	0,8I-0,82	0,82	+0,19	0,84-0,85	0,85	+0,16	60,0
Красноликий баклан (<i>Phalacrocorax urile</i>)	2	60,0-6I,0	60,5	0,82-0,83	0,83	+0,18	0,86-0,87	0,86	+0,15	95,0
Кергеленский баклан (<i>Phalacrocorax urile</i> - <i>corvus</i>)	3	65,0-69,0	68,0	0,83-0,84	0,84	+0,18	0,88-0,9I	0,89	+0,13	120,0
Берингийский баклан (<i>Phalacrocorax pelagicus</i>)	3	70,0-72,0	7I,0	0,83-0,84	0,84	+0,17	0,88-0,9I	0,89	+0,12	130,0
Золотовологий пингвин (<i>Sudyptes chilensis</i>)	2	5I,0-52,0	5I,5	0,95-0,96	0,96	+0,06	0,98-1,0I	0,99	+0,03	180,0

поганки, бакланы и пингвины — неутомимые пловцы толщи воды.

В заключение отметим, что приведенные количественные данные по плотности тела и плавучести околоводных и полуводных млекопитающих и птиц говорят о разной степени гидростатической приспособленности отдельных видов к жизни в водной среде, что сказывается на работе их локомоторных органов, гидродинамических качествах и в целом на экономичности процесса плавания. Решающее влияние на гидростатику оказывают присутствие воздушной прослойки в поддержке млекопитающих и в перьевом покрове птиц, степень заполненности легких и воздушных мешков воздухом, а также упитанность.

1.5. Пассивные приспособления гидродинамического действия

Среди чрезвычайно большого разнообразия видов вторичноводных позвоночных находим такие, тело которых в момент прямолинейного поступательного движения в толще воды вдоль своей продольной оси способно создавать заглубляющую или выталкивающую силу, выполняя при этом функцию несущей плоскости и нейтрализуя действие сил остаточной массы, что в конечном итоге приводит к экономии энергии на плавание. В большинстве случаев подобная форма тела свойственна видам, глубоко специализированным к жизни в водной среде. Среди рептилий обладателями такой формы тела являются черепахи. У сухопутных черепах панцирь выполняет единственную функцию — защитную, в то время как у болотных и особенно у морских он выполняет и гидродинамическую функцию. Уплощенный с вентральной стороны и выпуклый с дорсальной, панцирь черепахи при плавании в воде неизбежно создает поддерживающую силу. Наибольшее развитие с точки зрения гидродинамики получил панцирь морских нектонных видов родов *Chelonia*, *Caretta*, *Eretmochelys*. Это убедительно было показано экспериментами, проведенными с моделями черепах по выявлению величины подъемной силы, создаваемой корпусом при буксировке со скоростями, свойственными этим животным в естественных условиях (Алеев, 1966).

У околоводных и полуводных млекопитающих корпус также способен выполнять функцию несущей плоскости, однако у большинства видов тело симметрично в дорсовентральном и латеральном направлениях и в большинстве своем настолько динамично, что даже малейшее изменение угла атаки за счет поворота головы и шеи в ту или иную сторону или изгибании самого корпуса приводит к созданию подъемной или заглубляющей силы. Ю.Г.Алеев (1963а, 1966) показал, что у некоторых нектонных животных корпус выполняет функцию несущей плоскости, не имея при этом дорсовентральной асимметрии тела, если при плавании угол атаки $\alpha \neq 0$. Причем это имеет место даже тогда, когда отношение

наибольшей высоты тела к его наибольшей ширине больше 1. У подавляющего большинства водных млекопитающих ширина тела превосходит высоту, а это свидетельствует о его способности при прямолинейном плавании с некоторым положительным углом атаки создавать подъемную силу.

Все сказанное выше относится к ныряющим и плавающим в толще воды птицам, но не ко всем видам в равной мере. У большинства водоплавающих птиц тело сжато в дорсовентральном направлении и ширина его больше высоты. Такое строение корпуса стабилизирует положение птицы при плавании как на поверхности воды, так и в ее толще. У пастушковых тело, наоборот, сильно сжато в латеральном направлении, что связано с их жизнью в густых зарослях растений, в то же время у лысухи тело не в такой степени сжато с боков и в сечении приближается к округлому, так как большую часть времени она проводит на воде (Бородулина, 1964).

Показано (Алеев, 1963а, 1965а, 1966; Зуев, 1965; Чепурнов, 1965; Мордвинов, 1969а, и др.), что тело некоторых нектонных животных при движении в направлении своей продольной оси выполняет роль несущей плоскости, поскольку дорсальный профиль их более выпуклый, чем вентральный. С целью выявления функции тела в качестве несущей плоскости в момент прямолинейного поступательного движения в толще воды мы исследовали форму тела двух представителей семейства настоящих тюленей: гренландского и каспийского тюленей разных возрастных групп. Исследования проводили на только что убитых тюленях, еще не успевших окоченеть. Учитывая, что под действием собственной массы происходит некоторая деформация тела животного, промеры делали при двух положениях. Сначала тюленя клали животом на ровную поверхность и измеряли высоту тела через определенные интервалы по всей его длине. Затем те же замеры делали в положении животного лежа на спине. Расстояния между замерами высоты составляли 5 см на голове и 10 см на туловище. На миллиметровой бумаге в определенном масштабе вычерчивали полученные профили вертикальной проекции тела. Средняя из определяемых величин отражает истинную кривизну профиля тела. Для проверки достоверности полученных результатов некоторых особей измеряли и в воде, на плаву. В этом случае тело не деформировалось. Результаты измерений в первом и во втором случаях практически полностью совпадали.

Из аэродинамики известно (Мартинов, 1958, и др.), что характер и величина подъемной силы зависят от кривизны профиля движущегося тела и могут быть определены по следующему уравнению: $\bar{F} = f_1 / L_c \cdot 100$, где f_1 - расстояние от продольной оси тела до средней линии профиля, см; L_c - эффективная длина тела тюленя, см.

Продольная вертикальная проекция корпуса двух исследованных видов настоящих тюленей имеет сходство с профилем крыла некоторых авиационных конструкций, обладающих большой подъемной силой, в частности с профилем крыла самолетов серии "В" ЦАГИ¹, и отличаются от последнего лишь величиной относительного удлинения тела (рис.5), которую находят по формуле, применяемой в аэродинамике для определения относительного удлинения крыла самолета: $\lambda = l^2/S'$, где l - длина размаха крыла, см (в нашем случае наибольшая ширина тела), S' - площадь размаха крыла, см² (в нашем случае площадь продольной горизонтальной проекции тела, определяемая путем ее вычерчивания на миллиметровой бумаге в определенном масштабе).

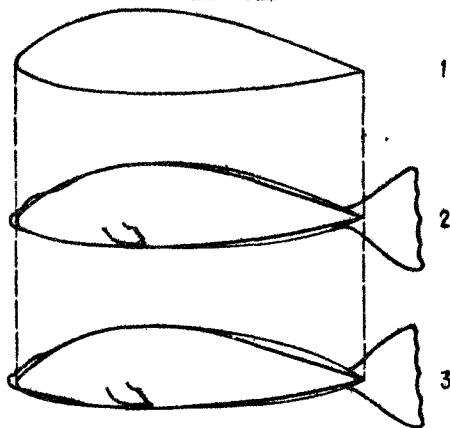


Рис.5. Профиль крыла самолета серии "В" ЦАГИ (1) (по Мартинову, 1958) и продольные вертикальные проекции тела гренландского тюленя длиной 79,0 см (2) и каспийского тюленя длиной 82,0 см (3). На проекции тела тюленей нанесен профиль крыла самолета

Даже при весьма низких значениях относительного удлинения крыла, в частности при $\lambda = 1/30$, уже возникает подъемная сила определенной величины (Караfoли, 1956; Мартинов, 1958, и др.). По мере увеличения относительного удлинения крыла и вогнутости (кривизны) профиля тела подъемная сила существенно возрастает. Зная величину относительного удлинения корпуса животного, можно с некоторой степенью точности судить о величине подъемной силы, создаваемой им.

¹ Центральный авиационный гражданский институт.

Т а б л и ц а 4. Изменения показателей, определяющих подъемную силу тела тлленей при плавании, с возрастом

n	L _c		f ₁	λ	H	I	H/I
	Колебания	M					
Каспийский тллень (<i>Pusa caspica</i>)							
11	75,0-85,0	79,0	2,2	0,43	22,1	25,2	0,87
8	86,0-90,0	88,0	2,2	0,43	22,7	25,2	0,90
13	91,0-95,0	93,5	2,1	0,44	23,0	26,8	0,88
12	96,0-100,0	97,5	2,1	0,43	23,0	26,1	0,88
4	101,0-105,0	103,0	2,0	0,44	23,3	26,9	0,86
5	106,0-110,0	108,0	2,1	0,43	24,9	27,7	0,89
7	111,0-115,0	112,0	2,0	0,44	24,0	27,2	0,88
9	116,0-120,0	118,0	1,9	0,43	23,2	26,4	0,87
14	121,0-125,0	123,0	1,9	0,45	24,3	27,8	0,87
15	126,0-130,0	128,0	2,0	0,44	23,0	27,0	0,85
3	131,0-135,0	133,0	1,9	0,45	22,9	27,1	0,84
Гренландский тллень (<i>Pagophoca groenlandica</i>)							
4	71,0-80,0	76,5	2,8	0,46	25,0	30,2	0,82
6	81,0-90,0	87,0	2,8	0,46	26,5	32,4	0,84
7	101,0-110,0	107,0	2,7	0,47	26,6	31,0	0,86
5	111,0-120,0	115,0	2,5	0,47	24,5	29,8	0,83
8	161,0-170,0	166,0	2,3	0,48	23,8	26,8	0,86
3	171,0-180,0	175,0	2,4	0,48	22,9	26,7	0,86

Судя по нашим данным (табл.4), относительное удлинение корпуса гренландского и каспийского тлленей с возрастом увеличивается и достигает 0,46-0,48 и 0,43-0,45 см соответственно, т.е. значительно превосходит то минимальное значение $\lambda = 1/30$, при котором еще имеет место подъемная сила. Этот показатель отражает функцию корпуса как несущей плоскости лишь при определенных значениях показателя кривизны профиля тела f_1 . В онтогенезе у исследованных видов настоящих тлленей вертикальная кривизна тела несколько уменьшается, в то время как наибольшее относительное удлинение увеличивается (см. табл.4). Таким образом, судя по значениям относительного удлинения тела этих видов настоящих тлленей, факт создания корпусом подъемной силы можно считать теоретически доказанным.

Еще одним фактом, свидетельствующим о том, что тело изучаемых ластоногих в момент поступательного движения функционирует как несущая плоскость, является несколько большая ширина их тела по сравнению с высотой (табл.4), а также более уплощенная вентральная поверхность по сравнению с дорсальной. Такое строение тела позволяет настоящим тлленям успешно передвигаться по твердому субстрату иногда с довольно значительными скоростями.

Величина подъемной силы, создаваемой корпусом животного, зависит от ряда причин, одна из которых - скорость поступательного дви-

жения. С увеличением размеров тюленей и доступных им скоростей возрастает и подъемная сила. Наблюдения за плаванием каспийских тюленей в экспедициях на Каспийское море и в аквариуме Грузинской научно-исследовательской рыбохозяйственной станции (г. Батуми), двух особей гренландского тюленя в биогидродинамическом канале ИнБЮМ АН УССР (г. Севастополь), а также серых тюленей в Калининградском зоопарке, свидетельствуют о том, что эти животные способны регулировать подъемную силу, создаваемую корпусом, путем изгибания тела и особенно шеи, подвижной в дорсовентральном направлении. Для создания большой подъемной силы тюлени при поступательном движении изменяют угол атаки корпуса (угол атаки становится положительным). Угол между направлением поворота головы с изгибом шеи и направлением движения зверя может достигать до $120-150^{\circ}$ и более. Такая форма тела рассмотренных видов настоящих тюленей при движении обуславливает постоянное возникновение некоторой подъемной силы, поддерживающей животное во взвешенном состоянии. В зависимости от скорости движения, а также от степени плавучести, которая изменяется по сезонам с изменением толщины подкожного слоя жира и под действием других факторов, эта создаваемая телом подъемная сила может оказаться или достаточной, или недостаточной для поддержания тюленя во взвешенном состоянии. В последнем случае, который имеет место при резко отрицательной плавучести, создается дополнительная подъемная сила передними лапами путем расположения их под некоторым положительным углом атаки ($5-10^{\circ}$). Следует, однако, заметить, что на отведение передних лап от тела, постановку и удержание их в определенном положении тратится некоторое количество энергии, в то время как на создание подъемной силы только за счет изгиба и формы тела практически не требуется дополнительных энергетических затрат. Именно поэтому в ходе эволюции основным способом создания подъемных вертикальных сил у настоящих тюленей стало превращение корпуса в несущую плоскость, а лапам была отведена подчиненная роль.

Создание корпусом настоящих тюленей подъемной силы в момент прямолинейного плавания вдоль продольной оси тела было доказано экспериментально при изучении движения в воде модели гренландского тюленя. Образцом для изготовления модели послужил тюлень, убитый на Белом море зимой 1965 г. Деревянная модель представляла собой копию оригинала (рис. 6). Абсолютная длина модели и оригинала составляла 1,00 м, вертикальная кривизна корпуса — 1,9. Поскольку выяснили роль самого тела тюленя в создании подъемной или заглубляющей силы, передние и задние лапы на модели сделаны не были. Путем отрузки модели придали слегка положительную плавучесть. По нашим мно-

гочисленным наблюдениям за плавающими тленими и по литературным данным (Mansfield, 1958; Scheffer, 1958; Ray, 1963, и др.), тлени большую часть времени плавают под водой и на ее поверхности, находясь в положении спиной вниз. Поэтому модель испытывали в таком же положении.

При испытании пользовались установкой, сконструированной Ю.Г.Алеевым (1963а), которая позволяет фотографировать процесс движения модели в воде. Модель буксировали небольшим мелкосидящим судном с осадкой 90 см. На правом борту судна, ниже ватерлинии, укрепляли специальную раму, к которой с помощью шарнирных устройств крепили свободные концы латунных стержней, вделанных в правый бок модели. Латунные стержни крепили к раме на глубине 0,3 м. При любом положении поддерживающих стержней продольная ось модели оставалась параллельной направлению движения судна, а соответственно и прикрепленной к судну раме. На очень малой скорости (0,3 м/с) судно проходило правым бортом к нулевой отметке метражного шнура, натянутого с помощью якорных буев на поверхности воды. В это время модель находилась на поверхности, поскольку при такой низкой скорости движения еще не создается необходимая для погружения гидродинамическая заглубляющая сила. Когда передняя точка модели достигала нулевой отметки метражного шнура, судно начинало увеличивать скорость, и при прохождении моделью 15-го метра метражного шнура скорость судна достигала 2,4 м/с. С увеличением скорости судна, под действием возникающей гидродинамической заглубляющей силы, так как модель была обращена дорсальной стороной вниз, она начинала погружаться и, уже пройдя 18-й м пути, оказывалась полностью, насколько позволяли стержни, погруженной (рис.7). При скорости движения судна 2,4 м/с, создаваемая моделью гидродинамическая заглубляющая сила была равна ее положительной плавучести и составляла 0,2-0,3 кг. При скорости буксировки 0,3 м/с, модель благодаря положительной плавучести снова всплывала. Вероятно, при испытании модели со слегка отрицательной плавучестью и при положении дорсальной более выпуклой стороной вверх, создается подъемная сила и большая выпуклость дорсальной стороны тела настоящих тленей по сравнению с вентральной способствует созданию подъемной силы при движении вдоль своей продольной оси в случае плавания животного животом вниз, и заглубляющей в случае плавания спиной вниз. Такое строение тела также способствует возникновению некоторого корпусного момента (M_0), вращающего тело тлени головой вниз. Существование этого корпусного момента у акул в свое время было доказано И.И. Мальгаузенем (1916), а у рыб и некоторых китообразных Ю.Г.Алеевым (1963а, 1965а).

И.И.Шмальгаузен считал, что смысл чрезмерного расширения передней части тела акулы по сравнению с задней заключается в том, чтобы противостоять вращению тела вокруг своей поперечной оси головой вниз, вызываемому асимметричным расположением сил сопротивления движению вперед относительно центра тяжести: центр тяжести расположен дорсальной точки приложения равнодействующей силы лобового сопротивления. Тенденция к повороту корпуса у акул обусловлена, по Ю.Г.Алееву (1963а), не только этим фактором, но и асимметрией продольной вертикальной проекции корпуса относительно средней оси этой проекции: вентральный край проекции более прямой, в то время как дорсальный более выпуклый, что уже само по себе не может не создавать тенденции к повороту вниз головой. Все это в равной степени относится и к тюленям. Передняя часть тела тюленей шире задней и наибольшая ширина находится за передними лапами, т.е. расстояние от конца носа до места максимальной ширины тела равно 45-48 % абсолютной длины зверя. Существование же продольной вертикальной асимметрии уже рассмотрено выше.

Очевидно, для удержания тела в определенном положении в момент движения вдоль продольной оси тюленю необходимо создать некоторый момент, противоположный по направлению к корпусному, постоянно приподнимающий передний конец тела, иначе говоря, момент, вращающий тело головой вверх и уравнивающий тем самым действие корпусного момента (M_0). Такой момент создается у животного или за счет расположения передних ластов в стороны от тела под некоторым положительным углом атаки к направлению движения, или активным их использованием, т.е. лапы "подрабатывают" под себя - отводятся в стороны, затем вниз и по направлению к телу. Чаще всего для создания положительного угла атаки используется хорошо подвижная шея животного. Тюлень несколько приподнимает голову, тело при этом располагается под некоторым положительным углом атаки к направлению движения, ликвидируя действие вредного корпусного момента. Обычно для ликвидации корпусного момента животное применяет оба способа одновременно. Помимо перечисленных способов ликвидации корпусного момента, имеется еще один, с успехом применяемый животным. Он состоит в работе задних ластов в определенном режиме. При совершении плавательных движений задними лапами, в момент работы стопы, ласт принимает слегка наклонное положение, при этом нижний край его несколько опережает верхний, неизбежно создавая определенную заглубляющую силу, т.е. силу, направленную в сторону вентральной части корпуса, далее в таком же режиме работает и другой задний ласт. Воз-

никакая при этом сила равна по величине и противоположна по направлению вредному корпусному моменту (рис.8). В данном случае тюлень не стремится перевернуться головой вниз, однако при поступательном движении будет слегка погружаться. Если же сила, создаваемая работой задних ластов в таком режиме, будет больше вредного корпусного момента, то тело займет позицию под некоторым положительным углом атаки к направлению движения и будет стремиться всплыть на поверхность.

В свое время Ф.Е.Шульце (Schulze, 1894), а затем Ф.Альборн (Albörn, 1895) обратили внимание на то, что при латеральных движениях хвостового плавника рыбы вследствие гибкости плавниковых лучей дистальные их части несколько отстают от проксимальных. По этой причине каждая лопасть хвостового плавника при латеральных движениях создает некоторую вертикальную силу: нижняя лопасть — направленную вверх, верхняя — направленную вниз. В случае симметричности хвостового плавника, когда обе части лопасти равны, образовавшиеся вертикальные силы взаимно уничтожают друг друга. При гетероцеркальном плавнике, как у акул и осетровых, верхняя лопасть включает в себя более упругую основу, представленную осевым скелетом, и упомянутые силы уже не могут взаимно уравновешиваться. Более гибкая нижняя лопасть при латеральных движениях несколько отстает от верхней, в результате хвостовой плавник располагается наклонно и создается вертикальная сила, направленная вверх и приподнимающая задний конец тела рыбы.

Исследования формы заднего лапа гренландского и каспийского тюленей показали, что нижний край лопасти лапа менее гибкий, его основу составляют три толстые фаланговые кости. Верхний край более эластичный, так как пятый палец конечности состоит из четырех более тонких костей. Замечено, что как у каспийского тюленя, так и гренландского форма заднего лапа в онтогенезе существенно изменяется. Если у новорожденного тюленя длина верхнего (α) и нижнего (β) краев лапа отличается незначительно, то у взрослых форм асимметрия в строении заднего лапа очевидна: нижний край превосходит по длине верхний (рис.9; табл.5). Наблюдая за плавающими каспийскими тюленями и анализируя полученные кинограммы, можно проследить за работой каждого отдельно взятого заднего лапа. В момент приведения лапа к телу, т.е. при работе стопы, менее гибкий нижний его край несколько опережает более гибкий верхний, в результате во время локомоторных движений лап становится наклонно, под углом к медиальной плоскости тела, вследствие чего он неизбежно должен созда-

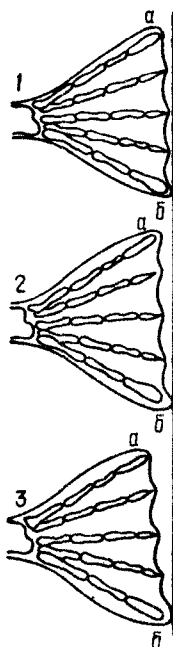


Рис. 9. Изменение длины верхнего (а) и нижнего (б) краев заднего лапа кашейского тюленя с возрастом при длине тела (см): 1 - 71,0; 2 - 112,0; 3 - 135,0

Т а б л и ц а 5. Изменение относительной длины верхнего (а) и нижнего (б) краев заднего лапа в онтогенезе у настоящих тюленей

L_c	$a, \% L_c$	$b, \% L_c$	b/a
Кашейский тюлень (<i>Phoca caspica</i>)			
80,0	20,7	22,4	1,08
88,0	20,6	22,0	1,07
94,0	20,2	21,8	1,07
98,5	20,1	22,0	1,09
103,0	19,8	21,7	1,10
108,0	19,5	21,8	1,11
112,5	19,5	21,9	1,12
118,5	19,1	21,8	1,14
124,0	18,6	21,4	1,15
128,0	17,4	20,4	1,17
133,0	16,5	19,5	1,18
Гренландский тюлень (<i>Phogorhosa groenlandica</i>)			
75,0	19,1	20,8	1,09
79,5	19,0	20,7	1,09
87,0	19,1	20,8	1,09
90,0	19,0	20,9	1,10
105,0	19,1	20,9	1,10
110,0	18,8	21,0	1,12
119,0	18,1	20,6	1,14
166,0	17,8	20,4	1,15
172,0	17,6	20,2	1,15
178,0	17,4	20,3	1,17

вать определенную заглубляющую силу, направленную в сторону живота, иначе силу, противоположную по направлению той, которая продуцируется в случае работы гетероцеркального плавника акулы и осетра. Когда тюлень плавает спиной вниз, при аналогичной работе задними лапами, создается сила, стремящаяся приподнять заднюю часть тела животного. Однако следует заметить, что если у примитивных рыб с гетероцеркальным хвостовым плавником подъемная сила возникает чисто механически, то у настоящих тюленей заглубляющая или подъемная сила создается активным управлением животным режимом работы задних лап. Этот режим может меняться в зависимости от способа плавания (на спине, на брюхе или на боку) и момента плавания (ныряния, выныривания, движе-

ния по прямой и т.д.). Другими словами, вероятно, тюлень работает задними лапами в режиме, наиболее выгодном в данный момент. Передние конечности, также, как и сам корпус настоящих тюленей, выполняет не только роль несущих плоскостей, но и множество других не менее важных отпавлений, необходимых для пребывания их как в водной среде, так и на твердом субстрате.

Из изложенного следует, что подъемная сила, возникающая за счет несколько большей выпуклости дорсальной стороны тела по сравнению с вентральной, а также за счет постановки передних лап под определенным углом к направлению движения вдоль продольной оси тела, нейтрализует действие остаточной массы в те периоды, когда тюлени обладают отрицательной плавучестью.

1.6. Активные приспособления гидродинамического действия

Нектоксеронные и ксеронектонные животные для поддержания тела во взвешенном состоянии на поверхности воды и в ее толще (при наличии или отсутствии поступательного движения) имеют активные приспособления гидродинамического действия. У всех водоплавающих птиц приспособления такого типа отсутствуют, поскольку, как было показано выше, плотность их тела всегда меньше плотности воды и они, обладая положительной плавучестью, должны тратить дополнительную энергию на преодоление излишней плавучести при заноривании и плавании в толще воды, постоянно создавая корпусом и движителем заглубляющую силу. При проведении экспериментов с норкой, водяной полевкой, ондатрой, нутрией, бобрим часто приходилось наблюдать, как животные совершали поддерживающие движения, чтобы оставаться на плаву, когда подшерсток их полностью намокал и они приобретали слегка отрицательную плавучесть. Чаще всего поддерживающие силы создаются работой передних или задних конечностей или одновременным их действием, а также колебаниями хвоста. Изменяя режим работы конечностей, животные легко стабилизируют свое положение. При прямолинейном поступательном движении на поверхности воды сила остаточной массы нейтрализуется работой движителя в определенном режиме, а также, как часто приходилось наблюдать, постановкой тела под некоторым положительным углом атаки к направлению движения. Иногда угол атаки может быть довольно значительным — 45° и более. Это отмечается при большой остаточной массе животного и сопровождается интенсивной работой конечностей. На это же указывают Н.В.Кокшаиский и др. (1980), наблюдавшие за плаванием ондатры, лишенной воздушной прослойки в подшерстке.

Каспийские, серые и гренландские тюлени, северный и южный морские котики, каланы, находясь на поверхности воды, принимают самые различные позы, но обычно предпочитают лежать на брюхе или спине, принимать вертикальное положение, высунув из воды голову. В каждом конкретном случае млекопитающие поддерживают себя в принятом положении за счет работы передних или задних пар лап, а иногда обеих пар конечностей. Когда животное лежит на воде на брюхе, для ликвидации остаточной массы и поддержания на плаву, передние лапы совершают ритмичные колебания, отводятся в стороны от тела и приводятся вниз и к телу с частотой около 0,3-0,5 Гц. Задние лапы при этом или вытянуты вдоль продольной оси тела и бездействуют, или совершают слабые волнообразные колебания - волны движутся по лапам вертикально вниз. В таком положении животное находится в толще воды как бы "подвешенным" за две точки. Во время сна тюлень часто приподнимает задние лапы над поверхностью воды, поддерживая себя только за счет "подработки" передними лапами. Изменяя режим работы передней и задней пар конечностей, а также изгибая тело в той или иной плоскости, ластоногое легко может привести тело в вертикальное положение, перевернуться на спину или занырнуть. Ускорение движений передними лапами приводит к поднятию передней части тела; быстрые движения задними лапами в определенном режиме приводят к поднятию или опусканию задней части тела. Если верхний край лапы опережает нижний при активном гребке во время поступательного движения, тогда задняя часть тела приподнимается и, наоборот, если верхний край лапы при гребке отстает от нижнего, то передняя часть тела погружается. При возникновении дифферента одна из пар лап может полностью прекращать работу, тогда равновесие восстанавливается благодаря работе другой пары.

Вертикальное положение животного в воде обеспечивается колебательными движениями из стороны в сторону задней пары лап, передние лапы выполняют функцию балансиров, удерживая тело в нужном положении. Часто приходилось наблюдать за тем, как котики находились в толще воды во взвешенном состоянии, совершая задними лапами винтообразные движения, т.е. действуя каждым ластом подобно лопасти винта, только в противофазе, передние лапы были вытянуты вдоль тела и не работали. В результате котик вращался вокруг своей продольной оси.

Взрослые бесхвостые амфибии лишены приспособлений гидродинамического действия для поддержания тела во взвешенном состоянии в толще воды, как и водные птицы, так как они в течение всего года обладают положительной плавучестью. Подобные приспособления имеются

только у головастиков, характеризующихся отрицательной плавучестью. Большую часть времени головастики проводят на дне водоемов, периодически отрываясь от дна и плавая в толще воды; в воде они поддерживают себя исключительно за счет латеральных волнообразных изгибаний тела, при этом обязательно наличие поступательного движения - оставаться на одном месте они не могут.

Хвостатые амфибии снабжены приспособлениями гидродинамического действия для поддержания своего тела во взвешенном состоянии в воде, так как они обладают отрицательной плавучестью как в молодом, так и во взрослом состоянии. Поддерживающие силы продуцируются в основном за счет волнообразного изгибания тела в латеральном направлении, постановкой корпуса под некоторым положительным углом атаки к направлению движения, а также за счет "подработки" передними и задними конечностями в определенном режиме.

1.7. Эволюция приспособлений, направленных на нейтрализацию действия силы тяжести

Изучение приспособлений, нейтрализующих действие силы тяжести у нектокеронных и ксеронектонных животных, позволяет правильно понять разную степень адаптации представителей разных классов к жизни в водной среде и выявить пути и закономерности становления этих приспособительных особенностей, избавляющих организм от излишней траты энергии на совершение в воде движений поддерживающего (млекопитающие) или заглубляющего (птицы) типов. Причем как у типично нектонных форм, так и у вторичноводных животных прослеживается тенденция к приобретению в процессе эволюции нейтральной плавучести.

Общим правилом для всех водных млекопитающих является постепенное облегчение скелета, связанное не только с уменьшением нагрузки на скелет при переходе организма к существованию в водной среде (это несомненно), но и со снижением плотности тела животного и приближением его плавучести к нейтральному уровню. Так, масса скелета у наземных млекопитающих достигает 20 % и более общей массы тела; у видов, спорадически входящих в воду (кутора, нутрия, ондатра, водяная полевка и др.), относительная масса скелета снижается в 2 раза, у ластоногих и китообразных она составляет всего около 5 %, у амфибий - 9-12, у рыб - 7-8 % массы тела (Коржуев, 1977).

Совершенно противоположная тенденция отмечается у водоплавающих птиц. Для преодоления сил гравитации в организации летающих птиц в процессе длительной эволюции выработались всевозможные приспособления, направленные на снижение плотности их тела (шевма-

тичность костей, наличие воздухоносных полостей, легкость и в то же время прочность перьевого покрова) и совершенствование летных качеств. С переходом к водному образу жизни эти приспособления оказались ненужными и даже вредными. Поэтому, по мере усиления степени водности птиц, появляются другие адаптации, противоположно направленные. Скелет утяжеляется за счет исчезновения пневматичности костей, ухудшаются летные качества. Все это приводит к ликвидации излишней плавучести и снижает энергетические затраты птиц при нырянии и передвижении в толще воды.

Важную роль в снижении плотности тела у всех вторичноводных позвоночных играют легкие, с помощью которых регулируется плавучесть. С другой стороны, наличие легких предопределило невозможность перехода к несжимаемой конструкции тела; они ограничивают глубину погружения и длительность пребывания под водой. Воздушное дыхание — важнейший ограничительный фактор, препятствующий окончательному отрыву животных от воздушной среды.

Некоторые вторичноводные виды в процессе эволюции приобрели большую плавучесть за счет увеличения объема легких, удлинения трахеи (сивуч, морской заяц, котик, акиба и др.). У отдельных видов (морж, крылатка) появились оригинальные гидростатические приспособления в виде выростов внутренних органов, которые могут заполняться воздухом, снижая таким образом плотность тела.

На начальных стадиях приспособления к nektonному образу жизни (околоводные млекопитающие) особое развитие получает волосной покров. Увеличивается длина и густота волос, изменяется структура. Все это способствует сохранению воздушной прослойки в подшерстке, оказывающей непосредственное влияние на плавучесть животных. По мере все большей адаптации к обитанию в водной среде волосы на теле млекопитающих постепенно редуцируются и полностью исчезают у китообразных и сиреновых. Наиболее важной приспособительной особенностью млекопитающих, направленной на нейтрализацию действия силы тяжести в воде, является способность их накапливать в организме жир. Особенного совершенства в этом отношении достигли ластоногие и китообразные. Предохраняя организм от чрезмерного переохлаждения в воде, подкожная жировая прослойка также служит запасом питательного вещества и одновременно снижает плотность тела животных.

Таким образом, изложенное выше свидетельствует о том, что в процессе эволюции при переходе наземных позвоночных к водному образу жизни в их организации появились всевозможные приспособления гидростатического действия, направленные на приобретение нейтральной или близкой к ней плавучести, благодаря чему снизились энергетические за-

затраты на поддержание тела в воде во взвешенном состоянии. Однако сложность и эффективность этих приспособлений у разных видов животных не одинаковы и в первую очередь зависят от экологических особенностей вида, в частности, от степени связи с водной средой.

Г Л А В А 2. ПРИСПОСОБЛЕНИЯ, СВЯЗАННЫЕ С ДВИЖЕНИЕМ В ВОДНОЙ СРЕДЕ

Изучение механизмов передвижения вторичноводных позвоночных как на суше, так и в воде в связи с морфологическими особенностями их тела, локомоторных органов и их функционированием представляет интерес в теоретическом и практическом отношении. Эти исследования особенно важны зоологам (функциональным морфологам, систематикам, экологам), поскольку они открывают возможности правильного понимания функционального значения и причин изменения отдельных органов с учетом экологических особенностей вида и построения естественной системы отдельных групп животных, а также техник в связи с разработкой и конструированием принципиально новых движущихся систем.

Становление того или иного локомоторного аппарата, предназначенного для передвижения в определенной среде, ориентировано, в первую очередь, на экономичность процесса движения. Это, несомненно, основное условие прогрессивной эволюции. Способ и скорость передвижения животного, обеспечиваемые определенным локомоторным аппаратом, взаимосвязаны со строением всего тела, кожных покровов, средой обитания и экологией вида. Смена жизненной среды приводит к существенным изменениям в строении движителя, механизмов локомоции, общей конструкции тела, скоростей движения, биоэнергетики. Причем у животных разной систематической и экологической принадлежности преобразования происходят различными путями.

Одна из характернейших особенностей организации громадного большинства нектоксеронных и ксеронектонных животных - наличие локомоторного аппарата, обеспечивающего передвижение в двух средах - на суше и в воде. Водоплавающие птицы, кроме плавания и передвижения по твердому субстрату, могут еще летать, причем летные качества разных видов проявляются не в одинаковой мере в зависимости от их экологических особенностей и степени связи с водной средой. Есть птицы, полностью утратившие способность к полету (Sphenisciformes,

вымерший *Nesperornis*, *Nannopterum harrisi*, *Alca impennis*, *Tachyeres brachypterus*).

В процессе приспособления вторичноводных животных к жизни в воде происходит постепенная утрата главной функции конечностей — ходьбы (для птиц — полета) и прогрессивное развитие второстепенной функции — плавания (Северин, 1939). Выяснение функционального значения отдельных деталей строения локомоторных органов дает возможность связать эти детали с экологическими особенностями животного и тем самым понять их адаптивный характер.

Животным свойственно множество способов передвижения. Л.А.Зенкевич (1944) приводит подробную классификацию способов передвижения в животном царстве, разделяя их на два типа: 1) в результате изменения общей формы тела и 2) в результате развития на теле специальных придатков с сохранением относительно постоянной формы тела. В свою очередь первый тип включает три способа:

а) гидравлическое движение с помощью псевдоподий, что достигается переливанием протоплазмы (одноклеточные организмы) или полостных жидкостей (роющие черви — многоклеточные животные);

б) движение с привлечением всего тела или его крайних частей (большинство червей, некоторые моллюски, рыбы, кишечнопольные, головоногие моллюски, змеи и др.);

в) реактивное движение (некоторые простейшие, свободноплавающие кишечнопольные, головоногие моллюски и др.).

Второй тип движения с помощью специальных придатков тела включает два способа:

а) движение с помощью ресничек, мембран (жгутиковые, турбеллярии, личинки большинства беспозвоночных животных и др.);

б) движение с помощью конечностей (ходьба, прыгание, бегание, полет водных и наземных животных, парение, гребное движение водных животных).

Среди перечисленных выше многочисленных способов передвижения водным птицам и млекопитающим свойственны ходьба, ползание, прыгание, полет, плавание. Существование такого большого разнообразия способов локомоции в разных средах следует рассматривать как важный фактор в борьбе за существование вида.

Строение и функционирование движителей в водной среде у представителей разных классов вторичноводных позвоночных до сих пор еще недостаточно изучены. Пожалуй, лучше всего охвачены исследованиями в этом плане из млекопитающих китообразные, меньше — ластоногие и сиреновые, еще меньше — группа осоловодных и полуводных млекопитающих (*Insectivora*, *Rodentia*, *Carnivora*). Из водоплавающих птиц срав-

нительно хорошо изучены отдельные виды Podicipedidae, Phalacrocoracidae, Anatidae, известно несколько работ по Procellariidae, Alcidae, Spheniscidae и др. Класс рептилий исследован недостаточно.

На протяжении ряда лет автор равномерно исследовал в естественной обстановке, в аквариумах и гидроканалах общие закономерности строения движителей и способов плавания вторичноводных позвоночных разных классов с неодинаковой степенью адаптации к водным условиям существования.

Движители водной среды у нектоксеронных и ксеронектонных животных могут быть подразделены на два типа (соответственно два способа плавания): ундуляционного типа, когда локомоторная сила только или в основном создается за счет волнообразных изгибаний всего тела в латеральном (Hydrophidae, Phocidae, отчасти Odobenidae, Urodela, личинки Anura, Crocodilidae и др.) или дорсальном (все Cetacea, Sirenia, отчасти Enhydra, Castor, Desmana и др.) направлениях, и весельного типа. Движитель весельного типа характерен для подавляющего большинства околородных и полуродных млекопитающих (включая и Pinnipedia), бесхвостых амфибиям, из рептилий – для черепах и для всех без исключения водоплавающих птиц. Для функционирования тела животного в качестве ундуляционного движителя с морфологической стороны необходимо соблюдение трех основных условий (Алеев, 1973а): 1) гибкость тела, позволяющая выполнять латеральные или дорсовентральные изгибания; 2) мускульный аппарат, обеспечивающий локомоторные изгибания тела; 3) определенная (латеральная или дорсовентральная) поверхность, которая при совершении животным плавательных движений непосредственно отталкивалась бы от окружающей воды.

Механизм действия весельного движителя как у животных разных классов, так и у видов в пределах одного класса различен. Эффективность работы весельного движителя в первую очередь находится в зависимости от длительности пребывания животного в водной среде и на суше. У одних видов основную пропульсивную силу при плавании в воде создают передние конечности, у других – задние, возможно использование обеих пар конечностей в одинаковой степени, а также комбинированные способы передвижения – сочетание работы весельного и ундуляционного типов движителей.

Оба указанных способа плавания присущи и первичноводным нектоксеронным животным. Причем, если подавляющему большинству представителей эунектона свойствен ундуляционный тип движителя, то нектоксеронным и ксеронектонным – весельный, отвечающий использованию его в двух и даже в трех средах. Гидрореактивный движитель некоторых типичноводных видов (в частности Cephalopoda) у вторичноводных позвоночных не встречается.

В настоящей главе на основании визуальных наблюдений и фото- и киносъемки экспериментов, проведенных в естественных условиях и в биогидродинамических каналах, а также морфологических материалов, собранных по нектоксеронным и ксеронектонным млекопитающим и птицам, рассматриваются механизмы их локомоции в воде. Установлены функции отдаленно взятых конечностей и самого корпуса при движении, приводятся кинематические параметры плавания, дается гидродинамическая характеристика движителям разных представителей.

2.1. Локомоторный аппарат и способы плавания нектоксеронных млекопитающих

Группа нектоксеронных млекопитающих объединяет довольно большое число видов, относящихся к отрядам *Insectivora*, *Rodentia*, *Carnivora*. Переход млекопитающих из одной среды обитания в другую приводит к существенным изменениям в строении тела и экологии. Однако степень специализации к водному образу жизни у представителей разных отрядов не одинакова, различны и пути освоения ими водной среды, не одинаковы соответственно и морфологические адаптации органов локомоции, способы и скорости передвижения; все это оказывает существенное влияние на гидродинамические особенности всего тела и в связи с этим на энергетику плавания. Решающими факторами в совершенствовании локомоторных органов водной среды и достижении больших скоростей плавания являются особенности питания животных (пищевые объекты) и способы защиты от врагов. Если сравнительно высокие скорости необходимы таким представителям, как ластоногие (сем. *Otariidae*, большинство видов *Phocidae*), основным кормом которых является рыба, то растительноядные животные (бобр, ондатра, нутрия, водяная полевка и др.) или питающиеся малоподвижными бентосными формами (морж, выхухоль, калан и др.) не нуждаются в больших скоростях движения.

Механизмы работы весельного движителя и его морфология изучены нами на примере различных представителей водных млекопитающих - водяной полевки, ондатры, нутрии, бобра, выхухоль, норки, калана, ластоногих (сем. *Phocidae*, *Otariidae*) и некоторых других видов (Мордвинов, 1968, 1969в, г, 1972а, 1974, 1977а, 1978). Функцию весельного движителя у всех рассматриваемых млекопитающих выполняют конечности. В зависимости от степени приспособленности вида к плаванию стопа и кисть имеют плавательные перепонки (или оторочки из волос), развитые в разной мере, или превращены в ласты, т.е. их гребная поверхность увеличена.

Цикл работы весельного движителя может быть сведен к двум периодам. Первый – пропульсивный период (рабочий ход): конечность из крайнего переднего положения, полностью расправляясь в стопе (кисти), движется до крайнего заднего положения; при этом создается максимальное сопротивление и соответственно наибольшая локомоторная сила. Второй – восстановительный период (холостой ход): конечность из крайнего заднего положения переводится в крайнее переднее. В этом периоде конечность в обтекающем потоке перемещается или ребром вперед в расправленном, или в полностью собранном (в стопе, кисти) состоянии, что максимально уменьшает гидродинамическое сопротивление. В каждом периоде работы движителя образуется не постоянная, а пульсирующая движущая сила: на стадии восстановительного периода локомоторная сила не создается и животное плывет по инерции с замедлением движения. Следовательно, движение складывается из повторяющихся разгонов и торможений. Время, в течение которого совершается гребок, называется временем опоры, время, затраченное на перенос конечности, – временем переноса (по аналогии с передвижением наземных животных; Суханов, 1968; Гамбарян, 1972, и др.). Отношение времени опоры к времени переноса – одна из важнейших характеристик работы конечности. Этот показатель зависит от совершенства весельного движителя.

Весельный движитель обладает меньшим КПД по сравнению с ундуляционным и гидрореактивным, поскольку энергия работы мышц в этом случае расходуется не только на активный гребок (рабочий ход), но и на перенос конечности в исходное положение (холостой ход) для последующего совершения ею гребкового движения, при котором создается дополнительное сопротивление, снижающее скорость плавания.

Ундуляционный движитель осевого типа наиболее распространен среди эвектонных гидробионтов. Он имеет большие преимущества перед весельным в наращивании относительной и абсолютной мощности, так как всякое сокращение локомоторных мышц работает непосредственно на перемещение тела, без пассивной фазы; отсюда его энергетические преимущества. Причем скользящий движитель при прочих равных условиях способен обеспечивать более высокие скорости движения, чем угревидный, и соответственно в большей степени, чем последний, обеспечивает режим движения, характеризующийся сменой коротких разгонов и длинных инерционных участков, а это, как известно (Шебалов, 1969), выгодно в смысле снижения встречаемого сопротивления.

Из грызунов у водяной полевки в локомоторном аппарате в связи с адаптацией к плаванию уже появляются некоторые морфологические особенности. Это небольшие плавательные перепонки и щетинки из

жестких волос между пальцами задних конечностей, которые, однако, развиты слабее, чем у ондатры; удлинение пяточной кости, которая составляет 9,2 % общей длины стопы (у обыкновенной полевки 8,6 %); общее усиление скелета и мускулатуры задних конечностей в связи с гребными движениями при плавании; удлинение хвоста и развитие его мускулатуры по сравнению с живущими под землей представителями подсемейства полевок (*Microtinae*).

Интересные данные приводит А.И.Николаева (1980). Исследовав 1190 особей водяных полевок из пяти популяций Западной Сибири, она выделила три морфотипа, названные по форме задних конечностей: длиннопалые, широкопалые и узкопалые, отличающиеся также величиной перепонки между пальцами. По адаптивным особенностям выделенные морфотипы приближаются к околородной (длиннопалый – плавакцие), луговой (широкопалый – рокиши) и болотной (узкопалый – рокиши) жизненным формам водяной полевки.

Водяная полевка чаще всего плавает, работая только задними конечностями, передние используются при нырянии, для создания дополнительной локомоторной силы в первый момент, а также для изменения направления движения. Иногда зверек пользуется ими и при прямолинейном поступательном движении, но это наблюдается редко. Обычно же передние лапы прижаты к подбородку в состоянии пронации. На способность водяной полевки использовать обе пары конечностей в качестве движителя указывают С.В.Скалинов (1967) и др. Скорость плавания взрослого зверька, по нашим данным, колеблется от 0,25 до 0,60 м/с.

Из исследованных нектоксеронных млекопитающих норка наименее приспособлена к передвижению в воде и движитель у нее самый несовершенный. Специализация конечностей выражена слабо и морфологические адаптации, параллельные выдре и калану, ограничиваются удлинением дистальных отделов лап и развитием на задних лапах слабо выраженных плавательных перепонок. Лапы окаймлены жесткой бахромой из волос, увеличивающих гребную поверхность (Абрамов, 1961; Громов и др., 1963; Соколов И.И., 1968, и др.). Ныряет норка как в естественных условиях, так и в эксперименте редко и в погруженном состоянии, как правило, пребывает не долго. Однако иногда, в зависимости от ситуации, может оставаться под водой и довольно длительное время. В наших опытах самец норки с общей длиной тела с хвостом 66,0 см и массой 1,350 кг оставался под водой принудительно в течение 4 мин, после чего зверек глубоко дышал около 10 мин, пока не пришел в себя. Как под водой, так и на поверхности воды, норка плавает спиной вверх в отличие от выдры и калана, которые при движении в воде могут принимать самые разные позы. У плывущей норки над водой остается большая

часть или вся голова, часть спины и иногда конец хвоста. Движение конечностей фактически напоминает их движение на суше; все четыре лапы перемещаются в определенно-образной последовательности, т.е. происходит попеременное отталкивание парами диагональных конечностей, причем одна лапка отстает от другой ровно на полфазы. Ни тело зверька, ни хвост в создании пропульсивной силы участия не принимают. На кинограммах (рис.10) хорошо видна работа лап норки в момент прямолинейного движения в воде. Площадь кисти и стопы в максимально расправленном состоянии менее чем в 2 раза превышает таковую в сжатом виде, а это приводит к тому, что при переносе конечностей в исходное переднее положение создается большое сопротивление движению, в то время как при гребке образуется сравнительно небольшая отталкивающая сила. Маневренность зверька высокая и достигается за счет хорошей гибкости корпуса и использования лап в качестве активных рулей, стабилизаторов и балансиров.

Насколько бобр плохо передвигается по суше, настолько он является хорошим пловцом. Однако как пловец бобр во многом уступает выдре, калану и особенно ластоногим. Уплощенные сбоку пальцы задних конечностей - основных органов локомоции бобра в воде - до основания ногтей соединены плавательными перепонками. Боковая уплощенность пальцев снижает сопротивление воды при переносе стопы в собранном состоянии в исходное положение. Весловая поверхность расправленной стопы у взрослых животных достигает 70-72 см². Тело плывущего бобра глубоко погружено, над водой видна лишь часть уплощенной сверху головы выше линии ушных раковин и глаз, а также небольшая часть спины. Передвижение на малых скоростях происходит в основном за счет попеременной работы задними конечностями, тогда как передние прижаты к подбородку в состоянии пронации. Положение передних конечностей изменяется в случае, если бобр встречает на пути какое-либо препятствие или при приближении к суше (Фединин, 1935; Хлебович, 1938; Виноградов, Громов, 1952, и др.). При таком способе плавания пропульсивная сила за счет ундуляции хвоста и самого корпуса в dorso-ventральном направлении не образуется. Хвост вытянут вдоль продольной оси тела и не совершает колебательных движений. Работа задних конечностей хорошо прослеживается на кинограмме (рис.11).

Одной из приспособительных особенностей тазовых конечностей бобра является их способность к ротации в голеностопном суставе, которая, однако, в большей степени развита у выхухоли (Верещагин, 1939; Гудкова-Аксенова, 1951, и др.). При переносе задних конечностей бобра в переднее положение, благодаря ротации в голеностопном суставе, они разворачиваются и движутся при повернутой ребром вле-

ред плюсне, значительно снижая тем самым гидродинамическое сопротивление. При плавании бобра с максимально допустимыми для него скоростями задние лапы действуют толчками одновременно, хвост и корпус животного совершают ундулирующие колебания в вертикальной плоскости, создавая дополнительную движущую силу. Маневренность животного высока. Массивный хвост бобра, а также самое тело, помимо создания дополнительной пропульсивной силы, выполняют основную функцию горизонтального и вертикального руля, конечности и хвост - роль стабилизаторов. Причем большая поверхность и мощь хвоста позволяют бобру легко управлять своим телом в воде и продвигаться вперед даже тогда, когда животное держит в передних лапах или зубах палку или ветку, увеличивающую сопротивление движению и уменьшающую устойчивость животного на воде (Федькин, 1935; Барабаш-Никифоров и др., 1961; Wilson, 1966; Дежкин, Мараков, 1973, и др.). В спокойной обстановке бобр ныряет бесшумно. В момент нырявания животное резко опускает голову вниз, производит колебательные движения телом и хвостом в дорсовентральном направлении и одновременно отталкивается задними конечностями (рис.12).

Плавание ондатры обеспечивается также работой задних конечностей с той лишь разницей, что даже при максимальных скоростях передвижения лапы производят гребки поочередно. Одновременного гребка нам не удалось наблюдать. Передние конечности участвуют в плавании в качестве движителя обычно не принимают, они прижаты к подбородку и выводятся из этого состояния тогда, когда животное встречает на пути какое-либо препятствие. На это же указывают Н.П.Лавров (1947), С.И.Огнев (1948), С.П.Наумов, Н.П.Лавров (1948), А.А.Слудский (1948), Дж.Миллер (Muller, 1952, 1953), Д.Г.Берестенников и др. (1969) и др. Ондатре, как и бобру, свойственна ротация в голеностопном суставе, благодаря которой стопа движется в переднее положение ребром вперед. При рабочем ходе лапки площадь ее значительно увеличивается за счет распрямления плавательных щетинок. У взрослых зверьков площадь щетинок достигает, по нашим данным, до 50 % общей площади расправленной стопы. Дополнительную движущую силу при плавании как на поверхности воды, так и в ее толще создает латерально уплощенный ланцетовидный, покрытый роговыми чешуйками хвост, совершающий колебательные движения из стороны в сторону, хотя Н.П.Лавров (1947), Е.И.Страутман (1963) и другие авторы указывают, что хвост зверьку служит исключительно рулем при передвижении по поверхности воды. У молодых ондатр хвост по всей длине округлый и лишь позднее, с переходом к плаванию, начинает уплощаться и приобретает форму, характерную для взрослых животных. У плывущей ондатры тело глубоко

погружено в воду, над водой остается часть головы и спины, а иногда также середина дугообразно изогнутого хвоста (рис.13).

Весельный способ локомоции в воде характерен и для нутрии, однако отличается от такового выхухоли, бобра и ондатры. Перенос задней лапы в исходное положение производится почти в вертикальной плоскости под корпусом, так как способность конечности к ротации в голеностопном суставе ограничена, а это ведет к росту сопротивления. Задние лапы всегда гребут попеременно, передние — прижаты к подбородку (рис.14). Хвост нутрии покрыт жесткими волосами, в сечении округлый и выполняют функцию дополнительного движителя совершая S-образные латеральные колебания.

Следует отметить, что одновременный гребок обеими задними конечностями при плавании более эффективен, чем их попеременная работа, поскольку исключает дополнительные затраты энергии на компенсацию вращающего момента и рыскания, возникающих при попеременной их работе. Такой механизм действия движителя свойствен видам, в большей степени специализированным к плаванию.

Скорость плавания животных тесно связана со строением и принципом действия их локомоторных органов, строением покровов, формой тела и экологическими особенностями вида. В литературе не часто можно найти сведения, касающиеся скоростей движения в воде нектоксеронных млекопитающих, и они всегда фрагментарны. В основном скорости определяли в естественных условиях визуально и очень приблизительно. Так, В.Бэйли (Bailey, 1927) сравнивает максимальную скорость плавания бобра с наибольшей скоростью движения винтового парохода. О сравнительно высокой скорости плавания бобра можно найти указания у В.К.Хлебовича (1934), А.В.Федюшина (1935), А.Мертенса (Mertens, 1928), Дж.Хунзе (Hunze, 1950), В.Н.Скалона (1951), Л.Уилсона (Wilson, 1966) и др. Однако ни один из указанных авторов не приводит числовых значений скоростей плавания. Ондатра способна двигаться в воде со скоростью 0,4-1,4 м/с (Лавров, 1947). По данным Л.В.Шапошниковой (1936), максимальная скорость плавания выхухоли 0,47 см/с. Имеются и другие источники с указанием скоростей передвижения этих животных, однако работ, в которых бы были инструментально определены скорости плавания, насколько нам известно, нет.

Скорости плавания взрослых особей бобра, ондатры, нутрии и норки разных размеров определяли в биогидродинамическом канале ИГиМа АН УССР, приспособленном для проведения самых различных исследований по биомеханике водных животных. В опытах использовали здоровых животных. Канал представляет собой открытую сверху металлическую емкость, имеющую прямоугольную форму с площадью поперечного сечения $0,85 \text{ м}^2$ и общей длиной 21,0 м. Скорость плавания животных в канале

определяли с помощью фотоэлектрической автоматической следящей системы "Скопа". Система "Скопа" представляет собой платформу, движущуюся по направляющему монорельсу канала над поверхностью воды. Слежение за экспериментальными объектами осуществляет автоматическая система фотодатчиков "Скопа". Платформа перемещается по монорельсу вдоль канала синхронно с движением животного. Следящая система отслеживает объекты экспериментов в течение длительного времени, "не выпуская" их из поля сканирования. На платформе системы жестко крепятся 35-миллиметровая кинокамера КСР-1М с электрическим приводом и датчик скорости (тахогенератор постоянного тока, ТГ-3). Показания датчика скорости, соответствующие скоростям перемещения объекта, непрерывно фиксируются на осциллограмме шлейфового осциллографа (Н-700), на которую одновременно записываются отметки времени (10Гц) и покадровые отметки кинограмм. Покадровые отметки на осциллограммах позволяют сопоставлять данные осциллограмм и кинограмм для любо-

Т а б л и ц а 6. Скорость плавания нектоксеронных млекопитающих

В и д	n	L	V		V _{max} /L
			Колебания	М	
Бобр (Castor fiber)	12	92	0,42-2,50	0,90	2,7
Ондатра (Ondatra zibethica)	10	39	0,20-1,10	0,40	3,0
	14	43	0,20-1,40	0,60	3,2
Нутрия (Myocastor coypus)	7	76	0,20-1,00	0,50	1,3
	11	82	0,30-1,50	0,60	1,8
Норка европейская (Mustela lutreola)	8	57	0,10-0,40	0,25	0,7
	15	65	0,10-0,50	0,30	0,8

го временного интервала эксперимента. Подробные сведения об устройстве "Скопы" и принципе ее работы можно найти у Б.В.Курбатова (1972) и Ю.Г.Алеева, Б.В.Курбатова (1972). Для получения более широкого диапазона доступных скоростей плавания опыты с каждым животным проводили многократно. Результаты дешифровки осциллограмм сведены в табл.6. Для определения скоростных показателей различных видов в табл.6 приведены также значения V_{max}/L - относительной скорости, которая показывает, сколько длин тела за 1 с может проплыть животное. За максимальную принимали скорость, которую развивали животные в момент исцуга за 5-10 с плавания.

Увеличение скорости движения изучаемых нектоксеронных млекопитающих достигается за счет увеличения частоты работы локомоторных органов. В связи с этим интересно сравнить частоту и амплитуду работы

двигателя с развиваемой при этом скоростью плавания. С помощью киносъемки определены скорости плавания бобра, ондатры, нутрии и норки, амплитуда и частота работы их двигателей при этих скоростях (Мордвинов, 1976а, 1977а).

Опыты проводили в гидрлотке прямоугольной формы размером 0,4х0,4 м при длине 4,0 м. Одна из боковых стенок лотка сделана из оргстекла, что позволяет проводить боковую киносъемку плывущего животного и наблюдать за работой его локомоторных органов. На дне и противоположной стенке лотка нанесены масштабные отметки. На полученных кинограммах отсчитывали число кинокадров, потребовавшееся для полного входа животного в кадр или выхода из поля съемки, длину тела животного измеряли после его усыпления. Зная скорость съемки, количество кадров полного входа животного в кадр или выхода из него, можно легко вычислить скорость его плавания. На этих же кинограммах подсчитывали число локомоторных циклов за 1 с и амплитуду горизонтального размаха конечности (A). Для сравнения этих показателей у животных разных размеров их выражали в процентах относительно длины тела зверя.

Анализируя экспериментальные данные, можно видеть, что увеличение скорости плавания животных сопровождается учащением работы конечностей за счет сокращения продолжительности полного цикла, причем продолжительность рабочего хода сокращается значительно, чем холостого. Это легко определяется при сравнении числа кинокадров, приходящихся на фазы рабочего и холостого хода. Одновременно увеличивается амплитуда - горизонтальный размах задних конечностей. Амплитуда, выраженная в процентах общей длины тела, у исследованных видов увеличивается в ряду норка - нутрия - ондатра - бобр; в такой же последовательности растут максимально доступные скорости плавания. Причем для достижения одинаковых скоростей плавания локомоторный аппарат разных видов животных должен работать с неодинаковой нагрузкой (табл.7). Судя по данным, приведенным в табл.7, бобр и ондатра при плавании с одинаковыми скоростями затрачивают меньше мышечных усилий, чем нутрия и норка. Кроме того, тело бобра и ондатры более совершенно по гидродинамическим показателям (Курбатов, Мордвинов, 1974; Мордвинов, 1974).

Зная принципы локомоции и скорость плавания нектоксеронных млекопитающих, можно найти показатели, характеризующие эффективность работы их двигателей. Абсолютное и относительное увеличение площади двигателя свидетельствует о его способности развивать сравнительно большую пропульсивную силу. У видов, хорошо приспособленных к плаванию, основными органами пропульсии являются задние конечности, полностью обтянутые плавательными перепонками, и тело. Это подтвержда-

Т а б л и ц а 7. Скорость плавания и частота работы двигателя нектоксеронных млекопитающих

В и д	<i>L</i>	<i>n</i>	<i>N</i>	<i>ρ</i>	<i>A, %L</i>	<i>v</i>
Норка европейская (<i>Mustela lutreola</i>)	65	3	60	2,6	18,2	0,26
			54	2,8	18,8	0,33
			36	3,0	19,0	0,44
Нутрия (<i>Myocastor coyrus</i>)	82	4	54	1,7	20,0	0,36
			49	1,9	21,0	0,41
			36	2,2	22,3	0,54
			32	2,4	22,9	0,62
Ондатра (<i>Ondatra zibethica</i>)	45	5	28	1,6	25,8	0,35
			24	1,8	26,0	0,42
			18	2,2	26,3	0,56
			15	2,4	27,0	0,67
			12	2,7	27,4	0,84
Бобр (<i>Castor fiber</i>)	92	4	56	1,5	26,5	0,40
			40	2,0	26,7	0,57
			32	2,2	27,2	0,70
			21	2,7	28,0	1,15

П р и м е ч а н и е. *N* - число кадров, за которое животное полностью входит в кадр или выходит из него; *ρ* - число локомоторных циклов задней конечности за число кадров *N*.

ет вывод Ю.Г.Алеева (1969, 1976) о том, что средняя скорость плавания растет по мере увеличения степени локализации локомоторной функции в заднем отделе тела, что характерно для нектеров. Данное положение полностью приложимо к нектоксеронным млекопитающим. Относительная скорость плавания видов, использующих в качестве двигателя заднюю пару конечностей, выше, чем у животных, движущихся с помощью всех четырех лап.

Известно, что у таких водных млекопитающих, как китообразные и сиреновые, наиболее приспособленных к жизни в водной среде, локомоторным органом является хвостовой плавник. Известно также, что в период эмбрионального развития животные повторяют многовековой ход эволюции, как бы совершенствуясь на основе опыта предшествующих поколений. Это относится, в частности, и к развитию двигателя в направлении приспособления его к все большим скоростям плавания. С.В.Першин (1969), используя независимые работы (Слепцов, 1940б; Ohsumi, 1960) о строении хвостовых плавников эмбрионов разного возраста двух видов скоростных китообразных - дельфинов белобочек и китов финвалов, провел сравнительный морфологический анализ хвостовых плавников эмбрионов этих животных. Он выделил восемь однотипных стадий развития двигателей дельфинов и китов. На начальных стадиях развития хвостовые плавники эмбрионов китообразных и дельфинов аналогичны таковым наземных (1-я стадия - длиннохвостые млекопитающие), полуводных (2-3-я стадии - бобры,

выдры, каланы) и водных (4-5-я стадии - ламантины, дюгоны) животных. Хотя эти группы генетически далеки друг от друга, на их примере четко прослеживается усложнение организации движителя по мере увеличения скорости плавания. Предки китообразных, передвигавшиеся в воде с помощью передних и задних конечностей, были значительно тихоходнее, чем современные киты. У далеких предков китов хвост был округлым и длинным. В дальнейшем их конечности превратились в ласты, а хвост стал основным органом пропульсии. Затем задние конечности полностью редуцировались, передвигаться животным по суше стало затруднительно и они превратились в типичных гидробионтов (Слепцов, 1940б). Так, на примере китообразных хорошо прослеживаются пути и закономерности становления, развития и совершенствования органов локомоции водных млекопитающих.

Интересные данные приведены в ряде работ по определению степени приспособленности к плаванию полуводных млекопитающих. Н.К.Верещагин (1939) определил индексы гребной площади задней лапы (отношение рабочей площади лапы к площади наибольшего поперечного сечения тела в процентах) для полуводных грызунов: нутрии (14,1%), водяной полевки (23,0%), бобра (23,5%), ондатры (27,0%). Эти же показатели определены Н.С.Гудковой-Аксеновой (1951) для обыкновенной землеройки - *Sorex araneus* (8,1%), куторы (8,8%), выхухоли (21,9%), обыкновенной полевки - *Microtus arvalis* (6,9%), водяной полевки (8,8%), ондатры (18,25%). Как видно, численные значения показателей, полученных разными авторами для одних и тех же видов (водяная полевка и ондатра), резко отличаются. Слишком большие расхождения этих показателей свидетельствуют о том, что исследователями была допущена ошибка. Кроме того, индекс гребной площади задней лапы изменчив и зависит от некоторых экологических и физиологических факторов. В частности, упитанность животных подвержена значительным сезонным и возрастным колебаниям и зависит от индивидуальных особенностей организма и пола. Соответственно изменяются площадь наибольшего поперечного сечения тела и индекс гребной площади лап. Поэтому для сравнительной оценки характеристик органов локомоции морфологические промеры у животных необходимо брать в один и тот же сезон у особей разных видов.

Мы нашли некоторые геометрические характеристики движителей, в определенной степени характеризующие их эффективность, и провели сравнительную оценку полученных величин у нектоксеронных млекопитающих. Для характеристики локомоторных органов использовали следующие критерии: индекс гребной площади задних конечностей (по методу, использованному Н.К.Верещагиным и Н.С.Гудковой-Аксеновой); относитель-

ную площадь рабочей поверхности движителя, которая может быть выражена как $\sqrt{S_c} / L_c$ (Алеев, 1963а), где L — абсолютная длина тела животного, S_c — площадь стопы в максимально расправленном состоянии; показатель S_c / S , где S — площадь всей смачиваемой поверхности тела. По этим трем показателям, учитывающим наибольшую площадь поперечного сечения тела животного (миделево сечение) S_m , его длину и общую площадь всей смачиваемой поверхности тела, можно судить об относительной эффективности движителя. Помимо этих характеристик, важным показателем эффективности работы весельного движителя, от которого в первую очередь зависит его КПД, является отношение площади стопы в максимально расправленном состоянии к площади ее переноса (S_c / S_n), т.е. рабочий индекс конечности. Чем меньше площадь стопы при переносе ее в исходное предстартовое положение, тем меньше сила сопротивления ее движению и, соответственно, чем больше гребная поверхность конечности, тем большую локомоторную силу она развивает. У видов, специализированных к плаванию с высокими скоростями, рабочий индекс лап всегда выше. Площадь лап и ластов в максимально расправленном состоянии определяли на мертвых животных путем перенесения их контуров на миллиметровую бумагу. Площадь конечностей в собранном виде находили с помощью кинограмм (Мордвинов, 1976а). Площадь наибольшего поперечного сечения тела определяли следующим образом: в воде измеряли наибольшую высоту и ширину тела мертвого животного. Поскольку наибольшее поперечное сечение тела животного по форме близко к кругу, находили диаметр как полусумму его наибольшей высоты и ширины, по которому вычисляли площадь наибольшего поперечного сечения тела. Площадь всей смачиваемой поверхности тела определяли на погибшем звере путем суммирования площадей элементарных геометрических фигур, на которые разбивали всю его поверхность.

Анализ вычисленных показателей (табл.8) показал, что геометрические характеристики движителей ластоногих — типичных ксеронектеров — по всем критериям значительно превосходят таковые нектоксеронных млекопитающих, причем по критериям S_c / S_m и S_c / S каспийский и гренландский тюлени стоят выше северного морского котика, несколько уступая последнему по $\sqrt{S_c} / L_c$. За ластоногими по этим показателям идет калан. Из нектоксеронных млекопитающих лучшими геометрическими характеристиками движителя обладает выхухоль, далее следует бобр, нутрия и ондатра. Самые низкие значения S_c , $\sqrt{S_c} / L$ и S_c / S имеет норка, экологически менее всех исследованных животных связанная с водной средой. Из нектоксеронных млекопитающих рабочий индекс конечностей наибольший у выхухоли, затем у бобра и ондатры. Перенос конечностей в исходное положение, благодаря способности к ротации в

Т а б л и ц а 8. Показатели эффективности работы движителей водных млекопитающих

В и д	t_c	$S_c/S_m, \%$	$\sqrt{S_c}/t_c$	S_c/S	S_c/S_n
Н е н т о к с е р о н					
Норка европейская (<i>Mustela lutreola</i>)	52,0	17,0	0,058	0,007	1,55
Ондатра (<i>Ondatra zibethica</i>)	51,0	18,1	0,063	0,010	2,5
Нутрия (<i>Myocastor coypus</i>)	84,0	18,8	0,075	0,013	1,19
Бобр (<i>Castor fiber</i>)	105,0	20,0	0,080	0,016	2,6
Выхухоль (<i>Desmana moschata</i>)	35,0	21,3	0,083	0,018	3,1
Калан (<i>Enhydra lutris</i>)	134,0	39,0	0,110	0,023	-
К с е р о н е к т о н					
Северный морской котик (<i>Callorhinus ursinus</i>)	146,0	39,4	0,152	0,038	8,1
Каспийский тюлень (<i>Pusa caspica</i>)	133,0	44,0	0,131	0,044	-
Гренландский тюлень (<i>Pagophoca groenlandica</i>)	166,0	45,0	0,133	0,045	-

голеностопном суставе, осуществляется ребром вперед, что значительно снижает площадь стопы. Наименьший рабочий индекс задней конечности имеет норка, ей же свойственны низкие скорости плавания.

В отличие от рассмотренных выше околоводных млекопитающих, калан — типично полуводное животное, обладающее более совершенным локомоторным аппаратом и механизмом плавания. Конечности у него превратились в лапы, развился ундуляционный способ плавания. Большую часть времени в году животное проводит в воде, изредка выходя на сушу для отдыха и рождения детенышей. Все другие жизненно важные отправления происходят в воде. Здесь он добывает себе корм и, не выходя на сушу, поедает, отдыхает, спаривается. Новорожденных каланов как только они подсохнут, мать уносит в море. Водой каланы перемещаются в другие районы моря; они способны оставаться под водой в течение 8,5–11,5 мин и нырять за кормом на глубину до 100 м (Хромовских, Мордвинов, 1981). По способу локомоции в воде калан занимает как бы промежуточное положение между выдрой и ластоногими (семейства тюленей) или китообразными, т.е. может двигаться благо-

даря гребным движениям задних и передних конечностей (что чаще всего звучит на поверхности воды) и ундуляции задних конечностей, хвоста и тела (в толще воды). Задние конечности, сильно смещенные к концу тела и превращенные в лапы с самым длинным пятым пальцем, и сравнительно короткий уплощенный дорсовентрально хвост образуют единый локомоторный орган. При плавании под водой задние конечности вытягиваются вдоль продольной оси тела, ставятся в горизонтальной плоскости и вместе с хвостом совершают колебательные движения в вертикальном направлении с такими же колебаниями самого корпуса. Передние конечности при этом не работают. Локомоция калана в воде более или менее подробно освещена в ряде работ (Howell, 1930; Fisher, 1939; Барабаш-Никифоров, 1947; Барабаш-Никифоров и др., 1968; Grasse, 1955; Kirkpatrick et al., 1955; Gambarjan, Karapetjan, 1961; Goethe, 1964; Kenyon, 1969; Tarasoff et al., 1971; Соколов И.И. и др., 1974; Алеев, 1976; Мордвинов, 1978, и др.). В связи с неодинаковой нагрузкой на тыльную и подошвенную стороны лапы при ундуляционном способе плавания у калана хорошо развиты мышцы, укрепляющие стопу в ее проксимальных отделах - малоберцовые - длинная и широкая, а также обе большеберцовые - передняя и задняя. Кроме того, мышцы спины, несущие основную нагрузку при вертикальных колебаниях тела, конечностей и хвоста, по массе и мощности превосходят таковые выдры (Соколов А.С., Соколов И.И., 1970).

Исследуя тело калана в качестве движителя, мы установили, что у животного с общей длиной тела 120,0 см латеральная сгибаемость на пяти равных по длине участках тела (от носа к хвосту) составляет: I - 2-й участки - 0; 3-й - 0,03; 4-й - 0,07 и 5-й - 0,90 см. Можно предположить, что и локомоторная нагрузка распределяется вдоль продольной оси тела калана подобным же образом.

В литературе очень мало сведений о скоростях плавания каланов на поверхности воды и в ее толще. Можно привести всего несколько источников, в которых приведены такие данные, но при этом не указаны ни методики определения, ни размеры экспериментальных животных (Gambarjan, Karapetjan, 1961; Барабаш-Никифоров и др., 1968; Соколов А.С., Соколов И.И., 1970, и др.). Скорость плавания калана может достигать 3,3-4,4 м/с (12,0-16,0 км/ч), а по данным Р.Каррингтона (1966), - до 5 м/с (18,0 км/ч). Что же касается сведений о кинематике каланов (частоте, амплитуде колебаний лап и тела, скоростях и ускорениях плавания), то, насколько нам известно, эти данные в литературе отсутствуют, в то время как частотно-амплитудные характеристики локомоторных органов в режиме нестационарного движения, характерного для калана, как и для подавляющего большинства других вод-

ных обитателей, определяют скоростные качества животного. Получение этих характеристик экспериментальным путем необходимо для вычисления величины гидродинамического сопротивления, встречаемого каланом при движении, что в свою очередь дает возможность оценить степень приспособленности животного к водному образу жизни с точки зрения экономичности плавания.

На Командорских о-вах (о-в Медный) автор в течение длительного времени наблюдал за плаванием каланов в естественных условиях на поверхности и в толще воды в различных ситуациях (при спокойном плавании и в случае испуга). Средняя скорость перемещения по поверхности воды у группы взрослых животных из 5-6 особей составляет 1,2 - 1,5 м/с. Под водой одиночные особи в спокойном состоянии плавали со скоростью 1,0-1,3 м/с, при испуге - до 4,0 м/с. Один взрослый самец в состоянии испуга плыл под водой со скоростью 5,0 м/с примерно 15-17 с.

Эксперименты по изучению кинематики плавания калана в толще воды проведены нами на о-ве Медном в 1975 г. Для опыта был взят калан общей длиной 90,0 см и массой 10,0 кг. Использовали гидрлоток прямоугольной формы, сечением (0,85 x 0,85) м при общей длине 6,0 м, одна из стенок которого выполнена из оргстекла. Противоположная стенка и дно лотка для увеличения контрастности были окрашены в белый цвет и на них нанесены масштабные отметки. Кинематические параметры плавания регистрировали кинокамерой "Конвас-автомат" на 35-миллиметровую негативную киноплёнку с частотой съёмки (24±1) кадр/с. Просмотр и анализ снятых кадров производили с помощью дешифратора типа "Микрофот СПО-1". Отбирали только те кинограммы, на которых колебания локомоторного аппарата были регулярными и движение животного строго горизонтальным. Частоту и амплитуду работы движителя удалось зарегистрировать при скоростях плавания 0,5-1,5 м/с. В рассматриваемом диапазоне скоростей определяли средние значения кинематических параметров за один период колебания движителя. Результаты экспериментов представлены на рис.15. Между частотой колебания задних конечностей (f) и относительной скоростью плавания в длинах тела V/L калана отмечается прямолинейная зависимость: с увеличением частоты колебаний движителя растёт скорость плавания животного. Кроме частоты, на скорость влияет амплитуда колебаний движителя, т.е. необходимая скорость плавания достигается за счёт различных сочетаний данных параметров, варьирующих в определенных пределах. Этим отчасти объясняется некоторый разброс экспериментальных точек на рис.15. С ростом относительных скоростей плавания калана амплитуда колебаний движителей (A/L) постепенно убывает, приближаясь к опти-

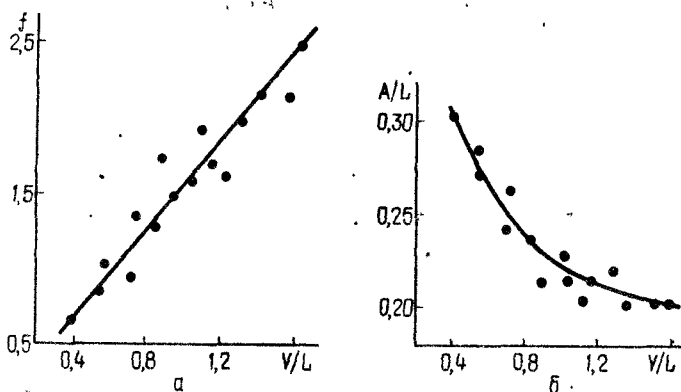


Рис. 15. Зависимость частоты (f) и относительной амплитуды колебаний (A/L) двигателя калана от относительной скорости плавания

мальному значению, которое для исследованного диапазона скоростей варьирует в пределах 0,20–0,22 L . Дальнейший рост скорости плавания обеспечивается только увеличением частоты работы двигателя. Передняя часть тела животного совершает такие же колебательные движения, что и задняя. Частота этих колебаний совпадает с частотой изгибно-колебательных движений ластов, но амплитуда последних значительно больше. Причем амплитуда колебаний передней части тела калана по сравнению с задней существенно убывает с увеличением скорости плавания. При скоростях 1,4–1,6 V/L траектория движения носовой части животного приближается к прямолинейной.

Заслуживает внимания тот факт, что при плавании калана с небольшими скоростями (0,4–0,8 м/с), когда гидродинамическое сопротивление сравнительно невелико, относительная амплитуда колебаний двигателя несколько превышает наибольшую высоту тела животного ($H = 21,0$ см); при скоростях движения 1,3–1,5 м/с и более амплитуда колебаний задних конечностей становится меньше наибольшей высоты тела и соответственно поперечного размера гидродинамического следа, создаваемого движущимся каланом, что в свою очередь способствует снижению гидродинамического сопротивления.

2.2. Функции ластов у представителей различных семейств ластоногих

Ласты выполняют самые разнообразные функции, как на суше, так и в воде, иными словами, они мультифункциональны:

- а) передняя и задняя пара лап принимают участие в локомоции животного;
 - б) выполняют функцию активных или пассивных несущих плоскостей, создавая подъемную, поддерживающую или заглубляющую, опускающую силу;
 - в) являются стабилизаторами;
 - г) выполняют роль вертикальных и горизонтальных рулей;
 - д) служат в качестве тормозов;
 - е) с помощью передних лап представители настоящих тюленей и моржей, в частности морской заяц и морж, отыскивают в грунте пищевые объекты;
 - ж) передние и задние лапы являются органами передвижения по твердому субстрату у ушастых тюленей и моржей, у настоящих же тюленей задние лапы в передвижении по твердому субстрату участия не принимают;
 - з) некоторые виды используют передние лапы для разрыва крупных пищевых объектов;
 - и) передние лапы служат орудием защиты и нападения.
- Остановимся на функции лап, сообщающих ластоногим поступательное движение в воде.

2.2.1. Локомоторный аппарат и способы плавания ксеронектонных млекопитающих (Pinnipedia)

Ластоногие — типичные ксеронектемы. Адаптации их, как и других водных животных, связанные с обеспечением поступательного движения в воде, касающиеся внешней организации, могут быть подразделены на две группы. К первой группе относят приспособления, непосредственно направленные на создание движущей силы, т.е. морфологические особенности, которые определяются строением движителя у различных семейств. Ко второй группе относят приспособления, направленные на уменьшение сопротивления, которое животное встречает со стороны окружающей его воды.

Литературные данные о движителях и механизме движения ластоногих, особенно о локомоции в воде, до недавнего времени оставались большей частью фрагментарными (Duvernoy, 1822; Pettegrew, 1873; Волюшин, 1889; Howell, 1930; Огнев, 1935; Matthews, 1952; Bourliev, 1954; Jockley, 1955; Kenyon, Rice, 1959; Svihla, 1959; Gambarjan, Karapetjan, 1961; Backhouse, 1961; Harris, 1961; Mansfield, 1963; Дорофеев, 1964; King, 1964; Harrison, King, 1965; Тихомиров, 1966, и др.). За последнее время появились работы, в которых водная локомоция отдельных видов ластоногих нашла довольно подробное освещение (Ray, 1963; Мордвинов, 1968, 1969а, 1969б; Соколов А.С., 1969, 1974;

Tarasoff et al., 1971; Алеев, 1973а, 1976; Гептнер, Наумов, 1976; English, 1977; Вуд, 1979, и др.), хотя многие вопросы остались вне поля зрения исследователей. В то же время изучение механизмов, обеспечивающих поступательное движение в воде, торможение, стабилизацию и изменение направления движения, а также движение по твердому субстрату важно для познания локомоторного аппарата и его связи с формой тела и экологическими особенностями отдельных представителей этого отряда.

Известно, что в воде ластоногие движутся за счет работы ластов и ундулирующих колебаний тела в латеральном направлении. Причем считается, что основную движущую силу при плавании как у ушастых, так и настоящих тюленей создают задняя пара ластов и колебания тела; передние лапы служат рулями, а у котиков и сивучей также движителем при медленном поступательном движении на короткие дистанции.

Действительно, передвижение в воде за счет работы задних и передних ластов свойственно всем без исключения ластоногим, только далеко не в одинаковой степени. В свое время Дж. Мури (Murie, 1871, 1872, 1874), затем А.Б. Хоуэлл (Howell, 1930), а позднее И.А. Мак-Ларен (McLaren, 1960) и К. Рей (Ray, 1963) обратили внимание на то, что принципы передвижения в воде представителей разных семейств ластоногих различны. Это же отмечали В.Ф. Мужчинкин (1964), М.Ф. Никитенко (1966), А.С. Соколов (1966, 1969), Ю.Е. Мордвинов (1968, 1969), Ю.Г. Алев (1976) и др.

2.2.2. Локомоция в воде настоящих тюленей

Способ передвижения настоящих тюленей в воде с помощью поочередной работы задними лапами и ундуляции тела в латеральном направлении напоминает работу хвостового плавника и самого тела рыбы, причем, как показали опыты, проведенные на каспийских тюленях, каждый ласт способен самостоятельно выполнять функцию локомоторного органа.

На Каспийском море мы провели эксперименты с тюленями разного размера с отключением сначала одного заднего лапа, затем обоих ластов и определением скорости плавания животных в каждом конкретном случае. Целью наших исследований было выявление роли ластов и отдельно тела животного в качестве движителя. Подобные эксперименты проведены на о-ве Тюленьем (Сахалинская область) на четырех особях молодых котиков, охотно идущих в воду. Сначала выводили из действия передние лапы, затем передние высвобождали и закрепляли задние. Передние лапы прижимали к телу и привязывали ремнем, задние собирали в стопе и туго связывали. Таким образом, можно было проследить за работой той или другой пары ластов в разные моменты плавания. Эти опы-

ты, визуальные наблюдения, а также многочисленные фото- и кинореги-страции движения тюленей в воде дают полное представление о роли обеих пар лап у настоящих и ушастых тюленей при плавании.

Последовательность работы задних лап у настоящих тюленей заключается в следующем. Один из лап в согнутом в голеностопном суставе и собранном в стопе положении начинает отводиться в сторону от тела, второй лап, занимая в этот момент крайне отведенное положение и согнутый в голеностопном суставе, начинает расправляться в стопе и в таком виде приводится к телу, продуцируя при этом основную пропульсивную силу. Как только первый лап достигает точки максимального приведения к телу, второй лап, согнутый в голеностопном суставе и собранный в стопе, движется в сторону от тела, достигает точки максимального отведения от тела, расправляется в стопе и начинает приводиться к нему (рис.16). Затем цикл работы лапами повторяется. В каждый последующий момент приведения одного из задних лап к телу, т.е. в момент создания основной пропульсивной силы, задняя часть тела животного колеблется в ту же сторону, увеличивая тем самым движущую силу, так как боковая поверхность тела животного сама создает некоторую локомоторную силу.

Ю.Г.Алеев (1976) определил распределение локомоторной функции на различных участках тела гренландского тюленя длиной 178,0 см. Оказалось, что на последнюю пятую часть тела приходится 95 % всей локомоторной нагрузки, на четвертый участок - 3 % и на третий - 1 %. Два первых участка движущую силу при плавании не продуцируют. Поэтому движитель гренландского тюленя с полным основанием можно отнести к скомброидному типу.

Таким образом, каждая отдельно взятая конечность тюленя представляет собой автономно действующий локомоторный орган, причем пропульсивную силу лап создает не только в момент, когда расправлен в стопе и движется по направлению к телу, но и в момент, когда собран в стопе и движется в сторону от тела. В последнем случае движущая сила меньше. Такая особенность лапа связана с его анатомией. При рассмотрении заднего лапа тюленей обращают на себя внимание кожно-жировые складки (кожные отвороты), тянущиеся вдоль первого и пятого пальцев со стороны стопы. Эти складки в момент начала активного гребка, т.е. при движении к телу, способствуют растягиванию концевых участков лапа под действием сопротивления воды, и таким образом животное тратит небольшие усилия на раскрытие лапа. Следовательно, при поступательном движении наряду с мышечными усилиями, обеспечивающими пронацию и супинацию голеностопного сустава, используются приспособления помогающие пассивно раскрывать и расширить кожную перепонку заднего

ласта. С возрастом кожно-жировые складки становятся более сформированными и плотными.

Скорость плавания животных зависит от частоты работы задних конечностей, их расправленности в стопе и частоты латеральных ундуляций задней части тела. При медленном поступательном плавании тюленя лапы находятся в несколько собранном виде, частота их колебаний и частота латеральных ундуляций тела незначительны - 0,5-1 Гц; амплитуда же колебаний лап и тела, напротив, сравнительно большая и составляет примерно 1/3-1/4 часть общей длины тела при скорости плавания 1,1-1,6 м/с. При движении тюленя со скоростью 2,2-2,8 м/с амплитуда колебаний задних лап и корпуса уменьшается до 1/4-1/6 длины тела, частота работы задних конечностей увеличивается и достигает примерно 2,0-2,5 Гц. Задние лапы в момент приведения их к телу находятся в максимально расправленном виде. Эти данные получены в экспериментах с каспийским тюленем длиной 110,0 см.

При выключении из работы одного из задних лап поведение животного меняется не существенно, но теряется способность к резкому нырянию с погружением. Скорость плавания снижается незначительно. В момент приведения лапы к телу она максимально расправляется в стопе, при отведении же от тела лапа несколько сужается и сгибается внутрь, уменьшая свою полезную рабочую площадь. Фиксация обеих пар задних лап приводит к существенным изменениям в поведении животного. В этом случае тюлень теряет возможность резко нырять и уходит под воду. Длина пути, пройденного под водой, не превышает 1,0-2,5 м. При прямолинейном поступательном движении частота латеральных ундуляций задней части тела животного увеличивается, а амплитуда колебаний и скорость движения уменьшаются.

Форма и длина тела настоящих тюленей имеет немаловажное значение в локомоции животных, в частности в создании пропульсивной силы. Тело тюленя обладает хорошей гибкостью, позволяющей совершать латеральные колебания, а его боковая поверхность принимает участие в отталкивании от воды. Эти свойства определяются внешней и внутренней организацией ластоногих (формой тела, строением скелета, развитием мышц и т.д.). Так, у всех ластоногих гибкий позвоночник снабжен особенно хорошо развитыми межпозвоночными хрящами *ligamenta intervertebralis* (Смирнов, 1929), позволяющими животным изгибать тело во всех направлениях, а это в свою очередь увеличивает локомоторную силу и улучшает маневренные качества животных.

Чем тело длиннее, тем большая его часть, начиная от заднего конца, вовлекается в локомоторный акт, продуцируя большую движущую силу. Удлиненное тело характерно для серого тюленя (*Halichoerus grypus*),

морского леопарда (*Hydrurga leptonyx*) и некоторых других настоящих тюленей. С другой стороны, чем тело компактнее и короче, тем в большей степени ундулирующие движения локализуются в задней его части, при этом основная нагрузка приходится на задние лапы. Такую форму тела встречаем у большинства настоящих тюленей.

Форма тела, его компактность зависят от толщины подкожного жира, в свою очередь сильно изменяющуюся по сезонам. Так как жир мало сжимаем, надо полагать, что в периоды наибольшей упитанности локомоторная сила, создаваемая телом тюленя, будет меньше, чем в периоды наименьшей упитанности.

У хороших пловцов из рыб использование тела в качестве движителя привело к его латеральному уплощению, а это удовлетворяет двум механическим условиям работы движителя: увеличивает латеральную стабильность тела (вследствие уменьшения толщины) и увеличивает его боковую поверхность. У ластоногих латеральные ундуляции тела также создают определенную движущую силу, однако на большем своем протяжении ширина их тела больше высоты. Такое строение тела связано, очевидно, с тем, что часть жизни они проводят на суше (твердом субстрате).

Развитие ундуляционного движителя у настоящих тюленей шло, в отличие от китообразных и сиреновых, по пути постепенной редукции хвоста и превращения задних конечностей в лапы в качестве основного пропульсивного органа водной среды. В конечном итоге это привело к максимальной концентрации локомоторной нагрузки в заднем отделе тела. Более ранние стадии филогенетического развития такого движителя находим у выдры, калана и миоценового семантора.

У всех китообразных и сиреновых хвост расположен горизонтально и движущая сила создается за счет его колебательных движений в дорсовентральном направлении. Подобное положение хвоста и направление его колебаний многие исследователи объясняют тем, что эти животные регулярно поднимаются на поверхность, чтобы набрать воздух в легкие. Хотя такая необходимость имеется и у настоящих тюленей, их задние лапы колеблются в латеральном направлении.

Как уже говорилось выше, настоящие тюлени при медленном поступательном движении работают передними конечностями. В это время задние конечности могут совершенно бездействовать. По наблюдениям за плаванием тюленей каспийского, гренландского, серого и других видов передние лапы используются в качестве движителя сравнительно редко при плавании на короткие дистанции. При выводе из действия пары задних лап каспийский тюлень движется за счет передних лап и латеральных изгибов тела. Лапы отводятся в стороны от тела в горизонтальном положении, ставятся под некоторым положительным углом атаки

к направлению движения и резко приводятся вниз по направлению к телу. Цикл работы ластов повторяется. Пропульсивная сила при работе передних ластв образуется небольшая. Скорости движения тюленей разных размеров при данном способе плавания приведены ниже (см. раздел 2.2.4) Поворот в горизонтальной плоскости затрудняется, достигается он в основном за счет латерального сгибания всего тела и работы противоположного направлению поворота переднего ластва. Животные переворачиваются на спину и часто отдыхают. При фиксации пары передних ластов ныряние, выныривание и движение по горизонтали совершаются так же успешно, как и в норме. Однако быстрые повороты в горизонтальной плоскости несколько затрудняются; для этого тюленю приходится резко отклоняться всем корпусом в сторону поворота и соответственно снижать скорость движения. В этом случае работает в основном задний ластв со стороны тела, противоположной направлению поворота. Ластв в собранном виде резко отводится в сторону от тела, в точке максимального отведения полностью расправляется в стопе и в таком положении приводится к телу. Противоположный задний ластв в собранном или незначительно расправленном виде приводится к телу и отводится от него с меньшей амплитудой и частотой.

По нашим наблюдениям тюлени работают одновременно передними и задними ластами чаще всего в начале движения и при резких бросках на небольшие дистанции — совершают передними ластами несколько гребков, затем складывают их вдоль тела и дальше двигаются только с помощью задних ластов и тела. В момент рывка продуцируется движущая сила такой величины, за счет которой тюлени способны совершать значительные прыжки над поверхностью воды. Так, Г.А. Пихарев (1940) описывает момент взобрания крылатки на льдину: "... подплывая к льдине, зверь делает в воде разгон и громадным прыжком, не касаясь края, выскакивает на льдину, зачастую на метр возвышающуюся над водой". Во время кормления каспийских тюленей в Батумском аквариуме и гренландских тюленей в аквариуме ИнЖОМа нам много раз приходилось наблюдать, как животные выпрыгивают из воды для того, чтобы взять рыбу из рук. Не совершая разгона, а прямо с места тюлень высовывается из воды настолько, что в воде остаются лишь работающие задние ласты (рис. 17). Рывок совершается за счет работы задней пары конечностей, ундуляций тела в латеральном направлении и резких гребковых движений передними ластами. Весь механизм приводится в действие одновременно.

Новорожденные большинства видов ластоногих в течение некоторого времени избегают воды. Лишь с накоплением подкожной жировой прослойки определенной толщины и после линьки они начинают сходить в воду и самостоятельно добывать пищу. Сход в воду не всегда совпада-

ет с завершением линьки, иногда, несмотря на ее окончание, животные не решаются спускаться в воду. Однако известно много случаев, когда малыши, еще не совсем перелиняв и не накопив определенного количества подкожного жира, необходимого как в качестве запаса питательных веществ, так и для предохранения от чрезмерного переохлаждения в воде, сходили в воду в поисках пищи (в случае гибели матери или по каким-либо другим причинам). Такие животные, как правило, менее упитаны и не достигают размеров и массы, свойственных данному виду в норме. Новорожденные некоторых видов тюленей в первый же день жизни способны самостоятельно плавать в воде. Это свойственно детенышам тюленя-монаха, нерпы обыкновенной и некоторых других видов. Сошедшие в воду молодые животные в первое время чувствуют себя неуверенно, весьма неуклюже плавают и редко ныряют, предпочитая оставаться на поверхности, не умеют регулировать свое дыхание и поэтому то и дело высовываются из воды. Плавают они в основном за счет работы передних ластов и латеральных ундуляций тела. Задние лапы большей частью собраны в стопе и не работают. Малыши плавают, загребая поочередно передними конечностями (по-собачьи), или оба лапа одновременно производят гребковые движения, в воде они долго не задерживаются и после короткого плавания стремятся вылезти на льдину или берег. Только со временем они начинают использовать, как и взрослые особи, в качестве основного движителя заднюю пару конечностей и самое тело, при этом не исключена возможность самостоятельного использования передних ластов в качестве локомоторного органа при плавании на сравнительно небольшие дистанции.

2.2.3. Локомоция в воде ушастых тюленей

Киносъемка, визуальные наблюдения за плаванием сивучей и котиков на воле и в аквариумах, эксперименты с молодыми котиками, охотно идущими в воду, у которых поочередно выводили из действия передние и задние лапы, свидетельствуют о том, что основным движителем у этих видов ластоногих является пара передних ластов и тело. Задние конечности также способны быть движителем при плавании на сравнительно небольшие расстояния.

Последовательность работы передних ластов взрослого котика при прямолинейном поступательном движении заключается в следующем. Лапы отводятся от тела вперед и вверх в горизонтальном положении или под некоторым положительным углом атаки ($5-10^{\circ}$), ставятся под углом, близким к прямому, относительно продольной оси тела, затем приводятся вниз и назад, несколько сгибаясь в дистальных частях и прижимаются к телу. Далее этот цикл повторяется. Причем задние лапы вытянуты вдоль про-

дольной оси тела, поставлены вертикально или под некоторым углом друг к другу (*Л*-образно) и не принимают участия в создании пропульсивной силы (рис.18).

При выведении из работы пары передних ластов функцию движителя у котиков брали на себя задние лапы и тело животного. Задние конечности и тело совершали латеральные ундулирующие движения и работа их была несколько подобна таковой настоящих тюленей. Следует отметить, что при активном гребке каждого лапаста, т.е. при работе стопы, лапа раскрывается не полностью. Очевидно, это связано с тем, что у котика, как, по-видимому, у всех ушастых тюленей, мышцы, участвующие в изменении положения пальцев и способствующие растяжению или сжатию плавательной перепонки, развиты значительно слабее, чем у настоящих тюленей; у последних эти мышцы в 5 раз мощнее, чем у сивуча (Соколов А.С., 1966). Иногда оба задних лапаста, имеющие вертикальное положение, одновременно отводятся в стороны и производят резкий толчок назад, затем лапы снова принимают первоначальное положение. Латеральные ундуляции тела при таком способе локомоции не наблюдаются. Таким способом, однако, животные долго плавать не могут и всегда стремятся выбраться на берег. В большинстве случаев движение котиков за счет работы задней пары конечностей и латеральных ундуляций тела совместно с действием передних конечностей является второстепенным и применяется животными для создания больших ускорений в момент броска на небольшие расстояния.

Автору часто приходилось наблюдать за выпрыгиванием из воды одиночных особей или групп из нескольких особей северных и южных котиков (на о-ве Тюленьем и Командорских о-вах, в Калининградском зоопарке и в аквариуме ИнБЮМа АН УССР), напоминающем выпрыгивание китов. В таких случаях локомоция обеспечивается работой передних ластов, дорсовентральными ундуляциями тела и толчками задних конечностей. Задние лапы в момент выпрыгивания животного из воды резко приводятся вниз, вентрально. Животное движется по синусоиде. Скорость плавания котиков этим способом наибольшая и он характерен в основном взрослым особям; исключения составляют беременные самки (Fiscus et al., 1965).

Первые 3-4 недели после рождения детеныши котиков избегают воды, хотя, случайно попадая в море, могут проплыть несколько десятков метров (Дорофеев, 1964; Paulian, 1964, и др.). По истечении этого срока малыши начинают сходить в воду. Движение в воде осуществляется за счет работы передних ластов, как и у взрослых особей.

В связи с тем, что основным органом локомоции в воде у ушастых тюленей являются передние лапы, длина их у всех представителей се-

мейства превышает длину задних и составляет не менее 1/4 длины тела; они также мощнее задних. У сивуча передние лапы составляют приблизительно 25 % длины тела (Смирнов, 1929; Kenyon, Rice, 1961; Чапский, 1963; Соколов А.С., 1969, и др.). Передние лапы калифорнийского морского льва заметно превышают по длине задние (Ehlers, 1957; Kenyon, Scheffer, 1955). У котиков передние лапы не намного больше задних. Так, у южного морского котика соотношение длины переднего и заднего лапов равно 18/16 (Wilson, 1907).

В.Ф.Мужчинкин (1964) проследил закономерности развития передних и задних конечностей северных котиков в эмбриональном и постэмбриональном периодах. Он отметил значительное опережение развития задних лапов по сравнению с передними, причем у самок этот процесс идет быстрее. Интенсивное развитие задних конечностей объясняется тем, что на них приходится большая нагрузка чем на передние, при передвижении котиков по твердому субстрату. В то же время раннее окостенение костей передних лапов способствовало бы замедлению их роста и развития, что отрицательно сказалось бы на способности животного к плаванию.

Передние лапы ушастых тюленей намного мощнее задних. А.С.Соколов (1966, 1969), детально исследовав мускулатуру грудных и тазовых конечностей различных видов ластоногих, пришел к заключению, что у сивучей масса мускулатуры передних конечностей в 8 раз больше, чем задних, у моржа - в 4 раза, а у настоящих тюленей в 2-3 раза. Это связано с различными способами локомоции представителей разных семейств и находит отражение также в пропорциях тела и площади опорной поверхности лапов. У сивуча площадь обоих передних лапов примерно равна площади наибольшего поперечного сечения тела (93 %), у моржа в 2 раза меньше, а у настоящих тюленей составляет: 26 (лахтак) 35,7 (ларга), 35,0 (крылатка) и 33 % (акиба).

Мы определяли длину и площадь передних и задних лапов каспийских тюленей и северных морских котиков разных размеров (табл.9,10). Из таблиц видно, что относительная длина передних и задних лапов и их площадь в абсолютных величинах увеличивается с ростом животных, в то время как относительная площадь обеих пар лапов уменьшается. Относительная площадь передних и задних лапов взрослого каспийского тюленя приблизительно равна таковой акибы. У северных морских котиков в онтогенезе относительная длина передних и задних лапов не подвержена сколько-нибудь значительным изменениям, в то же время относительная площадь передних лапов с возрастом уменьшается, а абсолютная длина растет. Объяснить это явление можно тем, что площадь лапа с возрастом животного увеличивается менее интенсивно, чем площадь попе

Т а б л и ц а 9. Изменение относительной длины переднего (L_n) и заднего (L_z) ластов и их площадей (S_n и S_z) с возрастом у каспийского талена (Рива саргиса)

n	L_c		$L_n, \% L_c$	$L_z, \% L_c$	S_n	S_z	$S_n, \% S_m$	$S_z, \% S_m$
	Колесования	M						
4	75,0-85,0	79,0	17,6	22,2	80,0	140,0	23,0	68,0
3	86,0-90,0	88,0	17,0	22,0	89,0	153,0	-	-
5	91,0-95,0	93,5	16,8	21,3	98,0	160,0	20,0	61,0
4	96,0-100,0	97,3	16,5	20,5	99,0	175,0	-	-
2	101,0-105,0	103,0	15,9	20,1	100,0	182,0	18,0	55,0
7	106,0-110,0	108,0	15,7	19,8	107,0	203,0	-	-
8	111,0-115,0	112,0	15,6	19,5	110,0	220,0	-	-
10	116,0-120,0	118,5	15,4	19,3	118,0	242,0	-	-
5	121,0-125,0	123,0	15,0	19,3	126,0	266,0	16,0	46,0
3	126,0-130,0	128,0	14,6	19,0	134,0	289,0	-	-
6	131,0-135,0	133,0	14,3	18,9	148,0	310,0	15,0	44,0

Т а б л и ц а 10. Изменение относительной длины переднего (L_p) и заднего (L_z) лап, абсолютной и относительной (к наибольшему сечению тела S_m) площади переднего лапа (S_p) с возрастом у северного морского котика (*Callorhinus ursinus*)

L_c	$L_p, \% L$	$L_z, \% L_p$	S_p	$S_p, \% S_m$
60,0	32,5	31,1	111,0	93,0
64,0	32,9	31,3	-	-
68,0	31,3	30,2	-	-
70,0	32,1	31,1	-	-
75,0	31,3	30,0	170,0	89,0
113,0	32,7	30,5	320,0	70,0
124,0	31,6	30,2	524,0	65,0
127,0	30,0	29,1	-	-
143,0	32,0	30,9	560,0	58,0
153,0	32,0	31,3	-	-
162,0	30,2	29,6	625,0	47,0
200,0	29,0	28,3	660,0	46,0

речного сечения тела. Отсюда можно заключить, что передние лапы морских котиков, являясь основным двигателем в воде, по относительной площади примерно равны площади задних лап морских котиков каспийских тюленей — основного органа их пропульсации в воде.

Форма заднего лапа у различных представителей семейства ластоногих в зависимости от функции может быть двоякой: с незначительной вырезкой (внемкой), когда первый и пятый пальцы по длине почти не отличаются от трех средних (ушастые тюлени) или несколько больше (настоящие тюлени), а иногда со значительно большей вырезкой (тюлень-монах), когда три средних пальца короче и слабее крайних. Большая вырезка на задних лапах представителей рода тюлень-монах является одним из систематических признаков (Смирнов, 1929).

В главе I мы говорили о том, что назначение двухлопастного лапа состоит в обеспечении автономности действия верхней и нижней его частей, благодаря которому при работе лапа возникает сила, направленная в вертикальной плоскости под некоторым углом к продольной оси тела животного, заглубляя или приподнимая его заднюю часть. Ю.Г.Алеев (1959, 1976) отмечает, что развитие двух лопастей в хвостовом плавнике нектеров определяется в основном особенностями обтекания тела животного встречным потоком воды. Внемка на хвостовом плавнике предотвращает образование здесь вихрей отрыва и обеспечивает таким образом высокую продуктивность работы хвостового плавника как движителя. Поэтому вертикально поставленные и максимально расправленные задние лапы с большой вырезкой представляют собой приспособление, смысл которого заключается в выносе верхнего и нижнего их краев за

пределы зоны вихреобразования. Ласты подобной формы свойственны всем настоящим тмленям, у которых они несут основную нагрузку в качестве органа локомоции в воде. Особенно в этом отношении отличаются от всех настоящих тмленей представители рода тмлень-монах, — обитатели теплых и умеренных вод, где вязкость воды наиболее низкая, а объекты питания — такие хорошие пловцы, как скумбрия (род скумбрия), пеламида (род пелагида), ставрида (род ставрида) и др. (Сальников, 1961), вынуждают этих ластоногих двигаться с большими скоростями. Помимо всего прочего, интенсивность развития вихрей зависит от формы тела, строения покровов и скорости поступательного движения.

Для суждения о гидродинамических качествах задних конечностей ластоногих обратимся к методике оценки таковой хвостового плавника рыб. Как указывал Дж. Е. Харрис (Harris, 1953), форма плавника с отклоненным назад ведущим краем и выемчатым задним краем является типичной несущей плоскостью обитателей водной среды, энергетически выгодной не только для хвостового плавника — основного органа локомоции, но и для других плавников. Причем выемчатый хвостовой плавник создает большую подъемную силу по сравнению с невыемчатым. Плавники такого строения свойственны быстрым и выносливым пловцам. Распространяя это положение на ластоногих, можно предположить, что для представителей некоторых видов настоящих тмленей с задними ластами подобной формы характерны более высокие скорости движения на довольно значительные расстояния, чем видам, которые не имеют вырезки на задних ластах. В то же время сильно выемчатые задние ласты не могут обеспечить развития больших ускорений на сравнительно коротких дистанциях; при рывках резкое увеличение угла атаки ведет к потере скорости. Большинство ластоногих имеет менее выемчатые задние ласты и способны создавать значительное ускорение при плавании на короткие дистанции, не теряя скорость даже при сравнительно больших углах атаки. Помимо этого ласты такой формы удобны для совершения резких поворотов в горизонтальной и вертикальной плоскостях, по сравнению с сильно выемчатыми.

Уменьшение КПД движителя, т.е. хвостового плавника, у быстроплавающих рыб, таких, как скумбрия, тунец, парусник, объясняется не только тем, что их поступательному движению сопутствуют "паразитные" силы, как указывает В.В. Шулейкин (1934), но также уменьшением относительной площади рабочей поверхности движителя (Алеев, 1963а). Подавляющее большинство ластоногих обладает значительно большим КПД движителя, чем вышеупомянутые рыбы, так как с увеличением площади поверхности движителя, т.е. площади задних ластов, за счет их малой выемчатости увеличивается локомоторная сила, которую она продуциру-

Т а б л и ц а II. Изменение морфологических параметров у некоторых ластоногих в онтогенезе

l_c	l_c	$H, \% L$	$l_c, \% L$
Каспийский тюлень (<i>Phoca caspica</i>)			
83,0	2,6	2,1	23,5
93,0	2,7	21,5	23,9
100,0	2,9	22,6	25,0
110,0	2,9	23,7	25,3
122,0	3,0	24,0	26,5
126,0	3,0	23,0	26,7
135,0	3,0	23,7	25,9
Гренландский тюлень (<i>Pagophoca groenlandica</i>)			
79,0	2,6	24,5	25,3
90,0	2,7	25,7	26,2
107,0	2,8	27,1	28,0
124,0	2,9	25,0	27,1
130,0	2,9	24,8	26,9
169,0	3,0	23,0	25,2
176,0	3,0	23,1	25,0
Северный морской котик (<i>Californinus ursinus</i>)			
57,5	1,0	20,0	12,2
70,2	1,0	21,3	13,1
113,0	1,1	22,1	15,0
127,0	1,0	23,6	14,1
143,0	1,1	24,5	14,6
153,0	1,1	24,8	15,4
162,0	1,0	24,0	15,3

В.В.Овчинниковым (1966а) - для рыб, А.В.Чепурновым (1966) - для китообразных: $l_c = l_c / S_c$, где l_c - относительное поперечное удлинение заднего лапа, S_c - площадь лапа в максимально расправленном виде, определяемая по очертанию лапа на миллиметровой бумаге в определенном масштабе, l_c - поперечный размах нормально расправленного лапа.

Дж.Р.Нарселл (1958), рассматривавший хвостовой плавник как несущую плоскость, пришел к заключению, что с увеличением относительного поперечного удлинения хвостового плавника эффективность создаваемой им подъемной (движущей) силы увеличивается. У рыб, приспособленных к длительному быстрому передвижению, плавник имеет поперечно удлиненную форму и характеризуется высокими значениями l_c .

Мы определили значения l_c для некоторых ластоногих (табл. II). При анализе полученных данных учитывали два момента: первый, когда задние конечности ластоногих всегда или почти всегда выполняют роль

ют при движении. Очевидно, такое строение задних лап приобретает большое значение у данной группы животных и в особенности у настоящих тюленей, имеющих в течение длительного времени года положительную плавучесть и при этом способных к броскам в погоне за добычей и нырянию на довольно значительные глубины (до 600 м - тюлень Узделла; Кооуман, 1966).

Движущая сила, создаваемая лаптом, зависит от его относительного поперечного удлинения, которое в свою очередь может быть определено по формуле относительного поперечного удлинения крыла самолета произвольной формы, неоднократно использовавшейся при исследовании водных животных Дж.Р.Нарселлом (Nur-sall, 1958), В.В.Барсуковым (1959), Ю.Г.Алеевым (1963а),

двигателя (каспийский и гренландский тюлени), и второй, когда задние лапы не являются основным локомоторным органом и животные используют их в качестве двигателя сравнительно редко (северный морской котик). Причем, как видно из табл. II, у северного морского котика, независимо от возраста, относительное удлинение лапы остается постоянным ($\lambda_c = 1,0 - 1,1$) и не испытывает сколько-нибудь заметных колебаний. Наибольшая относительная высота тела у этих животных всегда превышает относительный поперечный размах заднего лапы, что также может свидетельствовать о довольно низких гидродинамических качествах. Что же касается гренландского и каспийского тюленей, то у них относительное удлинение заднего лапы больше ($\lambda_c = 2,6 - 3,0$). В онтогенезе происходит некоторое увеличение показателя λ_c , свидетельствующее о совершенствовании в онтогенезе гидродинамических качеств заднего лапы как двигателя; соответственно увеличивается скорость плавания животных. Относительная высота тела и поперечный размах заднего лапы связаны прямой зависимостью с наибольшей высотой тела.

По сравнению с быстроплавающими зунектонными животными, такими, как тунец (*Germa alalunga* Bon.; $\lambda_c = 5,0$), меч-рыба (*Xiphias gladius* L.; $\lambda_c = 5,0$) (Алеев, 1963а), сейвал (*Balaenoptera borealis* Less.; $\lambda_c = 4,9$), финвал (*Balaenoptera physalus* L.; $\lambda_c = 4,6$) (Чепурнов, 1966), исследованным ластоногим свойственны более низкие значения изученных параметров.

2.2.4. Скорость плавания ластоногих

В настоящее время нет достаточно точных методов для получения объективных данных о скоростях движения водных животных в естественных условиях. Многочисленные методики измерения скоростей плавания в основном рассчитаны на эксперименты в садках, гидрлотках и гидроканалах различных систем, океанариумах, аквариумах, бассейнах и т.д. Это 1) измерение скорости животного в потоке воды; 2) хронометрирование отрезка пути, проплываемого животным; 3) кинематографическая съемка; 4) измерение скорости разматывающейся нити, один конец которой прикреплен к движущемуся животному, а другой находится в руках у наблюдателя; 5) измерение скорости животных с судов, двигающихся параллельным курсом; 6) слежение за перемещением исследуемых животных (телеметрия, мечение); 7) эхолотирование и др. Подробный обзор существующих методов измерения скоростей плавания водных животных дан в работе В.Т. Комарова (1976). Довольно хорошо изучены рыбы, сведения о скоростях плавания которых (максимальной, средней, крейсерской, бросковой и т.д.) довольно обширны в отечественной и зарубежной литературе. Что же касается скоростей движения

таких крупных гидробионтов, как китообразные и ластоногие, то они немногочисленны и весьма отрывочны. При этом методики, с помощью которых получены эти данные, зачастую не приводятся. Так, Х.Н.Эллиотт (Elliott, 1886) сообщает, что средняя скорость плавания сивуча 6 - 7 миль/ч, а во время преследования добычи до 15 миль/ч. Н.А.Волошинов (1889) считает, что средняя скорость плавания котика велика, так как плывя около парохода, медшего со скоростью более 10 узлов, животное успевало выделять восьмерки, выпрыгивая из воды, проплывая под носом парохода. Е.И.Евдокимов (1964) определил, что скорость движения котиков, плывущих параллельно курсу корабля, равна 9-11 км/ч. К.Рей (Ray, 1963) сообщает, что ушастые тюлени способны развивать скорость до 33 км/ч, настоящие тюлени плавают в воде со скоростью не более 22 км/ч, а большинство из 10 видов, за движением которых ему пришлось наблюдать, плывут со скоростью 15 км/ч. Каким методом определены эти скорости, автор не указывает. Дж.Е.Кинг (King, 1964) сообщает, что в момент рывка ластоногие способны развивать скорость до 22-27 км/ч. Надо полагать, такие скорости достигаются животными лишь при плавании на незначительные расстояния и в момент броска. Хотя ластоногие и причисляются к медленноплавающим гидробионтам, однако по скорости плавания их можно сравнить с некоторыми китообразными. Так, максимальная скорость плавания горбатого кита (*Megaptera nodosa*) не превышает 27 км/ч, серого кита (*Eschrichtia gibbosus*) 13-18 км/ч, южного кита (*Eubalaena glacialis*) 13-17 км/ч (Зенкович, 1937; Виноградов, 1949; Chittleborough, 1953; Bellomy, 1956; Томлин, 1962). Принято считать, что наибольшие скорости плавания характерны для видов, совершающих длительные сезонные миграции на большие расстояния. Такие миграции свойственны котикам, сивучам, Гренландским тюленям, крылаткам, хохлачам и некоторым другим ластоногим. По-видимому, эти виды обладают сравнительно высокими скоростями плавания на большие расстояния.

Косвенным методом определения средних скоростей движения является мечение животных. Е.Сивертсен (Sivertsen, 1941) приводит данные о постепенном перемещении серок гренландского тюленя к северу от Воронки Белого моря, а также о вероятном пути, пройденном мечеными экземплярами. Средняя скорость передвижения этих особей составляла около 3 миль/сут, т.е. равнялась скорости дрейфа льда в этом районе. Можно предположить, что серки гренландского тюленя, активно мигрируя в указанном направлении, иногда вылезают на лед и дрейфуют на нем. В связи с тем, что животные в период миграции могут останавливаться для питания или отдыха, метод мечения ненадежен даже при определении средних скоростей плавания.

Основным фактором, определяющим скоростные качества любого вида ластоногих, является их экология. Ластоногим, в кормовом рационе которых преобладают такие хорошие пловцы, как пелагические рыбы и головоногие моллюски, свойственны относительно высокие скорости плавания, поскольку с развитием приспособлений, связанных с захватом подвижной жертвы, совершенствуется вся организация хищника, в том числе и локомоторные органы. К таким животным относятся морской лев, котик, крылатка, морской леопард, тюлень-монах и другие виды.

Скорость плавания разных видов ластоногих мы определяли в естественных условиях во время многочисленных экспедиций и в аквариумах, бассейнах и гидроканалах. В бассейне Калининградского зоопарка в 1966 г. определяли скорость плавания двух особей капского котика длиной 93,0 и 124,0 см. Для этого вдоль ограды бассейна отмеряли расстояние, равное 15 м. На отметке 16-17 м в бассейн бросали свежую рыбу, после чего животное сразу же устремилось к добыче. Момент пересечения котиком стартовой отметки фиксировали секундомером, и как только животное достигало 15-метровой отметки, секундомер останавливали. С каждым животным проведено по 10 опытов. Скорость плавания котика длиной 93,0 см колебалась в пределах 3,8-4,3 м/с, а длиной 124,0 см - 3,8-4,7 м/с. В аквариуме ИИБУМ АН УССР определяли скорость плавания двух самцов южного морского котика длиной 125,0 и 154,0 см в момент броска за добычей и при длительном плавании по кругу бассейна. Скорость при броске у котика длиной 154,0 см составила 4,0-4,7 м/с; длиной 125,0 см - 3,8-4,3 м/с. Частота локомоторных движений лапами при этих скоростях достигала 2,0-2,5 Гц. При спокойном плавании скорость колебалась от 2,0 до 2,4 м/с, а частота работы двигателя составляла 1,0-1,5 Гц. По всей видимости, такие скорости характерны данному виду ластоногих и в естественных условиях во время миграции на большие расстояния.

На о-ве Тюленьем и Командорских о-вах предельные скорости плавания взрослых северных морских котиков в момент броска (на небольшие дистанции, до 40-50 м) достигали 6,0-7,5 м/с, а у сивуча была несколько выше - 8,0-9,0 м/с.

Скорость плавания каспийских тюленей разного возраста при различном участии ластов в работе измеряли в естественных условиях с помощью тонкого прочного шнура, размеченного на метры, один конец которого привязывали к телу животного, а другой находился в руках экспериментатора (Мордвинов, 1968). Время, за которое тюлень разматывал определенное количество метров шнура (50 м), фиксировали секундомером.

Наблюдения за поведением животных вели с судна. Исследования проводили при следующих условиях: работе обеих пар лап; выключении из работы одного из задних лап путем перевязки его в собранном (сжатом) в стопе виде; выведении из работы обоих задних лап (лапы прижимали друг к другу и туго связывали). В каждом случае было проведено от 5 до 10 опытов. Эти эксперименты позволили установить роль обеих лап, одного заднего лапа, передних лап и самого корпуса тлени в создании локомоторной силы. Оказалось, что с выведением из работы одного из задних лап скорость движения тленей разных размеров снизилась незначительно. Так, у животных длиной 82,5 и 118,0 см скорость уменьшилась на 0,8 км/ч при разных абсолютных значениях скоростей их плавания, а у тлени длиной 126,0 см скорость снизилась на 2,0 км/ч. При отключении обоих задних лап из работы скорость плавания уменьшалась значительно по сравнению с таковой в первом эксперименте (табл. 12).

Т а б л и ц а 12. Скорость плавания каспийских тленей при разном участии задних лап

L _c	V, км/ч								
	при работе обеих лап			при работе одного лапа			при выключении обеих лап		
	н	Колебания	М	н	Колебания	М	н	Колебания	М
82,5	5	7,8-8,1	8,0	5	7,1-7,3	7,2	5	1,2-1,4	1,3
118,5	10	8,1-11,2	9,5	5	8,1-9,1	8,7	5	1,8-2,0	1,9
126,0	6	9,5-12,6	10,7	5	8,4-9,4	8,8	5	1,9-2,1	2,0

Таким образом, проведенные опыты наглядно показывают, какую важную роль выполняют задние конечности в продуцировании пропульсивной силы у настоящих тленей, хотя и передние лапы способны создавать некоторую локомоторную силу при плавании. Максимальная скорость, которую удалось зафиксировать у животного длиной 126,0 см, составила 12,6 км/ч. Учитывая, что движения животных были несколько стеснены тонким шнуром, привязанным к задней части тела, и что сам шнур в воде испытывает некоторое (хотя и небольшое) сопротивление, можно предположить, что максимально доступные скорости плавания в естественных условиях взрослых тленей этого вида находятся в пределах 13,0-14,0 км/ч.

2.3. Водная локомоция птиц

Изучение водной локомоции птиц весьма проблематично, поскольку наряду с видами и даже целыми отрядами, представители кото-

рых полностью утратили способность к полету и перешли к обитанию в водной среде (например, *Sphenisciformes*), существуют и такие, которые проводят в воде или у воды лишь небольшую часть времени и, следовательно, степень изменения формы тела, строения движителей, механизмы передвижения по поверхности воды и в ее толще, а отсюда и экономичность плавания у разных видов птиц сильно различаются. Особый интерес для нас представляют ныряющие и плавающие в толще воды формы.

По использованию той или другой пары конечностей в качестве основных локомоторных органов водной среды всех водоплавающих птиц можно разделить на две группы: а) плавающие с помощью крыльев (*Sphenisciformes*, *Alcidae* и др.) и б) движущиеся в воде исключительно или главным образом за счет задней пары конечностей (*Anatidae*, *Phalacrocoracidae*, *Gaviidae*, *Podicipedidae* и др.). Есть виды, которые не плавают, а бегают по дну, будучи при этом полностью погружены в воду. Например, обыкновенная оляпка (*Cinclus cinclus* L.) бегают по дну ручьев, распрямив крылья, но крылья у нее служат не для создания пропульсивной силы, а для удержания в толще воды, так как тело птицы имеет резко положительную плавучесть. Особый способ занывания, но без плавания в воде, характерен скопе, олушам, крачкам, некоторым трубконосым. Они с разлета бросаются в воду, достигая глубины 1 м или чуть более, а затем сразу же выплывают на поверхность, используя в качестве движителя крылья и ноги.

Принято считать, что у видов, перешедших к ныранию и плаванию от полета (с воздуха), основным движителем в толще воды стали крылья, в то время как у перешедших к ныранию от плавания — тазовые конечности. Бакланы и змеешейки движутся по поверхности воды и под водой при помощи ног, но, по всей вероятности, эти птицы перешли к подводному плаванию от нырания с фиксированием, свойственного многим представителям пеликанообразных (Курочкин, 1968).

Локомоции птиц по поверхности воды и в ее толще посвящен ряд работ отечественных и зарубежных авторов (Townsend, 1924; Dabelow, 1925; Frank, Neu, 1929; Neu, 1931; Stolpe, 1932; Гладков, 1937; Красовский, 1940; Veselovsky, 1955; Zigmund, 1959; Storer, 1960; Мордвинов, 1977б, в, 1980; Anders, 1979, и др.), однако этот вопрос рассмотрен еще далеко не всесторонне и не все виды исследованы в равной мере. Сравнительно хорошо изучено плавание и ныряние птиц, у которых основным движителем является задняя пара конечностей. Особо хочется отметить работы Е.Н.Курочкина (1967, 1968, 1971) и Е.Н.Курочкина, В.Г.Васильева (1966). Что же касается птиц, передвигающихся в толще воды с помощью крыльев, в частности чистиковых, то сведений о механизме их пла-

вания явно недостаточно и они фрагментарны (Дементьев, 1940; Гафта-новский, 1951; Карташов, 1955, и др.). То же можно сказать относительно пингвинов (Murray-Levick, 1914, 1915; Murphy, 1915; Brocks, 1917; Neu, 1931; Simpson, 1946; Oehmichen, 1950а, б; Мордвинов, 1980, 1981; Nachtigall, Bilo, 1980, и др.).

Птицы, использующие заднюю пару конечностей в качестве органов propulsion при движении в воде, действуют ими двояко: у одних видов (бакланы, змеешейки и др.) при гребке лапы расположены непосредственно под телом, толчок направлен прямо назад в вертикальной плоскости; у других (поганки, гагары, лысухи, по-видимому, вымершие гесперорнисы и др.) лапы движутся в стороны от тела, т.е. толчок осуществляется в горизонтальной плоскости. Первый способ энергетически значительно менее выгоден, чем второй, поскольку при такой работе лап создается вредный продольный вертикальный вращающий момент, для ликвидации которого птица вынуждена дополнительно тратить энергию. Ликвидируется этот момент чаще всего с помощью хвоста и шеи в качестве вертикального руля, а это, в свою очередь, ведет к снижению скорости плавания. Такого вращающего момента при движении под водой вторым способом не возникает, так как лапы совершают гребки в горизонтальной плоскости — плоскости приложения основных сил лобового сопротивления. В случае же погружения или всплытия, птицы с таким двигателем способны регулировать направление движения конечностей в плоскости приложения сил. Это является одной из важных адаптивных особенностей работы двигателя. Однако такой механизм действия лап свойствен не всем видам — наиболее характерными представителями являются поганки, отчасти гагары. Что же касается лысухи, то при плавании под водой ее тазовые конечности не способны совершать гребки выше плоскости приложения основных сил лобового сопротивления, по этой причине они не могут функционировать как рули глубины непосредственно в момент создания движущей силы, а только перемещают птицу вперед. Поэтому, как справедливо указывает Е.Н. Курочкин (1968) лысуха не может плавать в горизонтальной плоскости в толще воды, а только вертикально, часто используя для этой цели и крылья.

Высокоспециализированных пловцов, как среди млекопитающих, так и среди птиц, применяющих заднюю пару конечностей в качестве основного органа локомоции, отличает не поочередная, а одновременная их работа. Такой механизм плавания характерен для поганок, гагар, бакланов, уток и некоторых других хорошо ныряющих видов. Плохо же ныряющие птицы обычно гребут лапами попеременно, при этом одна лапа отстает в работе от другой ровно на полпериода. Такой принцип локомоции свойствен и лысухе.

Движения ног при погружении и плавании в толще воды у бакланов, змеееек, уток и некоторых других видов птиц проще, чем у поганок, гагар, лысух. Баклан сначала подтягивает обе ноги в собранном в стопе состоянии к туловищу, затем лапы расправляются в стопе и птица производит ими резкий толчок назад, далее этот цикл повторяется. На рис.19 хорошо прослеживается работа ног краснолицего баклана при прямолинейном плавании в толще воды. Работа конечностей поганок отличается от таковой у бакланов. При плавании по поверхности воды птица совершает гребок с выносом лап в стороны от тела и при завершении толчка ноги сходятся за телом, располагаясь параллельно друг другу, затем наступает фаза пассивного переноса конечностей в собранном виде: лапы, двигаясь по сторонам, от тела, приводятся к нему. Цикл снова повторяется. Такие движения ног выгодны при плавании над водной растительностью и по мелководью, с этим в какой-то степени связано и особое строение стопы. При зануривании и передвижении в горизонтальной плоскости в толще воды с изогнутой шеей и поднятой головой лапы в конечной фазе гребка разворачиваются на 90° и совершают толчок вверх над корпусом, тем самым создавая заглубляющую силу. Такой гребок характерен для чомги (рис.20). В зависимости от условий погружения интенсивность гребка в конечной фазе работы движителя может резко повышаться, что происходит при положительном угле атаки корпуса с изогнутой шеей. Кроме того, плавучесть птицы по сезонам подвержена довольно значительным колебаниям, а это сказывается на работе движителя. В сезоны наименьшей упитанности птице не требуется больших затрат энергии на погружение, действия конечностей в последней фазе гребка (при толчке вверх над корпусом) происходят реже и с меньшей частотой, чем в сезоны максимальной упитанности.

Птицы, плавающие только по поверхности воды и не ныряющие, обладают значительно менее совершенным механизмом локомоции. К примеру, чайки плавают по воде с трудом, виляя корпусом. Работа ног в толчке и при приведении их в исходное положение аналогична таковой при ходьбе. Лапа в момент холостого хода далеко заносится вперед, а гребок завершается при положении цевки, почти перпендикулярном продольной оси тела, т.е. в середине возможного гребка, свойственного лучшим ныряльщикам. Примерно такой же механизм плавания по поверхности воды присущ трубконосам, куликам, речным уткам. Одной из характерных особенностей всех хороших ныряльщиков среди птиц является значительное смещение ног в заднюю часть тела, в отличие от птиц плавающих, но не ныряющих, и это ограничивает способность ныряльщиков передвигаться по твердому субстрату. Чем сильнее связь с водой, тем это ог-

раничение усиливается. Так, поганки и гагары уже не могут передвигаться по твердому субстрату на вытянутых ногах без опоры на цевку.

У представителей другой группы птиц, использующих крылья в качестве основного органа локомоции при плавании в воде, — пингвинов, чистиковых, пеликанов — скелет крыла сильно уплощен. Это снижает встречаемое сопротивление в момент приведения крыльев в исходное для гребка положение и, соответственно, уменьшает общие энергетические затраты на плавание. Уплощенность скелета крыла в большей степени выражена у пингвинов, чем у чистиковых. При передвижении по поверхности воды крылья также являются основным двигателем, особенно у пингвинов, а ноги лишь изредка служат для создания пропульсивной силы. Чистиковые пользуются крыльями в основном при быстром перемещении по воде, а при медленном используют заднюю пару конечностей. Кряква во время заноривания также может применять в качестве двигателя крылья (Schwede, Rutschke, 1978, и др.).

Эксперименты, проведенные в гидротопке с толстокликовой кайрой и золотоволосым пингвином, показали, что способ использования крыльев пингвином и кайрой несколько различен. В подводном положении кайра держит крылья полураскрытыми и никогда полностью не прижимает их к телу. В момент гребка птица производит крыльями взмах вниз и назад, несколько разгибая при этом сочленение кисти с предплечьем; далее крылья занимают первоначальное положение и кайра плывет по инерции (рис. 21). Движение по инерции может быть довольно длительным, до 3 с и более. Ю. М. Кафтановский (1951) указывает, что чистиковые могут совершать крыльями до 15–20 взмахов в минуту. Визуальные наблюдения за подводным плаванием толстокликовой кайры и результаты просмотра киноплёнки показывают, что птица способна производить до 3 и более взмахов в секунду, двигаясь при этом со скоростью 2,5 м/с и более, т. е. совершает в минуту до 100 взмахов.

Как показали визуальные наблюдения и анализ киноплёнки, при прямолинейном поступательном движении пингвина золотоволосого в воде цикл работы крыльев складывается из следующих фаз: а) крылья отводятся вперед в горизонтальном положении или при некотором отрицательном угле атаки ($5-10^{\circ}$; угол атаки крыльев зависит от скорости движения и от заполненности легких и воздушных мешков воздухом, т. е. от плавучести птицы); б) в крайнем переднем (стартовом) положении крылья ставятся под углом, близким к прямому, по отношению к продольной оси тела; в) крылья совершают гребок, двигаясь назад вдоль корпуса. Таким образом, крылья проделывают как бы круговые движения. В конечной фазе работы крылья редко прижимаются к телу, обычно они несколько отведены от тела и выполняют функцию стабилизаторов и рулей

(рис.22). В фазе гребка может создаваться настолько большая движущая сила, что птица способна высоко выпрыгивать из воды. Это нам приходилось наблюдать во время экспериментов с плавающими пингвинами в гидрлотке. По данным Л.О.Белопольского и В.П.Шунтова (1980), пингвины могут выпрыгивать на высоту 4-6 м над поверхностью моря. Частота работы крыльев при скорости 6 м/с и более достигает 4-5 взмахов в секунду. Сопоставление кинограмм подводного плавания морских котиков и пингвинов говорит о большом сходстве работы их движителей (см.рис.18 и 22).

У всех водоплавающих птиц пальцы ног в той или иной степени обтянуты плавательными перепонками (рис.23). У одних видов (крячки, чайки, утки, гагары и др.) только три пальца соединены плавательной перепонкой, причем у крячек она глубоко вырезана, у других видов (бакланы, змешейки) - четыре пальца. У поганок каждый палец в отдельности имеет плавательную лопасть и пальцы между собой не соединены. У лысух плавательные лопасти имеют вид округлых фестонов на пальцах.

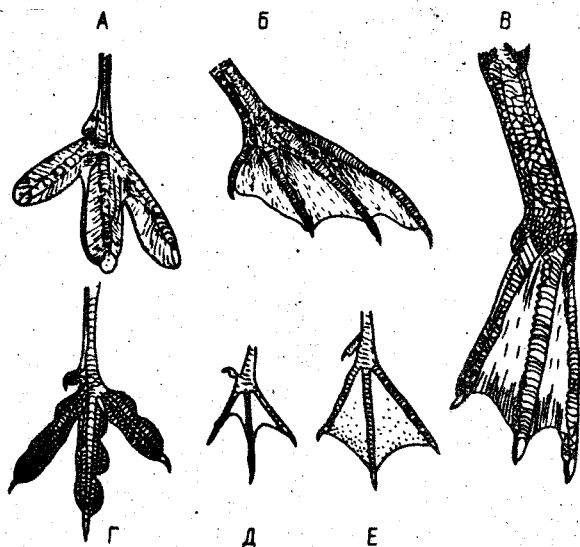


Рис.23. Общий вид лап различных видов водоплавающих птиц: А - поганка, Б - баклан, В - гагара, Г - лысуха, Д - крячка, Е - чайка

Важный показатель эффективности локомоции задних конечностей при плавании - относительное увеличение их гребной поверхности. Общеизвестно, что абсолютное и относительное увеличение площади локо-

Т а б л и ц а 13. Показатели эффективности работы двигателей и летных качеств водоплавающих птиц

В и д	l_c	$\frac{S_c}{\sigma_m^2}$	$\sqrt{S_c} / l_c$	$\frac{S_c \sigma_m^2}{\rho}$	l_u / l_c	l_{np} / l_c	m / S_{np}
Берингийский баклан (Phalacrocorax pelagicus)	71,5	44,0	0,11	0,043	7,8	1,68	1,50
Кергеленский баклан (Phalacrocorax verrucosus)	66,0	43,0	0,11	0,042	7,6	1,62	1,51
Краснолицый баклан (Phalacrocorax urile)	61,0	40,1	0,11	0,040	7,9	1,69	1,48
Чомга (Podiceps cristatus)	58,0	37,4	0,11	0,037	9,5	1,18	1,77
Малая поганка (Podiceps ruficollis)	37,5	35,0	0,11	0,034	9,8	1,31	1,70
Чернозобая гагара (Gavia arctica)	81,0	34,0	0,10	0,036	9,6	1,72	2,00
Обыкновенная гага (Somateria mollissima)	63,0	31,0	0,11	0,032	9,8	1,70	1,20
Толстоклювая кайра (Urile lomvia)	48,0	26,6	0,10	0,023	7,8	1,54	1,10

ИПАТКА (<i>Fratercula corniculata</i>)	33,0	25,4	0,10	0,024	7,9	1,70	1,12
ШЛОХВОСТЬ (<i>Adas acuta</i>)	51,0	23,6	0,10	0,023	10,0	1,65	0,98
ГЛУШИИ (<i>Fulmarus glacialis</i>)	42,0	20,0	0,09	0,020	10,7	2,00	0,46
ОБЫКНОВЕННЫЙ БУРЕВЕСТНИК (<i>Puffinus puffinus</i>)	55,5	18,0	0,09	0,020	11,6	2,23	0,21
ЮЖНЫЙ БУРЕВЕСТНИК (<i>Macronectes giganteus</i>)	57,0	23,0	0,10	0,021	10,7	2,37	0,19
КАНСКИЙ ГОЛУБОК (<i>Diaption caepense</i>)	42,0	23,0	0,10	0,021	10,7	1,95	0,42
ЧЕРНОГОЛОВАЯ ЧАЙКА (<i>Larus melanocephalus</i>)	38,0	15,0	0,08	0,015	11,8	2,16	0,24
КОРОЛЕВСКИЙ ПИНГВИН (<i>Artenodites patagonica</i>)	97,0	15,0	0,07	0,015	6,7	0,70	33,3
ЗОЛОТОВОЛОСНЫЙ ПИНГВИН (<i>Budytes cirrunculorhynchus</i>)	52,0	16,0	0,07	0,016	7,1	0,73	32,2

Примечание. S_c / S_m , $\sqrt{S_c} / L_c$, S_c / S - относительная площадь гребной поверхности ноги лопы; L_{sp} / L_c , L_c / L_c - относительная длина крыла и цевки; $m / S_{кр}$ - относительная нагрузка на крылья.

моторных органов свидетельствует об их способности создавать сравнительно большую пропульсивную силу при движении животного. Однако при этом необходимо учитывать и принцип работы движителя. Индексы гребной площади лап птиц S_c / S_m ; $\sqrt{S_c} / L_c$ и S_c / S в разной степени приуроченных к водной среде, различны, так как ноги несут неодинаковую нагрузку в качестве движителя (табл.13). Эти же показатели для нектоксеронных и ксеронектонных млекопитающих были рассмотрены выше (см.табл.8).

Для всех плавающих птиц характерно относительное укорочение цевки и удлинение гребной лопасти (Гладков, 1937; 1949; Бородулина, 1964; Курочкин, Васильев, 1966; Мордвинов, 1977, и др.), что увеличивает эффективность локомоции задних конечностей. Оптимальным считается примерно одинаковая длина цевки и лапы. Короткая цевка ныряющих птиц приближает лапу к телу, а это снижает сопротивление при пассивном переносе конечности в исходное переднее положение, в то же время короткая цевка дает более сильный толчок. Уменьшение сопротивления при работе цевки достигается также за счет ее особого строения: у большинства видов цевка в поперечном сечении имеет форму капли, обращенной вершиной вперед, так что при рабочем и холостом ходе она испытывает сравнительно небольшое сопротивление.

Анализ данных табл.13 показывает: 1) индексы эффективности локомоции задних конечностей в целом выше у птиц, ныряющих и плавающих в толще воды, чем у ныряющих видов; 2) среди ныряющих птиц эти индексы имеют большие значения у видов, использующих заднюю пару конечностей в качестве основного локомоторного органа. Наибольшую относительную площадь лап имеют бакланы, поганки, гагары. Эти птицы глубоко ныряют, могут подолгу оставаться под водой и проплывать значительные расстояния. В кормовом рационе у них преобладают пелагические объекты, в основном рыба, ловля которых требует высоких скоростей движения. Несколько меньшую относительную площадь лап имеет гага обыкновенная - мелконорякшая и потребляющая в основном малоподвижную пищу (моллюсков, ракообразных). Из рассмотренных видов, применяющих в качестве движителя в водной среде крылья (пингвины, ипатка, кайра), наименьшими значениями индексов лап характеризуются пингвины королевский и золотоволосый. У пингвинов указанные индексы даже ниже, чем у ныряющих птиц. Очевидно, пингвины для передвижения по воде и под водой используют пару задних конечностей значительно реже чистиковых. Самую малую относительную длину цевки имеют пингвины, несколько большую - бакланы, кайра толстоклювая, ипатка, гагара чернозобая и поганки; большую относительную длину цевки имеют ныряющие виды (см.табл.13).

Чем теснее экологическая связь птицы с водной средой, тем худшими летными качествами она обладает. В первую очередь это сказывается на размерах крыльев, поскольку длинные крылья, выступающие за конец тела, создают излишнее сопротивление при движении в толще воды. В качестве показателя, определяющего степень водности птицы и ее летных качеств, мы взяли отношение размаха обоих крыльев к длине тела птицы ($L_{кр} / L_c$). Однако крылья у птиц могут быть длинными и узкими или короткими и широкими, поэтому мы ввели дополнительный показатель - индекс нагрузки на крылья (масса птицы, отнесенная к площади обоих крыльев - $m/S_{кр}$). Эти величины приведены для 17 видов птиц в табл. 13, в которой для сравнения даны значения этих показателей для двух видов пингвинов - птиц, не способных летать. Видно, что из рассмотренных видов наилучшими летными качествами обладают представители отряда трубконосых и черноголовая чайка. У них длина обоих крыльев превышает общую длину тела в 2 и более раз и на каждый 1 см^2 поверхности крыла приходится меньше $0,5 \text{ г}$ нагрузки ($0,19-0,46 \text{ г/см}^2$). Из всех видов парящие птицы (трубконосые и чайки) имеют наибольшие значения отношения размаха крыльев к длине тела. У альбатросов это отношение составляет 3,62 (Гладков, 1949). Далее следуют чернозобая гагара, обыкновенная гага, бакланы, утки и ипатка ($L_{кр} / L_c$ равно $1,72-1,62$), нагрузка на крыло большая и у гагаты достигает даже $2,00 \text{ г/см}^2$. Худшими летными качествами обладают поганки. У них относительный размах крыльев чуть больше единицы, а нагрузка на крылья сравнительно большая ($1,70-1,77 \text{ г/см}^2$). Эти птицы не могут долго находиться в воздухе и большую часть времени проводят на воде. У пингвинов относительная длина крыла несравненно ниже, чем у всех рассмотренных птиц. Длина обоих крыльев составляет только 70-73 % общей длины тела, а нагрузка на поверхность крыла чрезвычайно высока - $32,3-33,3 \text{ г/см}^2$. Необходимо отметить, что упитанность птиц подвержена довольно значительным колебаниям по сезонам, отсюда индекс $m/S_{кр}$ для одного и того же вида может сильно изменяться.

Таким образом, по мере углубления связи птиц с водной средой постепенно ухудшаются их летные качества, о чем можно судить по приведенным индексам, совершенствуются органы локомоции в воде и механизмы их действия, а это, в свою очередь, сказывается на гидродинамике и энергетике плавания.

Г Л А В А 3. ПРИСПОСОБЛЕНИЯ, СВЯЗАННЫЕ С УПРАВЛЕНИЕМ ПЛАВАНИЕМ

Изучение маневренности водных животных вообще и вторичноводных в частности имеет большое значение для лучшего понимания целого ряда вопросов их биологии, таких, как механизмы питания подвижными объектами, спасения от врагов, поведение при брачных играх. Гидродинамические характеристики маневров нектоксеронных и ксеронектонных млекопитающих и птиц, быстрота выполнения поворотов при различных скоростях плавания, радиусы циркуляции не одинаковы у разных представителей и в первую очередь зависят от степени связи вида с водой и характера пищевых объектов. Чем подвижнее жертва, тем большими скоростями плавания и более высокими маневренными качествами обладает хищник. Маневренность и скоростное плавание в целом свойственны большинству видов ластоногих, в кормовом рационе которых преобладают рыбы и головоногие моллюски, а из нектоксеронных млекопитающих — выдры и калану — чрезвычайно подвижным и высокоманевренным животным. Из птиц такими качествами обладают пингвины, чистиковые, гагары, бакланы, поганки и другие птицы. Относительно небольшую скорость движения и низкую маневренность имеют водяная полевка, ондатра, бобр, нутрия, выхухоль и другие виды, питающиеся водной растительностью и малоподвижными бентосными формами.

Особенности внешнего строения вторичноводных позвоночных, форма тела, его изгибаемость в дорсовентральном и латеральном направлениях, а также строение, расположение и работа конечностей и хвоста функционально связаны со стабилизацией и изменением направления движения, сохранением равновесия и торможением. Комплексное использование этих приспособлений обеспечивает хорошую маневренность животным. Все, кому приходилось наблюдать за плаванием ластоногих (особенно представителей ушастых тюленей), выдры, пингвинов, чистиковых, поганок, отмечают их высокие маневренные качества. Они могут легко изменять направление движения в воде, резко подниматься в толще воды вверх и опускаться вертикально вниз, внезапно бро-

саться в сторону и мгновенно останавливаться как на поверхности воды, так и в ее толще.

В ходе онтогенеза у большинства видов более или менее существенно изменяются форма тела, строение и расположение передних и задних конечностей относительно переднего и заднего концов тела, положение центра тяжести и центра продольной проекции тела. Все это не может не отразиться на маневренных качествах. Функциональный смысл таких изменений в большинстве случаев недостаточно ясен. Механизмы выполнения маневров и связанные с ними морфологические особенности внешнего строения этой группы млекопитающих и птиц изучены мало. Сравнительно хорошо в этом отношении изучены рыбы, несколько хуже китообразные и ластоногие, совершенно не исследованы нектосеронные млекопитающие; некоторые сведения имеются о маневренности отдельных видов водных птиц. Недостаточную изученность данного вопроса очевидно можно объяснить отсутствием экспериментальных материалов. В последние годы, однако, возможности наблюдения за плаванием животных значительно расширились благодаря применению киносъемки.

Кинематику и динамику плавания водяной полевки, ондатры, нутрии, бобра, европейской норки, калана, ластоногих, а также водоплавающих птиц, механизмы совершения ими маневров в горизонтальном и вертикальном направлениях, способы торможения, роль в локомоции конечностей, хвоста и самого тела автор изучал на основании многочисленных визуальных наблюдений, а также фото- и киноматериалов. Исследование функции передних и задних лап каспийских тюленей разных размеров и северных морских котиков младших возрастных групп с помощью выведения из действия той или другой пары лап и наблюдения за возникающими при этом дефектами в движениях животных позволили прийти к заключению, что хотя эти опыты объясняют функциональное значение конечностей, но не дают возможности объяснить особенности их морфологии. Последнее оказалось возможным лишь при наблюдении за плавающими животными в естественной обстановке или в аквариумах и гидроканалах, когда обе пары конечностей находились в работе. Поскольку у всех нектосеронных и ксеронектонных млекопитающих и птиц каждая отдельно взятая конечность выполняет не одну, а несколько функций, строение и местоположение их на теле определяются функционированием не только в водной среде, но и на твердом субстрате и в воздухе. Поэтому каждая конечность представляет собой оптимальный вариант, максимально удовлетворяющий целому ряду жизненно важных отправлений. Данное положение справедливо не только по отношению к строению отдельной конечности, но и ко всей организации животного.

3.1. Морфологические особенности, обеспечивающие стабилизацию и изменение направления плавания

Стабилизация и сохранение равновесия при движении в воде, так же 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 животного в воде эти возникающие моменты оказывают восстанавливающее действие. В случае изменения направления движения моменты оказывают разворачивающее действие. Торможение обычно не сопровождается созданием каких-либо вращающих моментов, если положение продольной оси тела при этом не меняется. В то же время создание дополнительных сил сопротивления за счет отведения конечностей в стороны способствует возникновению взаимопоглощающих моментов, т.е. работа конечностей в этом плане по существу направлена на создание стабилизирующих моментов. Поэтому иногда можно видеть, как птицы и млекопитающие, обычно не использующие грудные конечности в качестве основного локомоторного органа, при плавании в толще воды несколько отводят их от тела на короткое время, ликвидируя возникший вредный вращающий момент, т.е. конечности выполняют функцию стабилизаторов.

Как известно, изменение направления движения при плавании осуществляется за счет образования сил, действующих относительно центра динамического давления^I. В момент поворота на животное, плывущее 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, направленную к продольной оси тела. Сила сопротивления воды приложена в центре динамического движения и направлена в сторону, противоположную движению. В случае перемещения животного под углом к направлению своей продольной оси, сила сопротивления имеет составляющую F , направленную к этой оси. Противоположные по направлению силы R и F образуют пару сил, которые создают вращающий момент M , оказывающий стабилизирующее или разворачивающее действие. Действие стабилизирующей пары RF в случае поворота животного в горизонтальной плоскости показано на примере тюленя (рис.24). Величина силы F , а отсюда и величина момента M , прежде всего зависят от площади продольной или вертикальной проекции тела животного, а

^I Точка, в которой приложена полная гидродинамическая сила, действующая на обтекаемое тело.

также от того, в какой плоскости происходит поворот. В том случае, когда центр динамического давления (O) располагается позади центра тяжести (c), стабилизирующий момент будет отрицательным. При этом действие пары сил затрудняет поворот, стремясь отклонить передний конец тела в сторону, противоположную той, в которую осуществляется поворот. Момент будет разворачивающим, т.е. положительным, если центр динамического давления располагается впереди центра тяжести. Этот момент облегчает поворот 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 : $M = \pm Fl$.

Стабилизирующая и рулевая функции корпуса заключаются в образовании моментов, вращающих тело вокруг одной из поперечных осей, проходящих через центр тяжести. Центр тяжести животных находили по методике, применяемой для рыб (Козырев, 1950).

Исследуемое животное передвигали по ребру доски до тех пор, пока обе половины тела не уравновешивали друг друга. Вертикальная плоскость, проходящая через ребро доски, и будет одной из плоскостей искомого центра тяжести. Сначала определяли поперечную ось, на ко-

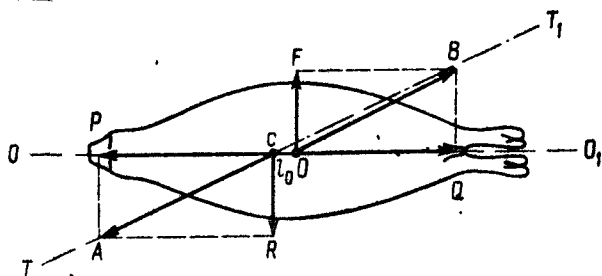


Рис.24. Действие стабилизирующей пары AF : A - сила инерции; B - сила сопротивления; R , F , R , Q - их составляющие; c - центр тяжести; O - центр динамического давления; l_0 - плечо момента AF ; T, T_1 - траектория движения; OO_1 - продольная ось тела

торой лежит центр тяжести, а затем продольную. Пересечение этих осей и есть искомым центр тяжести. Центр тяжести у всех исследованных видов расположен несколько дорсальнее продольной оси тела. Истинное положение центра динамического давления у животных определить практически невозможно, поскольку картина обтекания тела встречным потоком воды чрезвычайно сложна. Однако ясно, что местоположение цент-

ра давления отчасти зависит от местоположения центра продольной проекции тела, и перемещение центра тяжести вперед способствует перемещению в том же направлении центра динамического давления. Поэтому уменьшение расстояния от центра динамического давления до центра тяжести ведет к уменьшению плеча Z в приведенной выше формуле. Центр продольной вертикальной проекции находили следующим образом. На миллиметровой бумаге в масштабе вычерчивали продольный вертикальный профиль животного и переносили его на плотный картон. Центр тяжести картонной фигуры определяли с помощью иглы. Найденный центр тяжести и является центром продольной проекции животного.

Изменение направления движения у млекопитающих обеспечивается в первую очередь хорошей изгибаемостью тела как в дорсовентральном, так и латеральном направлениях, а также работой передних и задних конечностей и хвоста. Строение тела рассматриваемых млекопитающих предполагает примерно равную возможность поворота в горизонтальной и вертикальной плоскостях, поскольку тело в поперечном сечении приближается к округлому. У водоплавающих птиц тело в поперечном сечении также округлое и лишь слегка уплощено дорсовентрально (отношение наибольшей ширины тела к его наибольшей высоте у исследованных птиц составило $1,0:0,85 - 1,0:0,95$), однако в отличие от млекопитающих тело птиц малоизгибаемо и только у пингвинов и чистиковых способно несколько изгибаться в той или иной плоскости. Маневр в вертикальном направлении осуществляется более успешно, чем в горизонтальном, особенно птицами, у которых основным органом пропульсии служат ноги, далеко отнесенные к заднему концу тела. Птицы с таким двигателем имеют сравнительно длинную, хорошо подвижную шею, которая компенсирует недостаток маневренных качеств. У чистиковых и пингвинов, основным локомоторным аппаратом которых являются крылья, незначительное изменение режима работы которых в совокупности с действием ног и хвоста в качестве пассивных или активных рулей приводит к резкому развороту птиц в горизонтальной или вертикальной плоскости, шея сравнительно короткая. В целом принцип совершения маневров в вертикальном и горизонтальном направлениях у водных птиц и млекопитающих аналогичен, однако доля участия в маневрах той или другой пары конечностей, тела и хвоста далеко не одинакова.

Известно (Алеев, 1976), что способность нектеров к совершению поворотов в дорсовентральном и латеральном направлениях неодинакова - у каждой группы животных четко проявляется тенденция к предпочитаемому маневру. Все животные с осевым ундуляционным двигателем предпочитают маневр в плоскости работы локомоторных органов, а большинство рыб - латеральный маневр. Все рассматриваемые водные птицы

и млекопитающие, имеющие весельный движитель, независимо от того, используют передние или задние конечности в качестве локомоторных органов, отдают предпочтение дорсовентральному маневру, т.е. направлению в плоскости лучшей изгибаемости тела. Даже настоящие тюлени, обладающие псевдосевым ундуляционным движителем, чаще совершают повороты в дорсовентральной плоскости, чем в латеральной. Горизонтальные повороты преобладают над вертикальными у всех представителей хвостатых амфибий, морских змей, крокодилов и некоторых других животных.

Визуальные наблюдения и анализ данных кино съемки показали, что маневр в горизонтальной и вертикальной плоскостях у толстоклювой кайры и золотоволосого пингвина происходит за счет изменения режима работы крыльев, изгиба шеи, тела и работы ног. Поворот в горизонтальной плоскости в толще воды пингвин и кайра осуществляют за счет изгибания шеи и тела в латеральном направлении в сторону производимого маневра. В это время задние конечности, максимально расправленные в стопе, вместе с хвостом перемещаются от тела в сторону поворота, создавая тормозящую силу и выполняя функцию стабилизаторов. В следующий момент задние конечности производят резкий гребок в сторону и назад, способствуя созданию движущей силы и завершению разворота (рис. 25, 26). У пингвина крыло со стороны маневра сначала отводится от тела под углом, близким к прямому (у кайры этот угол значительно меньше), создавая тормозящий момент, а затем совершает взмах под корпус почти перпендикулярно его продольной оси, ускоряя разворот. Крыло со стороны, противоположной развороту, максимально отводится от тела в горизонтальном положении и птица совершает им резкие гребки, причем частота и амплитуда их несколько выше, чем у крыла со стороны разворота.

Повороты в толще воды в вертикальной плоскости пингвин и кайра осуществляют с помощью изгиба шеи и головы вверх или вниз и изменения угла атаки крыльев по отношению к продольной оси тела. Крылья после нескольких взмахов отставляются в стороны от тела и выполняют функцию активных или пассивных рулей, а также стабилизаторов. Рулями глубины служат и задние конечности, вытянутые вдоль продольной оси тела, поставленные горизонтально и расправленные в стопе.

Механика поворота на поверхности воды птиц, у которых основным органом пропульсии служат ноги, описана в работах М. Штольпе (Stolpe, 1932) и Е. Н. Курочкина (1971). Приведены два способа совершения поворотов: 1) птица производит гребок лапой, противоположной стороне разворота; 2) птица выставляет растопыренную лапу и поворачивается в сторону этой лапы. В экспериментах с краснолицым бакланом нам удалось наблюдать за его маневрированием в толще воды. Интересно отметить, что при развороте в горизонтальной плоскости баклан использует

оба способа в комплексе. Сначала птица резко изгибает шею в сторону поворота, в это время задняя часть тела несколько смещается в сторону, противоположную повороту, т.е. баклан располагается под некоторым углом к прежнему направлению движения. Затем заднюю конечность, расположенную со стороны, в которую совершается маневр, баклан в максимально расправленном положении отводит в сторону от тела, создавая тем самым тормозящий момент. Лапа, расположенная со стороны, противоположной повороту, производит резкий гребок в сторону и назад, создавая основную движущую силу и способствуя завершению разворота (рис.27).

Механизм совершения маневров в толще воды у представителей настоящих и ушастых тюленей отличается от такового у птиц. В первую очередь это связано с неодинаковым участием передней и задней пары лап в создании пропульсивной силы, с разной степенью участия конечностей и самого тела в качестве рулей и стабилизаторов. Поворот в горизонтальной плоскости, как показали наши эксперименты, осуществляется каспийским тюленем за счет изгибания тела в латеральном направлении, совпадающим с направлением поворота. Противоположный стороне маневра передний лап отводится в сторону от тела в собранном виде, далее животное производит им резкий толчок и приводит к телу. Передний лап со стороны поворота или прижат к телу, или животное "подрабатывает" им под себя: лап в полностью расправленном положении отводится от тела перпендикулярно потоку и приводится вниз по направлению к телу. Задний лап со стороны поворота в этот момент работает с большой нагрузкой, создавая основную пропульсивную силу. Другой задний лап в это время вытянут вдоль продольной оси тела в несколько собранном виде и не работает или движется с меньшей частотой. Повороты в горизонтальной плоскости каспийского тюленя и котика показаны на рис.28,29.

Угол изгибания тела тюленя может достигать 100° и более. Маневр животных в вертикальной плоскости производится с помощью дорсовентрального изгибания тела. ныряя, либо выныривая, тюлень резко опускает голову вниз или приподнимает вверх. Передние лапы после нескольких энергичных гребков прижимаются к телу или отводятся в стороны и ставятся под некоторым углом атаки к направлению движения, создавая дополнительное сопротивление. Величина угла атаки и его знак зависят от того, заныряет тюлень или выныривает. Лапы в этом случае выполняют роль рулей и стабилизаторов. При выныривании передние лапы часто находятся в движении - отводятся от тела и резко приводятся вниз к телу. Как при нырянии, так и при выныривании оба задних лапа действуют с одинаковой нагрузкой, но характер их работы не-

сколько различается. Когда тюлень ныряет, в момент приведения задних лап к телу, т.е. при работе стопы, верхний край лапы отстает от нижнего, образуется сила, направленная вверх и приподнимающая заднюю часть тела животного. При выныривании верхний край лапы, наоборот, несколько опережает нижний; таким образом возникает сила, направленная в сторону брюшной поверхности, облегчающая подъем животного на поверхность воды. Поворот в вертикальной плоскости у котика осуществляется так же, как у каспийского тюленя, с той лишь разницей, что у него передняя пара лап непрерывно находится в работе, так как является основным органом локомоции в воде, а задняя чаще всего вытянута вдоль продольной оси тела и в движении активно не участвует.

Следовательно, как настоящие, так и ушастые тюлени имеют совершенную систему рулей (вертикальных и горизонтальных), состоящих из передних рулей, функцию которых выполняет пара передних конечностей, и задних рулей — задних конечностей. В отличие от птиц, чрезвычайно важную роль в совершении поворота играет само тело млекопитающих, обладающее исключительно хорошей гибкостью во всех направлениях. Особенно это относится к морскому коту, выдре и калану. Гибкость, а соответственно и маневренность, снижается в те времена года, когда животные максимально упитаны. В эти периоды функцию рулей выполняют в основном конечности. Надо полагать, что маневры при этом менее экономичны.

При выведении из действия передних лап тюлени и морские коты испытывали некоторое затруднение при совершении резких поворотов в вертикальном и горизонтальном направлениях. Поворачиваясь в горизонтальной плоскости, ластоногие при латерально изогнутом теле описывали большую дугу, плохо управляли своим телом, постоянно переворачивались на спину, живот или на бок. Объясняется это тем, что помимо функции рулей передние лапы выполняют роль балансиров и движителя. Вертикальные повороты ластоногие также делали плохо, но лучше, чем горизонтальные, благодаря несколько большему дорсовентральному изгибанию тела и интенсивной ундуляции задней пары лап. При выведении из действия задней пары лап маневренность животных нарушается меньше, чем при выведении передних, при этом во время совершения поворота тюлени описывали большую дугу, чем в норме, когда обе пары находились в действии.

Из некторсеронных млекопитающих чрезвычайно высокой маневренностью в воде обладают выдра и калан в первую очередь за счет хорошей гибкости тела во всех направлениях. Передние и задние конечности, так же, как и у ластоногих, кроме органов локомоции, призваны

выполнять функцию вертикальных и горизонтальных рулей, балансов и тормозов. Представители этой группы млекопитающих часто имеют сравнительно длинный и хорошо подвижный хвост. Помимо того, что хвост выполняет роль дополнительного движителя, он используется также в качестве вертикального и горизонтального руля, стабилизатора и балансира. Особенно большая нагрузка на хвост приходится у бобра. Совершение маневров в той или иной плоскости у млекопитающих этой группы ничем не отличается от таковой у ластоногих, лишь только усиливается степень участия в поворотах хвоста. Поэтому мы не останавливаемся подробно на рассмотрении данного процесса.

При исследовании приспособлений, связанных со стабилизацией и изменением направления плавания вторичноводных позвоночных, очевидно, представляет большой интерес численное выражение динамической устойчивости отдельных видов, что дало бы возможность охарактеризовать развитие тех или иных адаптаций с количественной стороны. Для рыб цифровые показатели, характеризующие степень развития морфологических приспособлений, функционально связанных со стабилизацией и изменением направления движения, сохранением равновесия и торможения, найдены Ю.Г.Алеевым (1963а), Н.Я.Липской (1960), Л.П.Салеховой (1960), В.В.Овчинниковым (1970). Используемая этими авторами методика позже была с успехом применена для определения таких же показателей у головоногих моллюсков (Зуев, 1966) и ластоногих (Мордвинов, 1972б).

Маневренность животного уменьшается с увеличением динамической устойчивости, т.е. эти параметры находятся в обратной зависимости. Поворот не совершается мгновенно. Какое-то время продольная ось тела животного не совпадает с направлением его движения, т.е. в этот момент имеет место поперечный снос тела и растет гидродинамическое сопротивление. Вращающие моменты, возникающие при поперечном сносе тела, могут либо усиливать вращение, либо препятствовать ему.

Количественные характеристики степени развития внешних морфологических приспособлений, от которых зависит величина динамической устойчивости животных, основываются на учете площади продольной проекции тела и расстояния от центра этой проекции до центра тяжести. Площадь продольной проекции тела и его форма, а следовательно центр, меняются в зависимости от изогнутости корпуса и степени расправленности конечностей или крыльев у птиц. Поскольку продольная ось тела животного может не совпадать с направлением его движения как в горизонтальной, так и в вертикальной плоскости, мы определяли динамическую устойчивость для обоих случаев. Необходимо отметить, что у всех водных животных динамическая устойчивость в момент поворота не является величиной постоянной, так как продольная ось тела при ма-

неврах постоянно отклоняется в горизонтальной и вертикальной плоскостях. Причем разные виды отличаются степенью изгибаемости тела, площадью конечностей и хвоста, и вследствие этого имеют разную динамическую устойчивость.

Площади продольных вертикальной и горизонтальной проекции тела животного переносили в масштабе на миллиметровую бумагу после измерения размеров тела при тех положениях, которые принимает животное при прямолинейном поступательном плавании в толще воды и в момент конечной фазы разворота в горизонтальной и вертикальной плоскостях. При определении показателей горизонтальной динамической устойчивости вычерчивали вертикальные продольные проекции, а вертикальной динамической устойчивости – горизонтальные. Затем эти проекции переносили на картон, полученные фигуры вырезали и находили центр тяжести, который и является центром проекции. Далее измеряли расстояния между центром тяжести млекопитающего или птицы и центром проекции. Динамическую устойчивость рассчитывали по формулам для определения величины вращающих моментов, действующих на животное при прямолинейном движении и в момент поворота (Алеев, 1963а):

$$\begin{aligned} Z_{min} &= \pm l_{min} S_{min} L_c^2, \\ Z_{max} &= \pm l_{max} S_{max} L_c^2, \\ x_{min} &= h_{min} S_{min} L_c^{-2}, \\ x_{max} &= \pm h_{max} S_{max} L_c^{-2}, \end{aligned}$$

где Z_{min} – показатель горизонтальной динамической устойчивости для случая прямолинейного движения, Z_{max} – то же при резком повороте в горизонтальной плоскости, x_{min} – показатель вертикальной динамической устойчивости для случая прямолинейного движения, x_{max} – то же при резком повороте в вертикальной плоскости, l_{min} и l_{max} – расстояния между центром тяжести и центром вертикальной продольной проекции тела животного, h_{min} и h_{max} – расстояние между центром горизонтальной продольной проекции тела животного, S_{min} и S_{max} – площади вертикальной продольной проекции тела животного, s_{min} и s_{max} – площади горизонтальной продольной проекции тела животного, L_c – длина животного от конца носа (клюва) до конца наибольшего пальца вытянутой назад задней конечности.

Увеличение значений Z_{min} , Z_{max} , x_{min} и x_{max} свидетельствует об уменьшении динамической устойчивости и ухудшении маневренности животных.

Анализ показателей динамической устойчивости нектоксеронных и ксеронектонных млекопитающих и птиц (табл. I4) показывает, что у всех исследованных животных величины динамической устойчивости в момент

прямолинейного поступательного движения в толще воды всегда выше, чем при поворотах, о чем свидетельствуют большие значения Z_{min} и α_{min} по сравнению с Z_{max} и α_{max} , что понятно, так как при совершении маневров животным в той или другой плоскости излишняя устойчивость затрудняла бы выполнение поворота. У исследованных видов величины динамической устойчивости как при прямолинейном движении, так и при совершении поворотов в той или иной плоскости, имеет отрицательный знак, что говорит о достаточно высокой маневренности жи-

Т а б л и ц а 14. Показатели динамической устойчивости водных птиц и млекопитающих

В и д	h_c	Z_{min}	Z_{max}	α_{min}	α_{max}
Краснолицый баклан (<i>Phalacrocorax urile</i>)	61,0	-0,034	-0,032	-0,032	-0,026
Чомга (<i>Podiceps cristatus</i>)	58,0	-0,031	-0,029	-0,030	-0,023
Толстоклювая кайра (<i>Uria lomvia</i>)	48,0	-0,025	-0,020	-0,023	-0,017
Золотоволосый пингвин (<i>Adyptes chrysolophus</i>)	52,0	-0,020	-0,018	-0,019	-0,014
Ондатра (<i>Ondatra zibethica</i>)	45,0	-0,037	-0,023	-0,026	-0,020
Бобр (<i>Castor fiber</i>)	92,0	-0,042	-0,028	-0,027	-0,026
Калан (<i>Enhydra lutris</i>)	90,0	-0,018	-0,007	-0,019	-0,005
Северный морской котик (<i>Callorhinus ursinus</i>)	70,5 129,0 166,0	-0,020 -0,014 -0,005	-0,018 -0,012 -0,007	-0,021 -0,017 -0,005	-0,016 -0,010 -0,005
Каспийский тилень (<i>Pusa caspica</i>)	98,5 119,5 135,0	-0,022 -0,013 -0,010	-0,020 -0,010 -0,008	-0,023 -0,017 -0,011	-0,021 -0,009 -0,007
Гренландский тилень (<i>Pagophoca groenlandica</i>)	106,0 162,0 176,0	-0,024 -0,013 -0,008	-0,021 -0,011 -0,009	-0,022 -0,012 -0,012	-0,020 -0,012 -0,006

вотных; при прямолинейном движении в обтекающем потоке положение их тела устойчиво. Кроме того, в онтогенезе (это прослежено на ластоногих) несколько уменьшается значение стабилизирующего момента M , характеризующего маневренность (т.е. маневренность увеличивается). В целом у млекопитающих, с некоторыми колебаниями у того или иного вида, значения горизонтальной динамической устойчивости несколько отличаются от значений вертикальной динамической устойчивости. Это объясняется особенностями строения их тела, т.е. его округлостью и несколько большей шириной по сравнению с высотой. Поэтому маневры в

вертикальном направлении млекопитающие используют чаще, чем в горизонтальном при плавании в толще воды.

У рассмотренных водных птиц показатели вертикальной динамической устойчивости (Z_{min}, z_{min}) несколько выше, чем показатели горизонтальной динамической устойчивости (Z_{max}, z_{max}) (см. табл. I4). Следовательно, маневры в вертикальной плоскости имеют большее значение в жизни птиц, чем в горизонтальной. Очевидно это связано с частым ныряванием и выныриванием, об этом же свидетельствует лучшая изгибаемость тела в дорсовентральном направлении, чем в латеральном. Причем пингвин в целом обладает лучшими маневренными качествами по сравнению с другими птицами.

Ю.Г.Алеев (1963а) показал, что для подавляющего большинства рыб маневренность в вертикальном направлении имеет несравненно меньшее значение, чем в горизонтальном, и все хорошо подвижные рыбы при совершении поворотов в вертикальном направлении при больших скоростях движения обычно ложатся на бок и заменяют поворот в вертикальной (дорсовентральной) плоскости маневром в горизонтальной (латеральной) плоскости, в результате поворот оказывается более экономичным. Это же характерно для всех китообразных, отчасти ластоногих, калана и выдрн, только они поворот в горизонтальном направлении заменяют поворотом в вертикальном. У птиц такого положения тела при маневрах в горизонтальной плоскости мы не отмечали.

По мере роста животных соответственно увеличиваются доступные им скорости плавания и возрастает сила сопротивления воды движущемуся телу, а это в свою очередь должно привести к затруднению поворотов, так как стабилизирующий момент увеличивается. Отсюда теоретически маневренность крупных животных должна быть хуже, чем мелких. Однако ничего подобного в действительности не наблюдается. Наоборот, значения стабилизирующего момента с увеличением размеров животных уменьшаются и их маневренность повышается (что легко прослеживается на ластоногих; см. табл. I4). Это происходит за счет прогрессивного развития некоторых морфологических приспособлений, направленных на ослабление действия стабилизирующей пары сил $R\mathcal{F}$. К их числу следует отнести увеличение изгибаемости тела животного с возрастом за счет более интенсивного роста длины тела по сравнению с наибольшей шириной и высотой, а также уменьшение расстояния между центром тяжести и центром проекции.

Необходимо отметить, что у птиц в связи с наличием воздушных мешков и в зависимости от их наполненности, а также способности "перекачивать" воздух из одного мешка в другой, положение центра тяжести и центра динамического давления существенно меняется, что, в ко-

нечном итоге не может не отразиться на значениях стабилизирующей пары сил M_f , а значит, и на маневренных качествах птиц. На положение центра тяжести у млекопитающих и птиц большое влияние оказывает также заполненность легких воздухом. Поэтому показатели горизонтальной и вертикальной динамической устойчивости, приведенные в табл.14, справедливы лишь при определенной заполненности легких и воздушных мешков воздухом.

В онтогенезе животных (например, ластоногих) центр тяжести незначительно смещается вперед, в то время как центр проекции перемещается значительно в переднюю часть тела, приближаясь к центру тяжести, что связано со сравнительно большим увеличением высоты и ширины тела впереди от центра тяжести (особенно это касается самцов котиков, сивучей, морских слонов). Все это увеличивает маневренность и экономичность совершения поворотов. Кроме того, на маневренные качества животных большое влияние оказывает положение передних конечностей относительно центра тяжести, изменяющееся с возрастом. В онтогенезе водных млекопитающих наблюдается некоторое смещение их ближе к голове:

L	Относительное смещение передних конечностей, %
Каспийский тюлень	
79,0	35,6
133,0	31,7
Гренландский тюлень	
76,0	33,2
176,0	30,8
Калан	
101,0	23,7
141,0	18,9

У водоплавающих птиц относительного перемещения крыльев в онтогенезе не отмечено. Г.М.Косыгин (1966) сообщает, что передние лапы у лахтакта расположены сравнительно ближе к голове: у эмбрионов расстояние от конца носа до переднего лапа составляет около 26 % длины тела, а у взрослых животных 25 %, т.е. с возрастом также отмечается тенденция к перемещению передних лап ближе к голове. Перемещение в онтогенезе передних конечностей вперед свидетельствует об усилении их функции в качестве рулей, и значит о лучшей способности взрослых особей к совершению поворотов в вертикальной и горизонтальной плоскостях и сохранению равновесия при плавании. Помимо всего прочего, такое смещение грудных конечностей способствует лучшему использованию их в качестве несущих плоскостей при плавании в воде, а также более успешному их применению для удержания и поедания круп-

ных пищевых объектов. Однако у северных морских котиков наблюдается обратное явление. С ростом их передние лапы несколько смещаются в заднюю часть тела, приближаясь к его середине, к центру тяжести. Очевидно, это связано с тем, что передние лапы, которые несут основную нагрузку в качестве органов пропульсии при передвижении в воде, располагаясь ближе к центру тяжести тела, улучшают маневренные качества животного.

Таким образом, на основании изложенных выше данных можно заключить, что исследованные нами животные обладают достаточно высокими маневренными качествами, которые не одинаковы у различных видов и зависят от изгибаемости их тела, площади и местоположения передних и задних конечностей, степени участия корпуса, конечностей и хвоста в маневрировании.

3.2. Приспособления, связанные с сохранением равновесия и торможения

Кроме адаптаций, обеспечивающих сравнительно высокую маневренность, не менее важное значение имеет способность вторичноводных позвоночных к стабилизации движения и мгновенной остановке. Смысл торможения заключается в создании телом и конечностями дополнительных сил сопротивления движению. Эффективность торможения тем выше, чем больше возникающая сила сопротивления. Следовательно, приспособления, обеспечивающие торможение, функционально противоположны приспособлениям, направленным на создание движущей силы в воде.

Процессы сохранения равновесия и торможения взаимосвязаны. Необходимость в постоянном сохранении равновесия вызвана тем, что центр динамического давления у всех исследованных животных располагается ниже центра тяжести, а это приводит к тому, что тело имеет малую устойчивость. Чтобы сохранить нужное положение тела в толще воды и на ее поверхности, животному приходится совершать дополнительные движения передними и задними конечностями, создавая при этом силы, препятствующие переворачиванию тела. Поэтому, как часто приходилось наблюдать, чтобы не производить таких балансирующих движений конечностями и не тратить дополнительной энергии, калан, ластоногие и другие нектоксеронные и ксеронектонные млекопитающие плавают на поверхности воды и под водой на спине. Такой способ передвижения совершенно не характерен для птиц. Кроме того, устойчивость животных в воде в некоторой степени обеспечивается несколько большей шириной тела по сравнению с его высотой. Это отмечается у подавляющего большинства водных амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих.

При быстром поступательном движении даже незначительное откло-

нение тела в ту или другую сторону или работа передней и задней парой конечностей в определенном режиме достаточны, чтобы создать силу, удерживающую тело в нужном положении. С уменьшением скорости плавания или при отсутствии поступательного движения вообще возникает большая вероятность потери равновесия. В этом случае для поддержания тела в нужном положении максимально вовлекаются в работу обе пары конечностей, совершающие балансирующие движения. У млекопитающих роль основных балансировщиков играют передние конечности, которые отводятся от тела и приводятся к нему в расправленном виде с определенной частотой, при необходимости изменяя углы атаки. Птицы, не использующие при плавании в толще воды в качестве движителя крылья, для удержания тела в определенном положении на короткое время могут их использовать. Тогда создается обманчивое впечатление, что птица использует крылья для продуцирования движущей силы. Это мы наблюдали в экспериментах с бакланами и поганками. У ластоногих, калана, выдры и некоторых других видов млекопитающих роль передних и задних конечностей, а также тела в качестве стабилизаторов и балансировщиков усиливается еще тем, что названным животным свойственно находиться неподвижно в толще и на поверхности воды, принимая самые различные положения: лежать на спине, животе или на боку, принимать строго вертикальное положение, нейтрализовать действие остаточной массы в сезоны минимальной упитанности при помощи специальных поддерживающих движений передней и задней парой конечностей, обладающих хорошей подвижностью во всех направлениях. Усиливая или ослабляя работу передних и задних лап, а также каждой пары или отдельно взятой конечности, млекопитающие создают поперечные или продольные силы, необходимые для поддержания равновесия в воде. Одним из способов торможения животных является инерционное плавание. При инерционном плавании отмечается два вида торможения: пассивное и активное. В случае пассивного торможения движение замедляется постепенно за счет сопротивления воды, без целенаправленного создания животным тормозящих сил. При необходимости быстрого торможения животное продуцирует специальную тормозящую силу.

Торможение, в зависимости от конкретных условий, может осуществляться разными способами. В качестве тормозов могут использоваться обе пары конечностей и тело. Торможение может возникать в результате изменения первоначального направления плавания и без смены такового. При плавном замедлении движения и сохранении первоначального направления плавания функцию тормозов у млекопитающих выполняют передние и задние конечности, которые в максимально расправленном виде отводятся от тела, ставятся поперек встречному потоку, в результате, за счет образования вихрей на отведенных и расправленных конечностях, резко

возрастает дополнительное гидродинамическое сопротивление. Одновременно отведенные конечности способствуют сохранению равновесия тела, выполняя функцию балансиров. Аналогичный способ торможения используют и птицы, однако у видов, перемещающихся при помощи задних лап, крылья применяются для этой цели крайне редко. У чистиковых и пингинов крылья, помимо основного назначения — локомоции, выполняют функцию тормоза и стабилизатора. При резком торможении, у всех рассматриваемых млекопитающих, кроме расправленных и отставленных в стороны от тела конечностей, в создании торможения участвует и туловище. У птиц, тело которых малоизгибаемо, в создании торможения участвует шейный отдел, очень гибкий и подвижный. Если торможение сопряжено с изменением направления плавания, животное изгибает тело в латеральном или дорсовентральном направлении, совершая при этом поворот. В результате резко увеличивается лобовое сопротивление и скорость движения быстро падает. Полная остановка и изменение направления движения на противоположное могут осуществляться за счет действия лишь одного корпуса животного. Передние конечности в этом случае прижаты к телу, задние вытянуты вдоль продольной оси тела и неподвижны. Такой способ торможения автору неоднократно приходилось наблюдать во время кормления котиков и каспийских тюленей. В каждом конкретном случае млекопитающие и птицы чаще всего прибегают к тем приемам торможения, которые обеспечивают быстрое достижение цели с наименьшими затратами энергии. Чаще всего в момент резкого торможения животные используют весь комплекс движений, обеспечивающих торможение.

Из изложенного выше можно заключить, что наряду с приспособлениями, направленными на обеспечение высоких маневренных качеств и создание пропульсивной силы, у водных млекопитающих и птиц параллельное развитие получают адаптации, обеспечивающие сохранение равновесия и торможения при плавании. Для этой цели используется как отдельно взятая конечность, так и обе пары конечностей, хвост и само туловище:

Г Л А В А 4. ПРИСПОСОБЛЕНИЯ, НАПРАВЛЕННЫЕ НА СНИЖЕНИЕ СОПРОТИВЛЕНИЯ ПРИ ПЛАВАНИИ

В процессе эволюции, по мере перехода к обитанию в воде у вторичноводных позвоночных развились приспособления, направленные на снижение гидродинамического сопротивления при плавании. В первую очередь это относится к форме их тела, морфологии органов локомоции и кожных покровов. Степень развития этих приспособлений как у представителей разных классов, так и в пределах одного класса не одинакова и зависит от экологических особенностей вида, в частности от степени связи с водой и объектов питания.

В гидродинамике различают сопротивление формы, или сопротивление давления (лобовое), и сопротивление, обусловленное трением обтекающего потока о поверхность движущегося тела, — сопротивление трения. Если величина сопротивления трения целиком зависит от характера кожных покровов и площади всей смачиваемой поверхности тела животного, то величина лобового сопротивления непосредственно связана с формой тела.

Возникновение сопротивления формы обусловлено главным образом отрывом пограничного слоя от поверхности обтекаемого тела, который происходит даже при сравнительно небольшой вязкости среды и сопровождается возникновением вихрей и обратных течений в заднем конце тела. Последнее ведет к возникновению разности давлений на концах движущегося тела (Прандтль, 1951; Павленко, 1953; Патрашев, 1953; Шлихтинг, 1956; Мартынов, 1958, и др.). Пограничный слой образуется за счет внутреннего трения жидкости, вызывающего "прилипание" жидкости к поверхности движущегося организма. При определенных скоростях и режимах плавания из пограничного слоя образуется слой раздела и далее вихри на заднем конце тела животного. Место отрыва пограничного слоя зависит от наличия неровностей на поверхности тела, так как неровности и шероховатости, даже незначительные, при определенных значениях чисел Рейнольдса нарушают структуру пограничного слоя. В результате обтекающий поток превращается из ламинарного в турбулентный

и таким образом общее сопротивление, как правило, увеличивается. Чем мощнее возникающие позади плывущего животного вихри, тем больше энергии затрачивается на их образование и соответственно тем больше общее сопротивление. Животные, имеющие хорошо обтекаемую форму тела, к которым можно отнести и некоторых представителей вторичноводных позвоночных (китообразные, ластоногие, птицы, морские змеи и др.), при плавании испытывают относительно малое сопротивление формы по сравнению с сопротивлением трения. Известно (Бабенко, Суркина, 1969, и др.), что у хорошо обтекаемых тел вращения сопротивление трения составляет 80–90 % общего сопротивления и существенно зависит от длины животного и скорости плавания. Скорость потока, обтекающего тело, наиболее значительна в месте его наибольшей высоты и ширины; дальше по направлению к заднему концу тела скорость потока существенно снижается, создавая условия для возвратного движения пограничного слоя и образования слоя раздела. Сопротивление движению сильно снижается, если большая часть тела животного обтекается ламинарным потоком. Отсюда, чем дальше отнесены точки наибольшей высоты и ширины от переднего конца тела, тем на меньшем протяжении тело охвачено вихрями и тем меньше сопротивление движению. Однако если наибольшее поперечное сечение отодвинуто слишком далеко назад, то, согласно законам гидромеханики (Прандтль, 1951; Патрашев, 1953; Мартынов, 1958, и др.), возможен резкий отрыв пограничного слоя и возникновение мощной вихревой системы в заднем конце тела, сопровождающиеся ростом общего сопротивления.

Одним из важнейших параметров, в значительной мере определяющих приспособленность животных к плаванию и косвенным образом характеризующих их форму тела и морфологические особенности покровов, является число Рейнольдса (Re) – безразмерная величина, отражающая отношение сил инерции к силам трения в потоке: $Re = LV/\nu$, где L – длина или ширина потока или движущегося тела, V – скорость движения потока или животного в среде, ν – кинематическая вязкость среды.

Сопротивление тел вращения существенно изменяется с изменением числа Re (Прандтль, 1951; Патрашев, 1953; Шлихтинг, 1956, и др.). В том случае, когда число Re мало, в потоке преобладают силы вязкости над силами инерции, если же значение Re велико, то основное влияние на движущееся тело оказывают силы инерции. Естественно, что для животных одинаковых размеров, но движущихся с разными скоростями в одной и той же среде, соотношение сил инерции к силам вязкости будет неодинаково. Разные значения Re получены и для тел разных размеров, движущихся с одинаковой скоростью. С увеличением длины тела животных, а соответственно и доступных им скоростей плавания,

решающее значение приобретают силы инерции, и, наоборот, при движении менее крупных животных, для которых характерны меньшие скорости (при небольших Re), преобладают силы вязкости, т.е. изменяется и характер обтекания тела встречным потоком воды. Ламинарный пограничный слой имеет место при малых значениях Re . Так, Л.Прандтль (1951) Г.Шлихтинг (1956) и другие установили, что ламинарное состояние пограничного слоя может сохраняться при разных условиях до значений Re от 10^3 до 10^6 ; дальнейшее увеличение Re свидетельствует о возникновении турбулентности, для которой характерны значения $Re \gg 5,0 \cdot 10^5$ (Walters, 1962). Состояние пограничного слоя в первую очередь определяется формой тела, структурой его поверхности, типом движителя, механизмом его работы и некоторыми другими факторами. Переход пограничного слоя из ламинарного состояния в турбулентное характеризуется критическими значениями $Re (Re_{кр})$. Ламинарное состояние пограничного слоя, как правило, энергетически более выгодно, чем турбулентное, поэтому у некотонных животных, особенно у эвектеров, движения которых характеризуются критическими или закритическими значениями Re обычно имеются специальные приспособления, обеспечивающие ламинаризацию пограничного слоя и предотвращающие переход его в турбулентное состояние (Алеев, 1976; Бурдак, 1979, и др.). Такие адаптации в организации нектеров направлены на сохранение низких значений общего сопротивления движению. Следовательно, животные, движения которых характеризуются большими значениями Re , обладают лучшими морфологическими и гидродинамическими качествами, чем те, для которых характерны меньшие числа Re (медленноплавающие).

В естественных условиях и в эксперименте мы измерили максимальные скорости плавания нектоксеронных и ксеронектонных животных разных размеров и вычислили значения Re (табл.15). Высокие значения Re ($10^5 - 10^7$) у исследованных млекопитающих и птиц свидетельствуют о преобладании сил инерции над силами вязкости при их движении в воде. Так как форма и поверхность тела большинства вторичноводных обитателей менее совершенны, чем у многих эвектеров, движения которых характеризуются такими же и более высокими значениями Re , пограничный слой у них в большинстве случаев находится в турбулентном состоянии. Это подтверждается экспериментами, о которых речь пойдет ниже.

Ю.Г.Алеев (1972) для отделения планктона от нектона использовал некоторые функционально-морфологические и биогидродинамические параметры. Одним из них является Re . Нектонные организмы отличаются от планктонных способностью к длительным направленным активным перемещениям в горизонтальном направлении в режиме $Re = 5,0 \cdot 10^3$

Т а б л и ц а 15. Максимальная абсолютная (V) и относительная (V/L) скорости плавания водных птиц и млекопитающих и значения Re

В и д	L	V	V/L	Re
Краснолицый баклан (<i>Phalacrocorax urile</i>)	62,0	150,0	2,4	$9,3 \cdot 10^5$
Малая поганка (<i>Podiceps ruficollis</i>)	37,0	100,0	3,0	$3,7 \cdot 10^5$
Чомга (<i>Podiceps cristatus</i>)	58,0	150,0	2,6	$8,7 \cdot 10^5$
Толстоклювая кайра (<i>Uria lomvia</i>)	48,0	250,0	5,2	$1,2 \cdot 10^6$
Золотоволосый пингвин (<i>Budyptes chrysolophus</i>)	52,0	250,0	4,8	$1,3 \cdot 10^6$
Норка европейская (<i>Mustela lutreola</i>)	57,0 65,0	40,0 50,0	0,7 0,8	$2,2 \cdot 10^5$ $3,2 \cdot 10^5$
Ондатра (<i>Ondatra zibethica</i>)	39,0 43,0	110,0 140,0	3,0 3,2	$4,3 \cdot 10^5$ $6,0 \cdot 10^5$
Нутрия (<i>Myocastor coypus</i>)	76,0 82,0	100,0 150,0	1,3 1,8	$7,6 \cdot 10^5$ $1,2 \cdot 10^6$
Бобр (<i>Castor fiber</i>)	92,0	250,0	2,7	$2,3 \cdot 10^6$
Калан (<i>Enhydra lutris</i>)	90,0 135,0	150,0 500,0	1,6 3,7	$1,3 \cdot 10^6$ $6,7 \cdot 10^6$
Каспийский тюлень (<i>Phoca caspica</i>)	82,0 118,0 126,0	225,0 310,0 350,0	2,7 2,6 2,8	$1,8 \cdot 10^6$ $3,6 \cdot 10^6$ $4,4 \cdot 10^6$
Южный морской котик (<i>Arctocephalus pusillus</i>)	93,0 154,0	430,0 470,0	4,6 3,0	$4,0 \cdot 10^6$ $7,1 \cdot 10^6$
Северный морской котик (<i>Callorhinus ursinus</i>)	153,0	500,0	3,2	$7,6 \cdot 10^6$
Сивуч (<i>Eumetopias jubatus</i>)	270,0	800,0	3,0	$2,1 \cdot 10^7$

(как правило, в режиме $Re > 10^5$), в то время как планктонные формы не обладают способностью к длительному активному движению и плавают обычно в режиме $Re \leq 5,0 \cdot 10^3$. Вторичнородным позвоночным свойственно длительное активное перемещение в горизонтальном направлении в воде и, как видно из табл.15, большинство из них способно

плавать в режиме $Re > 10^5$, т.е. по этому показателю они сравнимы с нектерами.

Уже на начальных этапах становления водных позвоночных мы находим у них, как и у всех типично нектонных форм, только в меньшей степени развитые, приспособления, направленные на снижение гидродинамического сопротивления – хорошо обтекаемая форма тела, гладкость кожных покровов. Наивысшего развития эти адаптации нашли среди водных млекопитающих у китообразных, среди птиц – у пингвинов.

Изучение морфологических особенностей внешней организации нектоксеронных и ксеронектонных животных, связанных со снижением гидродинамического сопротивления при плавании, представляет большой интерес для выяснения путей и закономерностей их становления и развития. Ни отечественные, ни зарубежные исследователи не уделяют этому многогранному вопросу, включающему экологические, морфологические, физиологические, бионические и другие стороны, достаточного внимания. Исключение, пожалуй, составляет группа китообразных и отчасти дастоногих, которые в последние два-три десятилетия энергично изучаются.

4.1. Форма тела

Важнейшей приспособительной особенностью животных к жизни в воде является их хорошо обтекаемая форма тела, способствующая уменьшению гидродинамического сопротивления. Форма тела представителей нектоксерона и ксеронектона исключительно разнообразна и определяется их экологическими особенностями, степенью связи с водной средой, пищевыми объектами и соответственно скоростью плавания и другими факторами. Из яйцекладущих с водной средой связан утконос; из сумчатых – водяной опоссум, или плавуны; из насекомых – водяная кутора, выхухоль, выдровая землеройка, болотный тенрек; из грызунов – водосвинка, водяная полевка, ондатра, нутрия, бобр; из хищных – норка, речная выдра, калан, белый медведь; из копытных – бегемот и др.

Нектоксеронные млекопитающие. Большинство из них имеет вальковатую форму тела, более обтекаемую, чем у их наземных сородичей. Короткая и утолщенная шея чаще всего не образует заметного перехода между туловищем и головой, ушные раковины маленькие, ноздри при нырянии закрываются, у самцов исчезает мошонка. Голова сверху довольно плоская, с расширенной скуловой областью. Уплотненность затылочной кости, связана с характером посадки головы, относительно малоподвижной и составляющей единое целое с туловищем и шеей, – есть один из признаков водного образа жизни (Яблоков, Белькович, Борисов, 1972).

Общее очертание головы и туловища имеет вид клина. Такая форма удобна для передвижения в воде и способствует снижению гидродинамического сопротивления при нырянии и плавании. Тело заканчивается довольно длинным хвостом, у некоторых видов по длине туловищу. Хвост бобра — один из основных признаков рода — имеет форму весла или лопаты; в сечении цилиндрический, в корне опушен, далее к середине становится лопатообразным, конец овально закруглен. Хвост почти лишен волос и покрыт поперечными рядами шестиугольных роговых пластин не вполне правильной формы (рис.30), причем на нижней стороне пластины шире, чем на верхней. Роговые пластины увеличивают упругость хвоста, предохраняют его от мацерирующего действия сильно возмущенного потока воды, который возникает у хвоста. Хвост способен к выполнению целого ряда своеобразных функций, т.е. он мультифункционален. Основная его роль — дополнительный орган локомоции, руль глубины и частично руль поворотов в горизонтальной плоскости. Бобры иногда поджимают хвост под себя и сидят на нем. Кроме того, хвост является звуковым сигнализатором, терморегулятором и жировым депо. Осенью содержание жира в нем увеличивается в 2 раза по сравнению с весной. Хвост нутрии у основания округлый, к середине несколько сплюснен латерально и на всем протяжении покрыт редкими волосами. Хвост ондатры к середине сильно уплощается с боков и покрыт мелкими ороговевшими чешуйками и только изредка между ними растут короткие жесткие щетинистые волоски. Характерно, что форма хвоста взрослой ондатры отличается от таковой молодых зверьков. У последних хвост округлый и лишь с переходом к жизни в воде начинает уплощаться и приобретает форму, свойственную взрослым животным (Огнев, 1948; Страутман, 1963, и др.).

Тело норки вытянутое, очень гибкое. Шея длинная, переход ее в туловище и голову хорошо выражен. Хвост округлый, по всей длине покрыт густыми волосами и в создании пропульсивной силы участия не принимает. Внешние признаки приспособления к обитанию в водной среде у калана и выдры выражены значительно лучше, чем у других куньих. Тело вытянутое, веретенообразное, у калана более массивное. Выдра резко отличается от калана большой длиной шейного отдела и особенно хвоста. Относительная длина поясничного отдела у этих животных примерно одинакова, однако у калана значительно длиннее грудной и крестцовый отделы. По сравнению с наземными хищниками, у калана и выдры задние конечности сильно укорочены, смещены к задней части тела (особенно у калана). Калан обладает более длинной, чем выдра, задней конечностью (Соколов А.С., Соколов И.И., 1970). Так, например, если у представителей рода куньи длина скелета задних конечностей составляет 62–68 % длины позвоночника, то у выдры только около 50 %. Ушные

раковины напоминают таковые ластоногих сем. ушастых тюленей. Интересно отметить, что у описанного из нижнего плиоцена Казахстана *Se mantor macrurus* Orł. форма тела и конечности были более специализированы к плаванию, чем даже у современного калана (Orlov, 1933; Theunis, 1949; Соколов И.И., 1968).

Ксеронектонные млекопитающие. Значительно более совершенную форму тела в гидродинамическом отношении имеют типичные представители ксеронектона — ластоногие. Тело у них вытянутое, хорошо обтекаемое, в целом каплевидное или веретенообразное.

Плечо и передняя часть предплечья а также бедро и вся голень включены в общий кожный мешок; одевающий туловище и шею. В этот мешок частично заключен и относительно укороченный хвост, не принимающий никакого участия (по сравнению с нектоксеронными млекопитающими и китообразными) в локомоции в воде. Шея, как правило, толстая и сильная, но хорошо подвижная и гибкая, без резкого перехода в туловище и к голове. У некоторых представителей, как, например, у тюленя Росса (*Ommatophoca rossii* Gray), тело короткое, толстое, вследствие чего этого тюленя нельзя спутать ни с одним из видов антарктических ластоногих (Арсеньев, 1957). Сходную форму тела встречаем у кольчатой нерпы, каспийского и байкальского тюленей и некоторых других видов. У морского леопарда тело удлиненное, по выражению О'Гормана (O'Gorman, 1963), змеевидное. Удлиненную форму тела имеют также крылатка, серый тюлень, морской котик и ряд других видов. Тело морского слона, сивуча, моржа массивно, особенно отличается их мощная шея.

Каждая рассматриваемая форма тела околотовных и полуводных млекопитающих обусловлена экологическими особенностями вида и, в свою очередь, определяет величину сопротивления формы, испытываемого животным при поступательном движении в воде. Самые быстрые пловцы из водных млекопитающих — дельфины — имеют наиболее обтекаемую, торпедообразную форму тела, близкую к известным в аэродинамике ламинаризованным профилям. Единственными выступающими частями тела являются грудные и спинные плавники, профили которых хорошо обтекаемы. Кожа очень гладкая и лишена волосяного покрова.

В филогенезе водных млекопитающих прослеживается укорочение переднего отдела позвоночника за счет уплощения тел позвонков, потери ими самостоятельности и, наконец, полного слияния. Все это приводит к плавному переходу головы в туловищный отдел (Дубинин, 1949). В слабой степени этот процесс отмечается уже у выдры, у ластоногих редуция выражена значительно (Muller, 1853), а у китообразных достигает наивысшего развития (Slijper, 1936). Например, у водных грызунов

длина шеи уменьшается от 15 % у водосвинки до 10 % у бобра по отношению к длине прекаудальной части позвоночника; у хищных - с 12 % у норки до 9 % у выдры и 8 % у калана; у ластоногих - с 21 % у ушастых гилленей до 16 % у моржа; в отряде сирен - с 5 % у стеллеровой коровы до 3,7 % у дюгона; у зубатых китов - с 12 % у вымершего эоценового *Protocetus atavus* до 5 % у современных дельфинов и до 2 % у крупных современных зубатых китов родов *Kogia*, *Grampus*, *Hyperodon*; в подотряде беззубых китов - с 7 % у вымершего эоценового *Plesiocetus cortesi* до 2,5 % у гренландского кита. Кроме того, укорочение шейного отдела под влиянием постоянной нагрузки на голову при плавании животного распространяется и на передние грудные позвонки. Процесс укорочения шейного отдела и передних грудных позвонков у китообразных подробно изучал О.Рехе (Reche, 1905).

Важно отметить, что у всех нектоксеронных и ксеронектонных млекопитающих на теле всегда имеется волосяной покров, развитый в разной степени, благодаря которому сглаживаются неровности, имеющиеся на теле животных. И только у типичных нектогов - китообразных и сиреновых - волосы на теле полностью редуцированы.

Адаптации птиц к нырянию и плаванию в толще воды в первую очередь касаются формы тела, соотношения его частей, размеров и строения задних конечностей, формы и размеров крыльев, перьевого покрова и т.д. Тело ныряющих птиц удлинено по сравнению с сухопутными видами и с плавающими по поверхности воды, но не ныряющими (рис. 31). Кости туловища, особенно тазового и грудного отделов, сужены и удлинены. Грудная клетка более длинная (Красовский, 1940) из-за большей длины ребер, образующих малый угол в месте сочленения верхней (verteбральной) и нижней (стернальной) частей ребер. Ноги, независимо от того, выполняют ли они функцию движителя при плавании на поверхности воды и под водой или нет, обычно отнесены далеко назад, причем у видов, плавающих с помощью ног, это выражено в большей мере (поганки, бакланы, гагары и др.). Кости крыла у ныряющих птиц уплощены и наибольшего уплощения достигают у пингвинов, бескрылой гагарки, вымершего гесперорниса. Абсолютные и относительные размеры крыльев у них незначительны и могут служить критерием утери летных качеств и приспособленности птицы к нырянию. Водоплавающие птицы имеют укороченные бедро и цевку, причем это укороче-



Рис. 31. Форма тела фазана (а) и поганки (б) (по Heilmann, 1926)

ние у разных видов не одинаковое. Цевка, как правило, сильнее сплюснута с боков, чем у птиц, не связанных с водной средой, и хорошо обтекаема — спереди полукруглая, сзади — заостренная.

Тело у подавляющего большинства ныряющих видов уплощено в дорсовентральном направлении. Исключение, пожалуй, составляют пастушковые, у которых тело сильно сжато с боков, хотя у лысухи, наиболее тесно связанной с водой, не так сильно, как у других пастушковых (Штегман, 1952; Бородулина, 1964 и др.). Уплощенность тела в дорсовентральном направлении имеет важное адаптивное значение для сохранения равновесия в воде, чему также способствует отнесение центра тяжести ближе к середине тела по сравнению с птицами, не связанными с водной средой. У последних центр тяжести располагается в передней его части. Кроме того, отнесение центра тяжести ближе к середине облегчает погружение в воду задней части тела.

Абсолютная и относительная длина шеи у разных видов ныряющих птиц различна. Если сравнить отношение длины шеи к абсолютной длине тела, то прослеживаются четкие различия даже между видами хорошо ныряющими и плавающими в толще воды. Известно (Дементьев, 1940; Судиловская, 1962, и др.), что относительно короткая шея свойственна типичным ныряльщикам и пловцам — пингвинам, чистикам. По нашим данным (Мордвинов, 1977б), суммарная длина шейного отдела и головы с клювом у баклана составляет 40,5 %, у чомги 39,0 % абсолютной длины тела, в то время как у ипатки — 30,1 %, у толстоклювой кайры 28,5, а у золотоволосого пингвина — 32,3 %. Такое разнообразие относительных размеров шеи у птиц не может не сказаться на их гидродинамических особенностях, в частности, на величине сопротивления трения.

Важнейшей отличительной особенностью птиц является наличие на их теле перьевого покрова. Строение оперения, его густота зависят от конкретных условий жизни птиц, способности к полету, плаванию или нырянию. Основное назначение перьев — сохранение тепла и создание хорошо обтекаемой формы, что важно как при полете, так и при плавании. Своеобразное наложение перьев на теле и крыльях птицы приводит к тому, что тело оказывается окруженным тонким воздушным слоем, а некоторая слабо выраженная ступенчатость, создаваемая кроющими перьями, имеет важное значение для уменьшения гидродинамического сопротивления (Гладков, 1949). Подобным же образом устроен чешуйчатый покров рыб, что также связано со снижением сопротивления движению (Бурлак, 1979).

Общезвестно, что структура перьевого покрова, его густота у водоплавающих птиц отличаются от таковых у видов, не связанных с водой. Большая плотность перьевого покрова достигается как за счет увеличе-

ния густоты оперения, так и за счет увеличения относительной площади птерилий. Например, у чайконосой крачки (*Gelochelidon nilotica*) на 1 см^2 грудной птерилии приходится только 14 перьев, у лысухи — 21 перо, а у чистика (*Serpheus gryllus*) и малой поганки — 29 (Бородулина, 1961). Птицы, тесно связанные с водой, обладают сравнительно короткими и густыми перьями, прикрепленными к поверхности тела под большим углом и имеющими особенно сильный изгиб. Перьевого покрова сохраняет некоторый объем воздуха, выполняющий вместе с перьями роль термоизоляционной прослойки и демпфера при плавании под водой. Благодаря особой структуре перьев и наслоению они не намокают. Структура пера отличается даже у весьма близких видов — чаек и крачек (Шестакова, 1953), не говоря уже о филогенетически и генетически относительно отдаленных группах птиц. Перьевого покрова оказывает самое непосредственное влияние на величину сопротивления трения, снижая ее, а отсюда и на общее сопротивление при плавании птиц в толще воды.

Как отмечалось выше, форма тела определяет величину лобового сопротивления, испытываемого организмом при поступательном движении в воде. Важнейшие морфологические показатели (U , Y , D_m , S_0), от которых зависит величина лобового сопротивления, для большинства нектеров найдены Ю.Г.Алеевым (1962, 1963а, 1964, 1965а, 1976 и др.), для рыб сем. парусниковых В.В.Овчинниковым (1966а, б, 1967), для головоногих моллюсков Г.В.Зуевым (1964а, б, 1966), для некоторых китообразных А.В.Чепурновым (1966, 1968), для ластоногих Е.В.Алексеевым (1966), для некоторых нектоксеронных и ксеронектонных птиц и млекопитающих Ю.Е.Мордвиновым (1966, 1968, 1969а, д, 1972а, 1977б, в, 1980). Остановимся подробнее на этих показателях для вторичноводных позвоночных.

Известно (Прандтль, 1951; Мартынов, 1958; Войткунский, 1964, и др.), что сопротивление движению полностью погруженных тел зависит от их относительного удлинения, т.е. от соотношения длины и диаметра круга, равновеликого площади наибольшего поперечного сечения тела. Относительная толщина тела животного, или относительное удлинение (U), определяется как отношение диаметра (D_m) наибольшего поперечного сечения тела к его эффективной длине (L_c) (Алеев, 1972): $U = D_m / L_c = D_m L_c^{-1}$. Наибольший диаметр тела у нектоксеронных и ксеронектонных животных определяли по наибольшей высоте (H) и ширине (I) тела мертвых животных, диаметр — как полусумму H и I . Другой важнейший морфологический критерий, характеризующий гидродинамические качества тела, — показатель формы корпуса (Y). Его находят как отношение расстояния от переднего конца тела до миделева сечения к эффективной длине животного (Алеев, 1962): $Y = y / L_c$.

Поскольку наибольшая высота и ширина тела не всегда совпадают (наибольшая высота может располагаться несколько впереди или сзади от наибольшей ширины), показатель формы корпуса определяли отдельно для вертикальной (Y_v) и горизонтальной (Y_h) продольной проекции тела животного. Общий показатель (Y) формы корпуса вычислили как полусумму Y_v и Y_h . Эти параметры были определены у животных разных видов и в разные сроки онтогенеза. Различия полученных показателей у отдельных видов и изменения их с возрастом позволяют судить о морфологических изменениях формы тела, связанных с приспособлением к водному образу жизни. При одной и той же длине и одинаковой конфигурации тела гидродинамическое сопротивление при плавании с одинаковыми скоростями выше у тех видов, у которых значение относительной толщины тела больше. Показатель зависит от пола, упитанности и подвержен сезонным и возрастным изменениям. Наиболее показательным является критерий Y . Высокие значения Y свидетельствуют о хороших гидродинамических качествах тела, так как на большем его участке от переднего конца затруднен отрыв пограничного слоя, который имеет тенденцию оставаться в ламинарном состоянии при условии отсутствия особо выступающих частей, выходящих за пределы пограничного слоя. Так, например, у птиц, активно передвигающихся в толще воды (Spheniscidae, Alcidae, Gaviidae, Phalacrocoracidae, Podicipedidae и др.), крылья уменьшаются в размерах и их скелет в большей или меньшей степени уплощается. Крылья, прижатые к телу, не выступают над его поверхностью, а в случае использования их в качестве движителя или для совершения маневров сопротивление при отведении от тела резко возрастает. Как уже указывалось выше, передние конечности ондатры, нутрии, бобра, настоящих тленей при прямом плавании в толще воды прижаты к телу, что снижает гидродинамическое сопротивление. Однако если наибольшее сечение тела отодвинуто слишком назад, то, согласно законам гидромеханики (Патрашев, 1953, и др.), возможен резкий отрыв пограничного слоя и возникновение мощной вихревой системы в заднем конце тела, увеличивающего сопротивление формы. У хорошо обтекаемых тел вращения значения показателя формы корпуса лежат в пределах 0,40–0,55. При одинаковых значениях Y вероятность отрыва пограничного слоя возрастает с увеличением скорости плавания и относительной толщины тела.

Помимо морфологических показателей U и Y , важным параметром оценки формы тела с точки зрения уменьшения гидродинамического сопротивления, является удельная поверхность обтекаемого тела. По мере роста животного его удельная поверхность увеличивается. При одинаковой форме тела удельная поверхность больше у тела меньших линейных

размеров, поэтому оценить влияние формы тела на величину удельной поверхности можно только сопоставив эти значения у одноразмерных организмов. В большинстве случаев линейные размеры взрослых особей разных видов не сопоставимы, поэтому был предложен показатель приведенной удельной поверхности (Алеев, 1972): $S_p = \sqrt{S} / \sqrt[3]{W} = S^{0,5} W^{-0,33}$. Величина S_p , представляющая собой отношение стороны квадрата, равновеликого площади поверхности тела животного, к сторонам куба, объем которого равен объему тела (W), совершенно не зависит от длины тела и может использоваться для сравнительной оценки удельных поверхностей любых объектов, в том числе и вторичноводных позвоночных.

Мы определили морфологические показатели U , Y , D_m и S_p для взрослых особей 9 видов нектоксеронных и ксеронектонных млекопитающих и 21 вида птиц, из которых 12 ныряющие и плавающие в толще воды и 9 плавающие по поверхности воды и не способные нырять (табл. 16). Максимальные скорости плавания в толще воды млекопитающих и птиц, необходимые для вычисления значений Re (см. табл. 17), получены автором в результате обработки многочисленных материалов киносъемки, проведенной во время экспериментов по кинематике и динамике плавания этих видов в биогидродинамических каналах, а также замеров скоростей движения животных в естественных условиях.

Согласно законам гидродинамики (Павленко, 1953; Мартынов, 1958; Девнин, 1967, и др.), лобовое сопротивление эллипсоидных тел в определенном диапазоне значений Re резко возрастает при $U > 0,40$, в то же время слишком малые значения U при прочих равных условиях дают увеличение сопротивления трения. На многочисленном материале Ю. Г. Алеев (1976) установил, что для подавляющего большинства некторов показатель U не превышает 0,40, а средними для зунектонных гидробионтов считаются значения $U - 0,15-0,19$.

Анализируя данные табл. 16, можно видеть, что у всех водных птиц (ныряющих и ныряющих) показатель U лежит в пределах 0,17 - 0,30 ($D_m - 0,18-0,27$ м), причем у ныряющих видов в целом он имеет несколько меньшие значения, чем у плавающих то же на поверхности воды. По значениям Re среди всех исследованных видов превалируют неутомимые пловцы толщи воды - пингвины, толстоклювая кайра, поганки и бакланы. Они же имеют наиболее удлиненное тело. У околоводных и полуводных млекопитающих показатель U колеблется от 0,20 у европейской норки до 0,32 у ондатры (примерно такие же значения свойственны нектерам). Таким образом, как на начальных стадиях адаптации к жизни в водной среде (норка, нутрия, ондатра, бобр, выхухоль), так и до весьма глубоких (калан, жаконогие), млекопитающие имеют сравнительно низкие показатели относительного удлинения тела. Такой

Т а б л и ц а 16. Морфологические и гидродинамические показатели водоплавающих птиц и млекопитающих

В и д	L_c	U	γ	D_m	S_0	Re
Н р я щ и е п т и ц ы						
Золотоволосый пингвин (<i>Sudyptes chrysolophus</i>)	52,0	0,22	0,51	0,23	2,72	$1,3 \cdot 10^6$
Королевский пингвин (<i>Aptenodites patagonica</i>)	97,0	0,20	0,50	0,21	2,71	$6,7 \cdot 10^6$
Чомга (<i>Podiceps cristatus</i>)	58,0	0,17	0,52	0,19	2,98	$8,7 \cdot 10^5$
Малая поганка (<i>Podiceps ruficollis</i>)	37,5	0,18	0,49	0,19	2,93	$3,7 \cdot 10^5$
Берингийский баклан (<i>Phalacrocorax pelagicus</i>)	71,0	0,17	0,55	0,18	2,97	$8,9 \cdot 10^5$
Краснолицый баклан (<i>Phalacrocorax urile</i>)	61,0	0,18	0,54	0,19	2,89	$9,3 \cdot 10^5$
Кергеленский баклан (<i>Phalacrocorax verrucosus</i>)	66,0	0,19	0,53	0,20	2,88	$7,6 \cdot 10^5$
Обыкновенная гага (<i>Somateria mollissima</i>)	63,0	0,22	0,50	0,24	2,40	$3,4 \cdot 10^5$
Чернозобая гагара (<i>Gavia arctica</i>)	81,0	0,21	0,52	0,23	2,62	$7,9 \cdot 10^5$
Толстоклювая кайра (<i>Uria lomvia</i>)	48,0	0,22	0,50	0,23	2,50	$1,2 \cdot 10^6$
Ипатка (<i>Fratercula corniculata</i>)	33,0	0,25	0,51	0,26	2,36	$2,4 \cdot 10^5$
Шилохвость (<i>Anas acuta</i>)	51,0	0,26	0,58	0,27	2,40	-
Н е н р я щ и е п т и ц ы						
Глухыш (<i>Fulmarus glacialis</i>)	42,0	0,30	0,55	0,24	2,30	-
Обыкновенный буревестник (<i>Puffinus puffinus</i>)	55,5	0,25	0,54	0,26	2,40	-
Черноголовая чайка (<i>Larus melanocorhaleus</i>)	38,0	0,23	0,54	0,25	-	-
Южный буревестник (<i>Macronectes giganteus</i>)	51,0	0,25	0,54	0,27	-	-
Чернобровый альбатрос (<i>Diomedea melanophrus</i>)	85,0	0,23	0,53	0,25	-	-
Капский голубок (<i>Daption capense</i>)	42,0	0,24	0,52	0,26	2,38	-
Большой буревестник (<i>Procellaria gravis</i>)	48,1	0,23	0,52	0,24	-	-
Малая качурка (<i>Hydrobates pelagicus</i>)	13,2	0,23	0,51	0,25	-	-

В и д	L_c	U	γ	D_m	S_0	Re
Качурка Вильсона (<i>Oceanites oceanicus</i>)	14,8	0,23	0,52	0,25	2,40	-
М л е к о п и т а ю щ и е						
Норка европейская (<i>Mustela lutreola</i>)	43,0	0,20	0,67	0,21	3,20	$3,2 \cdot 10^5$
Нутрия (<i>Myocastor coyrus</i>)	52,0	0,25	0,60	0,27	2,90	$3,4 \cdot 10^5$
Ондатра (<i>Ondatra zibethica</i>)	26,5	0,32	0,61	0,33	2,63	$6,0 \cdot 10^5$
Бобр (<i>Castor fiber</i>)	74,5	0,27	0,58	0,29	2,75	$2,3 \cdot 10^6$
Выхухоль (<i>Desmana moschata</i>)	30,5	0,27	0,58	0,28	2,80	$6,5 \cdot 10^5$
Калан (<i>Enhydra lutris</i>)	135,0	0,21	0,50	0,23	2,94	$6,7 \cdot 10^6$
Гренландский тюлень (<i>Pagophoca groenlandica</i>)	166,0	0,26	0,43	0,27	2,62	$9,5 \cdot 10^6$
Каспийский тюлень (<i>Pusa caspica</i>)	133,0	0,22	0,45	0,24	2,81	$8,6 \cdot 10^6$
Северный морской котик (<i>Callorhinus ursinus</i>)	153,0	0,29	0,48	0,30	2,88	$9,88 \cdot 10^6$

хороший пловец, как дельфин, имеет показатель $U - 0,18-0,22$ (Бурлаков и др., 1977). Оптимальным удлинением для подводных лодок считается $U \approx 0,15$ (Герасимов, Дробленков, 1962).

Как правило, большинство нектеров имеет ламинизированную форму тела, которая способствует уменьшению сопротивления формы (за счет безотрывного обтекания) и сопротивления трения (благодаря сохранению ламинарного обтекающего потока на большей протяженности тела). Как видно из табл.16, показатель формы корпуса у исследованных птиц и млекопитающих варьирует в довольно широких пределах: 0,43-0,67 у млекопитающих и 0,49-0,58 у птиц (у нектеров эти колебания еще больше - 0,15-0,60), причем у ныряющих и плавающих в толще воды птиц этот показатель имеет значения, близкие к оптимальным. Из млекопитающих по показателю γ ластоногие и калан занимают наиболее выгодное положение (0,43-0,50); это значит, что наибольшее поперечное сечение располагается у середины тела или несколько ближе к его переднему концу. От этого места и далее по направлению к хвосту на теле нет никаких особо выступающих частей, которые приводили бы к возмущению обтекающего потока при плавании и соответственно к увеличению гидро-

динамического сопротивления. Для этих же видов характерны высокие числа Re . Несколько большие значения Y (выходящие за пределы оптимальных) имеют бобр и выхухоль. У них от места наибольшего поперечного сечения и далее к задней части тела диаметр постепенно уменьшается и туловище относительно плавно переходит в мощный лопатообразный хвост. Постепенный переход компактной части тела бобра в хвост, по-видимому, приводит к тому, что при движении в воде поток, обтекающий тело, будет безотрывным, а это снижает сопротивление формы.

У выхухоли переход тела в хвост менее плавный, поэтому при плавании животного с максимально доступной для него скоростью в этом месте возможно образование вихрей отрыва.

Из рассмотренных видов нектоксеронных млекопитающих для норки, нутрии и ондатры характерны самые высокие показатели формы корпуса (0,60-0,67), т.е. миделево сечение располагается далеко за серединой тела и резко переходит в относительно тонкий хвост. На первый взгляд такое строение тела при плавании дает им гидродинамические преимущества перед другими видами, поскольку удлиняется конфузорный участок за счет укорочения диффузорного. Однако этого не происходит. Сокращение диффузора и резкий переход туловища в длинный хвост приводит к тому, что при движении в толще воды с максимальными скоростями, свойственными данным видам в естественных условиях, в этом месте отмечается отрыв пограничного слоя и образование мощной вихревой системы, приводящей к излишней трате энергии. Кроме того, в определенном диапазоне значений Re у норки, ондатры, так же, как и у других нектоксеронных млекопитающих, возникновению возмущений в обтекаемом теле потоке способствуют неплотно прижатые к шее передние конечности и несовершенный локомоторный аппарат (весельный движитель) и др.

Интересно сравнить значения Y исследованных млекопитающих с таковыми китообразных - вторичноводными животными, ставшими типичными нектоками. Так, у *Phocaena phocaena* (L.) Y равен 0,44; у *Delphinus delphis ponticus* Varab. - 0,45; у *Balaena mysticetus* L. - 0,47; у *Balaenoptera physalus* (L.) - 0,38; у *Balaenoptera musculus* L. - 0,40; у *Balaenoptera borealis* Less. - 0,36 (Чепурнов, 1968; Адеев, 1976). Отсюда видно, что по показателю формы корпуса ластоногие и калан ближе всего стоят к китообразным.

Приведенная удельная поверхность тела (S_0) у всех исследованных видов довольно низкая - 2,30-3,20 (см. табл. 16). Из млекопитающих наибольшие значения S_0 характерны для европейской норки, из птиц - для поганок, бакланов и пингвинов. Сравнительно низкие значения S_0 свойственны ныряющим видам птиц. Это и понятно, поскольку ныряю-

щие птицы имеют более удлиненное тело, чем неныряющие. Для nekтонных форм характерен диапазон $\% - 2,60-3,50$, а для планктонных, как правило, больше 4,50 (Алеев, 1976). Следовательно, по этому показателю исследованные птицы и млекопитающие сравнимы с нектерами. По мере роста животных увеличиваются доступные им скорости плавания, а это приводит к существенным изменениям их формы тела. В результате условия обтекания тела улучшаются и снижается гидродинамическое сопротивление.

Анализируя возрастные изменения морфологических параметров U и Y некоторых нектоксеронных и ксеронектонных млекопитающих (рис. 32-45), можно видеть, что в онтогенезе показатель относительного удлинения тела обнаруживает тенденцию к некоторому увеличению (понижению значений U), причем у разных видов в неодинаковой мере. Так, с возрастом у гренландского и каспийского тюленей значение показателя U сначала несколько увеличивается, однако не достигает очень высоких значений, характерных, например, для ондатры, затем постепенно уменьшается. Если у гренландского тюленя при $L_c = 76,5$ см $U = 0,26$, то при $L_c = 107,0$ см $U = 0,30$, а при $L_c = 175,0$ см $U = 0,26$. Для каспийского тюленя при $L_c = 96,0$ см $U = 0,23$, а при $L_c = 96,0$ см $U = 0,27$, при $L_c = 130,0$ см $U = 0,22$. Несколько большие значения U у гренландского тюленя длиной 106,0 см и каспийского тюленя длиной 96,0 см можно объяснить чрезвычайно интенсивным накоплением подкожного жира у животного этого возраста (стадия хохлуши). С переходом к водному образу жизни и самостоятельному добыванию пищи относительное удлинение тела увеличивается, о чем свидетельствуют сравнительно низкие значения U , а это приводит к совершенствованию гидродинамических качеств тела. Увеличение относительного удлинения тела с возрастом у тюленей ведет к уменьшению его дорсовентральной кривизны, в результате чего тело становится симметричным относительно своей продольной оси, приближаясь по форме к телу вращения. Уменьшение дорсовентральной асимметрии тела способствует лучшему обтеканию его встречным потоком воды, и значит уменьшению сопротивления формы. У норки, нутрии, бобра и калана параметр U по мере роста животных постепенно уменьшается, приближаясь у каждого вида к своей оптимальной величине (см. рис. 32-35). Таких резких изменений значений показателя U в онтогенезе, какие наблюдаются у настоящих тюленей, у норки, нутрии, бобра и калана, не отмечают, а если они и имеют место, то у животных более молодого возраста, которых мы в своем распоряжении не имели.

У всех рассмотренных видов в онтогенезе отмечается тенденция к постепенному снижению значения показателя формы корпуса Y (см. рис.

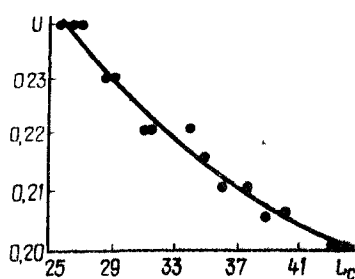


Рис.32. Зависимость U от L_c у ногги

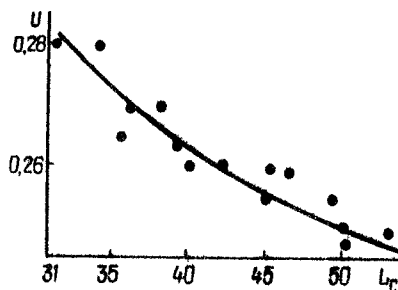


Рис.33. Зависимость U от L_c у нутрии

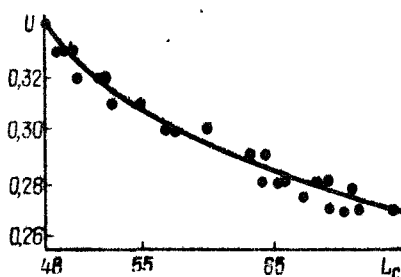


Рис.34. Зависимость U от L_c у бобра

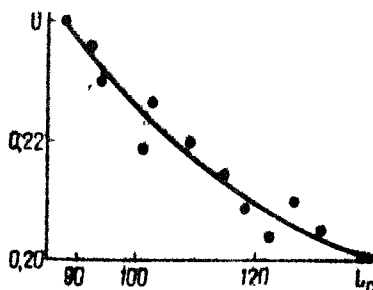


Рис.35. Зависимость U от L_c у калана

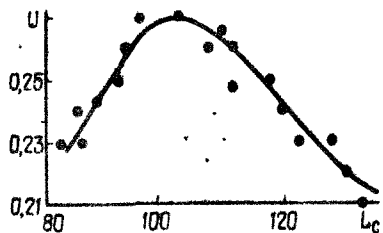


Рис.36. Зависимость U от L_c у каспийского тмлена

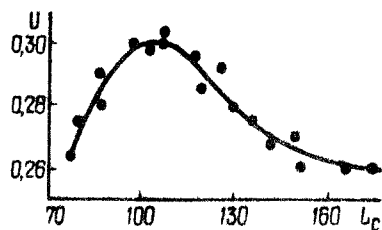


Рис.37. Зависимость U от L_c у гренландского тмлена

38-45), т.е. среднево сечение как бы смещается к середине тела, а это приводит к некоторому совершенствованию гидродинамических качеств. Однако из этого не следует, что с возрастом у млекопитающих наибольшая высота и ширина тела значительно меняет свое местоположение.

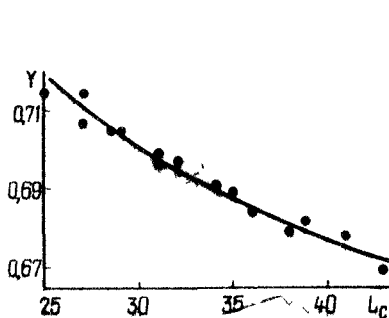


Рис.38. Зависимость Y от L_c у норки

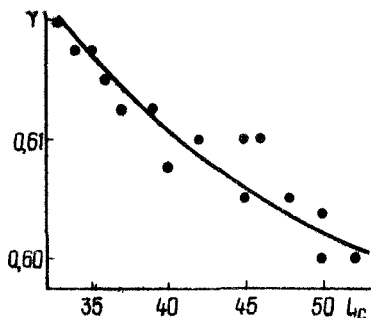


Рис.39. Зависимость Y от L_c у нутрии

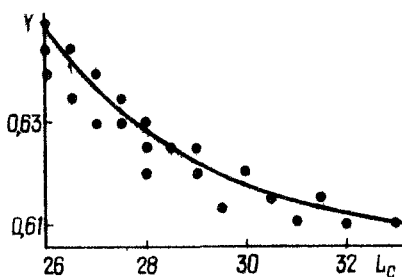


Рис.40. Зависимость Y от L_c у ондатры

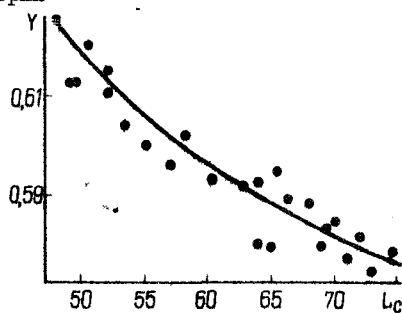


Рис.41. Зависимость Y от L_c у бобра

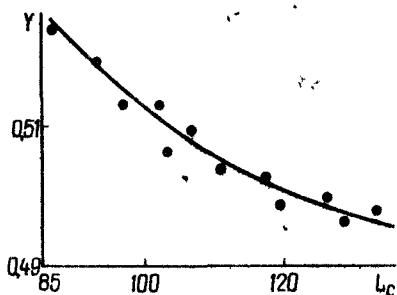


Рис.42. Зависимость Y от L_c у калана

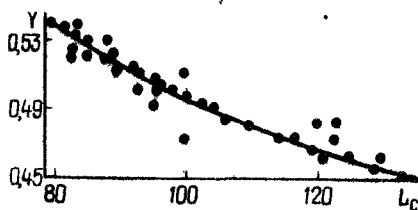


Рис.43. Зависимость Y от L_c у каспийского тюленя

Смещение параметра Y к середине тела и даже несколько ближе к его переднему концу (ластоногие) в онтогенезе млекопитающих, очевидно, можно объяснить тем, что как наземные, так и полуводные животные

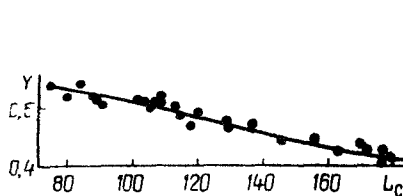


Рис.44. Зависимость Y от L_c у гренландского тюленя

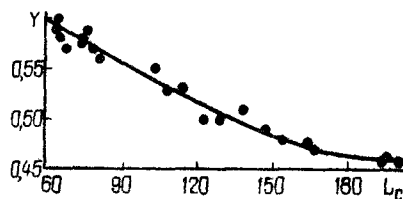


Рис.45. Зависимость Y от L_c у северного морского котика

рождаются с относительно большой головой, длина которой составляет значительный процент общей длины тела. С возрастом происходит заметное относительное уменьшение длины головы, при этом показатель формы корпуса смещается несколько вперед. Кроме того, как указывалось выше, у всех водных животных, в том числе и у тех, которые спорадически заходят в воду, передний отдел позвоночника укорачивается за счет редукции шейных позвонков, что не может не отразиться на показателе формы корпуса. Несмотря на это, у некоторых околоводных млекопитающих (норка, ондатра) значения показателя Y у взрослых особей остаются достаточно высокими.

Как известно, с ростом животных увеличиваются и скорости их плавания, однако в диапазоне $L_c > 450$ см при увеличении размеров животных максимально доступные скорости плавания не только не увеличиваются, но и снижаются, поэтому в онтогенезе таких видов не наблюдается возрастных изменений морфологических параметров U и Y , указывающих на улучшение их гидродинамических качеств. Примером этому могут служить киты (Чепурнов, 1968); слабо такие же тенденции прослеживаются и у дельфинов.

У исследованных нами ныряющих и ныряющих птиц возрастные изменения морфологических показателей U , Y , D_m , S_o четко не выражены. В своем распоряжении мы имели птиц, которые уже полностью перешли к самостоятельному образу жизни, в то время как хорошо известно (Познанин, 1978, 1979, и др.), что основные изменения пропорций тела птиц происходят главным образом на самых ранних стадиях онтогенеза (в птенцовом возрасте).

В онтогенезе млекопитающих значения показателей D_m и U постепенно уменьшаются, в то время как значения S_o несколько увеличиваются за счет постепенного удлинения тела. Так, если у каспийского тюленя при $L_c = 85,0$ см $S_o = 2,66$, то при $L_c = 133,0$ см $S_o = 2,81$; у бобра при $L_c = 55,0$ см $S_o = 2,58$, а при $L_c = 74,5$ см $S_o = 2,75$; у калана при $L_c = 96,0$ см $S_o = 2,76$, а при $L_c = 135,0$ см $S_o = 2,94$.

Таким образом, анализ критериев, характеризующих морфологические особенности формы тела нектоксеронных и ксеронектонных млекопитающих и птиц, от которых зависят их гидродинамические характеристики, позволяет сделать следующие основные выводы.

Из нектоксеронных и ксеронектонных млекопитающих лучше всех приспособлены к плаванию ластоногие, далее следует калан; у бобра, нутрии и ондатры значения морфологических параметров несколько ниже. Еще более низкие значения этих величин у норки, в меньшей степени связанной с водной средой.

Все исследованные водоплавающие птицы (ныряющие и ныряющие) в целом имеют значения параметров U , γ , D_m , S_o , близкие к оптимальным, свойственные быстроплавающим нектонным формам. По гидродинамическим качествам лучшими оказались птицы, наиболее тесно связанные с водной средой — ныряющие и плавающие в толще воды: в первую очередь пингвины, толстоклювая кайра, поганки, бакланы, затем гагары, ипатка, гага и др.

4.2. Структура пограничного слоя при плавании вторичноводных позвоночных

Проблема обтекания тела как типичных водных обитателей, так и полуводных животных представляет важнейший теоретический и практический интерес в плане функциональной морфологии, биогидродинамики, проблемы жизненных форм, бионики и др. До последнего времени этот вопрос оставался слабо изученным из-за отсутствия приемлемых методических подходов, с помощью которых можно было бы получить ясную визуальную картину обтекания тела встречным потоком воды и оставшегося за животным гидродинамического следа (Клейнберг, Кокшайский, 1967). В практике биогидродинамических исследований применяется несколько методов определения характера пограничного слоя движущихся объектов (Козлов, 1966):

методы, основанные на измерении напряжения трения на поверхности модели;

методы, основанные на измерении пульсаций давления в пограничном слое;

методы, основанные на визуализации течения в пограничном слое.

Эти методы не приемлемы для проведения исследований на живых объектах, пребывающих в естественных условиях (на воле). В последнее время созданы миниатюрные датчики и аппаратура регистрации режимов течения воды в пограничном слое и за его пределами, которые можно крепить на теле крупных водных животных (Варич, 1969, 1971; Козлов, 1969; Козлов, Шакало, 1970; Шакало, 1972; Романенко, Соко-

лов В.Е., Калининченко, 1972, 1973; Янов, Романенко, 1972; Романенко, Янов, 1973; Романенко, 1976, и др.). Однако существенным недостатком данного метода является то, что прикрепленные к телу датчики, во-первых, влияют на естественное поведение животных; во-вторых, они позволяют судить о характере обтекания только в отдельных точках тела, именно в месте их прикрепления, не давая полной картины обтекания всего тела. Кроме того, на характер пограничного слоя самое непосредственное влияние оказывают покровы животных: у рыб – чешуйный и слизь, у млекопитающих – волосистой, у птиц – перьевой. Определить их влияние с помощью датчиков чрезвычайно сложно.

На наш взгляд, наиболее объективные данные получаются при использовании методов с применением разлжющихся красящих веществ. Красящие вещества были использованы для исследования характера пограничного слоя и гидродинамического следа при плавании различных видов рыб (Rosen, 1959, 1961; Hartel, 1963, 1966; 1967a,b; Алеев, Овчаров, 1969, 1971, 1973a,b; Овчаров, 1971, 1974; Шакало, Бурьянова, 1973, и др.). В.В.Шулейкин (1934) на основе анализа кинограмм движущейся скумбрии, полученных Дж.Греем (Gray, 1933) и М.В.Розеном (Rosen, 1959, 1961) в опытах с *Brachidanio albolineatus*, обнаружили вихри не только в гидродинамическом следе этих рыб, но и в пограничном слое, и на основании этого сделали вывод о полезной роли возникающих вихрей. Следует отметить, что появление таких вихрей в обтекающем тело рыбы потоке воды было вызвано искажениями истинной картины обтекания условиями эксперимента – близостью плывущей рыбы к поверхности воды. Это убедительно было показано многочисленными экспериментами на разных видах рыб. Ю.Г.Алеевым и О.П.Овчаровым (1969, 1971, 1973a,b). Они же установили, что никаких вихрей у тела рыбы нет, тогда как картина вихреобразования в гидродинамическом следе прослеживается во всех деталях. Этот вывод очень важен и в корне меняет существовавшее ранее представление о характере обтекания тела рыб при плавании.

Литературные данные, по которым можно косвенно судить о характере пограничного слоя при плавании полуводных млекопитающих, весьма немногочисленны и отрывочны. В основном такие сведения приводятся по ластоногим. Считается, что волосистой покров на теле этих животных обладает демпферными свойствами и способствует частичному гашению турбулентного потока, возникающего при плавании их с определенными скоростями (Scheffer, 1958; Белькович, 1964; Соколов В.Е., 1960, 1965, 1973; Мордвинов, 1968; Мордвинов, Курбатов, 1972a; Романенко и др., 1972, и др.).

Х.Гертель (Hertel, 1966) сообщает, что волосистой покров морского льва в воде идеально гладкий и, вероятно, посредством отдельных волосков обеспечивает стабилизацию пограничного слоя. А.В.Хилл (Hill, 1950), наблюдавший с судна за движением дельфинов и тюленя во время свечения моря, заметил, что за тюленем всегда остается широкий и интенсивный светящийся след, тогда как дельфины оставляют за собой лишь узкую яркую полосу. На основании этого наблюдения автор приходит к заключению, что форма тела и движитель дельфина более совершенны по сравнению с таковыми тюленя. Факт большего совершенства движителя и формы тела дельфина по сравнению с ластоногими бесспорен. Однако в связи с этим наблюдением необходимо заметить, что дельфины плывут за счет колебаний хвостового плавника в дорсо-вентральном направлении, в то время как настоящие тюлени движутся при помощи задней пары лап и самого тела, колеблющихся в латеральном направлении. Различный способ локомоции приводит к разному характеру и ширине остающегося за животными следа. Делать же такое заключение на основании только наблюдений за плавающими животными сверху (в плане), на наш взгляд, не совсем верно. Для того, чтобы судить о величине остающегося за дельфином следа, необходимы наблюдения сбоку (в горизонтальной плоскости).

Экспериментальных данных, касающихся картины обтекания тела живых ластоногих, в литературе не приводится. Ю.Г.Алеев (1976) на модели гренландского тюленя, дельфина, пингвина и рыбах определил распределение динамического давления по поверхности тела в разных диапазонах значений Re . Установлено, что ламинарное обтекание сохраняется на конфузорном участке, а турбулентное - на диффузорном. Опытами по визуализации пограничного слоя дельфина с помощью флюоресцирующих красок показано (Rosen, 1961), что ламинарное состояние пограничного слоя сохраняется лишь на конфузорном участке до $Re = 3,0 \cdot 10^6$. В дальнейшем это было подтверждено экспериментами с применением различных датчиков, прикрепленных на теле живых дельфинов (Романенко, Янов, 1973, и др.).

Нами проведены эксперименты по визуализации картины обтекания тела ондатры и европейской норки потоком воды с целью выявления структуры пограничного слоя и характера остающегося за животными следа при их плавании с различными скоростями. Ондатра и норка ведут полуводный образ жизни, но отличаются в экологическом и морфологическом отношениях. Ондатра - грызун, норка - хищник. Черты адаптации к обитанию в воде во внешней организации у ондатры выражены значительно лучше, чем у норки. В опытах использовали здоровых взрослых животных. Эксперименты проведены в отделе нектона ИНБЮМА АН УССР

по методике, ранее использованной для визуализации обтекания рыб (Алеев, Овчаров, 1969, 1971) и модифицированной применительно к полуводным млекопитающим (Мордвинов, 1974). Визуализация обтекающего потока обеспечивалась красителем "Азур-2", который находился в "ожерелье", привязанном к шее животного, состоящем из тонкой нити с прикрепленными к ней шестью марлевыми мешочками, каждый размером (8 x 3) мм. Мешочки таких размеров полностью погружали в подшерсток млекопитающего и в то же время обеспечивали вымывание достаточного количества красителя.

Животное помещали в гидрлоток и наблюдали за его движением вдоль лотка в полностью погруженном положении. Затем животное вынимали, меняли воду в лотке и опыты снова повторяли. Длина гидрлотка составляла 4 м, ширина 0,4 м и высота 0,4 м, глубина рабочего слоя воды 0,3 м. Длина тела с хвостом самки ондатры (L) достигала 45,0 см, наибольший диаметр тела (D_m) 6,0 см; длина тела с хвостом самца норки составляла 66,0 см, наибольший диаметр тела 7,2 см. Такие соотношения размеров подопытных животных, лотка и рабочего слоя воды в нем практически исключали влияние стенок лотка, дна и поверхности воды на картину обтекания. Опыты, в которых животное проплывало вблизи поверхности воды, дна лотка и его стенок выбраковывались. Дно лотка и его стенки покрывали белилами, поэтому окрашенный поток воды, омывающий тело, хорошо просматривался на светлом фоне. Картина обтекания тела и остающегося за ним следа непрерывно фиксировалась на 35-миллиметровую негативную кинопленку кинокамерой КСР-1М. Кинокамеру жестко крепили на высоте 1,3 м от поверхности воды. Частота кадров киносъемки была строго отрегулирована и составляла 24 кадра в секунду. Скорость движения животного в каждом отдельном опыте определяли посредством киносъемки и параллельно, для контроля, хронометрированием.

Зная общую длину зверька и строго установленную частоту киносъемки, можно легко определить скорость плавания в каждом отдельном эксперименте. Методика определения скорости плавания и других кинематических параметров хорошо изложена в работе Н.В.Кокляйского (1978), поэтому нет необходимости подробно на ней останавливаться. С ондатрой проведено 126 опытов, из которых 38 оказались удачными и читаемыми на кинограммах; с норкой 145 опытов, из них 30 удачные. Скорость движения ондатры колебалась в пределах 0,1-0,8 м/с, норки - 0,1-0,4 м/с, что соответствует значениям Re для ондатры $4,5 \cdot 10^4 - 3,6 \cdot 10^5$, для норки $6,6 \cdot 10^4 - 2,6 \cdot 10^5$. Причем количество вымываемого красителя было тем больше, чем выше скорость плавания млекопитающего.

Результатами опытов установлено, что обтекающим тело норки и он-

даты поток воды находится в турбулентном состоянии. Даже при скоростях плавания 0,1-0,2 м/с ($Re = 4,0 \cdot 10^4 - 9,0 \cdot 10^4$) видны отдельные незначительные возмущения в пограничном слое (рис.46), что по-видимому, можно объяснить возмущающим действием отдельно выступающих на теле волос. С увеличением скорости плавания ондатры и норки до 0,3-0,4 м/с обтекающий поток на всем протяжении становится полностью турбулентным. Турбулизация пограничного слоя усиливается за счет выступающих частей тела. Так, в месте перехода головы в шейный отдел и далее в туловищный у норки, у которой переход хорошо заметен, происходит интенсивное возмущение обтекающего потока. У ондатры этот переход менее выражен и поэтому турбулизации обтекающего потока не наблюдается. Турбулизирующее влияние на пограничный слой оказывают передние конечности. При прямолинейном поступательном движении под водой ондатра вытягивает передние конечности вдоль шеи, прижимает к подбородку и не использует их в создании пропульсивной силы. Однако как бы ни были плотно прижаты к шее передние конечности, они все же выступают над телом и способствуют образованию возмущений в пограничном слое. Ондатра движется за счет попеременной работы задних лап и изгибаний хвоста в латеральном направлении. У норки и передние, и задние конечности при плавании выполняют роль движителя. Животное гребет ими попеременно и таким образом оказывает возмущающее действие на пограничный слой как при холостом, так и при рабочем ходе. Механизм локомоции ондатры и норки приводит к явно выраженному нестационарному характеру плавания и, соответственно, обуславливает нестационарность обтекающего потока. Отмеченная в опытах максимальная скорость плавания норки (0,4 м/с), находится, видимо, на грани, предельной для данного вида. В этом эксперименте у задней части тела, в районе крестца и основания хвоста, видны крупные вихри, скатывающиеся вдоль хвоста (рис.47,а). Необходимо отметить, что во всех без исключения опытах с норкой наблюдалось только безотрывное обтекание пограничного слоя на всем протяжении тела, включая хвост. Очевидно, при значении $Re = 2,5 \cdot 10^5$ отрыва пограничного слоя еще не происходит. Больших скоростей плавания норки в опытах получить не удалось.

С увеличением скоростей движения ондатры до 0,6 м/с ($Re = 2,7 \cdot 10^5$) вихреобразование в пограничном слое резко возрастает; в обтекающем потоке отчетливо видны отдельные вихри, размеры которых по направлению к задней части тела увеличиваются (рис. 47,б). В районе крестца и у основания хвоста уже намечается отрыв отдельных вихрей. След, оставшийся сразу же за хвостом животного, ярко окрашен и по ширине примерно равен наибольшей ширине тела; далее происходит разрушение следа, путем размыва и смещения в различных направлениях окрашенной массы воды.

Во время пребывания ондатры и норки в воде в их подшерстке сохраняется воздушная прослойка, которая при плавании под давлением обтекающего потока выделяется в воду в виде пузырьков (рис.48). Чем выше скорость движения животных, тем сильнее давление потока воды на тело и тем интенсивнее выделяется воздух из подшерстка. Помимо термоизоляции, воздушная прослойка и волосной покров на теле нектотоксеронных млекопитающих, по-видимому, выполняют демпфирующую функцию, способствуя частичному гашению вихрей, возникающих в пограничном слое. В экспериментах установлено, что воздушная прослойка в подшерстке ондатры сохраняется в течение 20–25 мин, после чего животное не ныряло и старалось выбраться из лотка. У норки воздушная прослойка сохраняется в течение 10 мин постоянного пребывания в воде, далее животное полностью намокает и начинает замерзать.

При максимальной скорости плавания ондатры 0,8 м/с ($Re = 3,6 \cdot 10^5$), которую удалось получить в эксперименте, отчетливо виден отрыв крупных вихрей. Отрыв вихрей, имеющих вертикально расположенную ось вращения с достаточно высоким вращающим моментом, происходит на участке от места наибольшего поперечного сечения тела и далее по направлению к хвосту. Особенно четко вихри отрыва прослеживаются на кинограммах в оставшемся за животным гидродинамическом следе непосредственно у хвоста (рис.49). Направление вращения вихрей на правой части тела ондатры происходит по часовой стрелке, на левой – против часовой стрелки, т.е. направление вращения вихрей совпадает с направлением движения массы воды в пограничном слое.

Таким образом, на основании экспериментальных данных можно заключить, что обтекающий тело ондатры и норки поток воды находится в турбулентном состоянии уже при скорости плавания 0,1 м/с (Re от $4,0 \cdot 10^4$ до $9,0 \cdot 10^4$). С увеличением скорости движения до 0,2–0,3 м/с турбулизация пограничного слоя усиливается и при $Re = 2,6 \cdot 10^5$ (0,4 м/с) у задней части тела норки образуются крупные вихри, скатывающиеся к хвосту, однако отрыва этих вихрей не наблюдается. При $Re = 2,7 \cdot 10^5$ в пограничном слое ондатры отмечается вихреобразование и с увеличением скорости плавания до 0,8 м/с ($Re = 3,6 \cdot 10^5$) отчетливо видны крупные отрывные вихри у задней части тела. Известно, что образование вихрей отрыва в пограничном слое вызывает резкое увеличение гидродинамического сопротивления и всегда сопровождается исключительной потерей энергии. Следовательно, рассмотренные представители нектотоксеронных млекопитающих, хотя и имеют определенные черты адаптации к обитанию в водной среде, в гидродинамическом отношении обладают еще далеко не совершенной формой тела, сравнительно несовершенным типом движителя и должны испытывать относительно высокое сопротивление при плавании.

4.3. Гидродинамическое сопротивление нектоксеронных и ксеронектонных млекопитающих и птиц

Вопросы гидродинамики различных видов животных настолько же актуальны, насколько специфичны и трудоемки. Трудность, в первую очередь, заключается в отсутствии приемлемых методик определения величины гидродинамического сопротивления активно плывущего животного (при работе локомоторного аппарата в естественных условиях). До настоящего времени определить величину сопротивления активно плывущего организма опытным путем еще никому не удалось. За последние два-три десятилетия опубликовано довольно много работ, в которых приведены величины гидродинамического сопротивления, полученные на моделях и трупах различных водных животных, а также на живых организмах, плавающих в инерционных режимах, т.е. с неработающим движителем. Методики, с помощью которых получены эти данные, весьма разнообразны, каждая из них обладает определенными преимуществами и недостатками, отсюда и неодинаковая точность измерения гидродинамического сопротивления. Поэтому результаты, полученные разными авторами на одних и тех же объектах, не всегда сопоставимы. Останавливаться на этих методиках нет необходимости, тем более, что они изложены во многих работах (Gray, 1957; Семенов, 1969; Логвинович, 1970; Курбатов, 1972; Пятацкий и др., 1973; Кокшайский, 1974; Алеев, 1976; Матихин, 1973; Романенко, 1976; Першин, 1979, и многие др.). Необходимо отметить только то обстоятельство, что, как указывает Н.В.Кокшайский (1974), наиболее близкие к действительным значения гидродинамического сопротивления (по величине отрицательного ускорения) получаются при использовании методики, основанной на анализе кинограмм движения объекта по инерции, т.е. с неработающим локомоторным органом. Одним из важнейших условий успешного применения данной методики является полное исключение "подрабатывания" плавниками или конечностями животным в момент инерционного движения, влияющего на величину отрицательного ускорения и в итоге на конечный результат.

В подавляющем большинстве работ биогиродинамического профиля, появившихся за последнее время, объектами исследований служат различные виды рыб (обычно высокоскоростные) и дельфины. Такой повышенный интерес к этим гидробионтам понятен и связан с высокой степенью приспособленности их к плаванию. Значительно меньше внимания уделено ластоногим, а по гидродинамике околотовных и полуводных млекопитающих, водоплавающих птиц, амфибии и рептилии вообще имеются считанные работы, в то время как изучение гидродинамических особенностей представителей названных групп животных позволило бы понять пу-

ти и закономерности становления и развития этих особенностей у видов, в различной степени связанных с обитанием в водной среде.

Мы определяли количественные показатели общего гидродинамического сопротивления, встречаемого некоторыми водными млекопитающими и птицами при плавании в толще воды с различными скоростями. Из нектосеронных млекопитающих мы исследовали бобра и калана, из ксенектонных — гренландского тюленя, из водных птиц — чомгу, кайру, краснолицего баклана и золотоволосого пингвина. В опытах использовали подвижных, хорошо развитых взрослых животных и птиц, не имеющих на теле травм и дефектов. Особей, не удовлетворяющих этим условиям, выбраковывали. Для исключения возможных ошибок и погрешностей при измерениях, а также для получения значений встречаемого сопротивления в широких диапазонах скоростей, свойственных видам в естественных условиях, опыты с каждым животным проводили многократно. До начала каждого опыта животных помещали в биогиродинамический канал, где и содержали некоторое время для адаптации к новой обстановке. Опыты с гренландским тюленем и бобром проводили в большом биогиродинамическом канале отдела нектона ИНБЮМА АН УССР. Самку гренландского тюленя в стадии "хохлуши" доставили с Белого моря (с. Нижняя Золотица, Архангельской обл.). Спустя 2 нед. тюлень перелинял, приобрел волосной покров, свойственный взрослым животным. В течение месяца его содержали в демонстрационном аквариуме института. Двухлетний бобр был завезен из Воронежского заповедника. До начала опытов его содержали в гидроканале в течение 3 нед.

Канал, приспособленный для проведения экспериментов по биогиродинамике с живыми объектами и моделями, представляет собой открытую сверху металлическую емкость прямоугольной формы длиной 21 м и площадью поперечного сечения $0,85 \text{ м}^2$. В зависимости от объекта исследований канал заполняют морской или пресной водой. Обслуживание оборудования и наблюдения за ходом эксперимента ведется с рабочих палуб, расположенных по обеим сторонам канала. Подробное устройство канала и обслуживающей аппаратуры описано в работах Ю.Г.Алеева, Б.В.Курбатова (1972) и Б.В.Курбатова (1972).

Эксперименты с каланом (рис.50) проведены автором летом 1975г. на о-ве Медном (Командорские о-ва) в экспедиционном гидроканале прямоугольной формы сечением $(0,85 \times 0,85) \text{ м}^2$ при общей длине 6,0 м. В одну из стенок канала было вмонтировано окно из органического стекла, позволяющее проводить боковую киносъемку плавающего в толще воды животного и наблюдать за его положением и работой локомоторных органов. Противоположная стенка и дно канала окрашены в белый цвет для увеличения контрастности и на них нанесены масштабные отметки. В этом

же канале изучали гидродинамику краснолицего баклана и толстоклювой кайры. Опыты с золотоволосым пингвином проведены в экспедиции научно-исследовательского судна "Скиф" (Азово-Черноморский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, г. Керчь) в районе Антарктики в 1976-1977 гг. Соотношение площади наибольшего поперечного сечения тела подопытных птиц и рабочего сечения слоя воды в канале ($0,7 \text{ м}^2$) составляло 1:60, 1:64 и 1:41, что практически полностью исключало влияние стенок канала, его дна и поверхности воды на величину встречаемого сопротивления при непрерывном условии плавания птиц в толще воды по центру канала (вдоль его продольной оси). Эксперименты с чомгой проводили в малом гидроканале прямоугольной формы длиной 4,0 м и сечением ($0,4 \times 0,4$) м^2 . Одна из боковых стенок также выполнена из органического стекла, а на противоположной стенке и на дне канала нанесены масштабные отметки.

Гидродинамическое сопротивление определяли по методике, в основу которой положено измерение скоростей и ускорений животных, свободно плавающих в толще воды в инерционных режимах, т.е. с неработающими локомоторными органами. Преодоление силы сопротивления воды при этом происходит за счет расходования кинетической энергии животного, накопленной во время движения с работающим движителем. Ускорение плавания при таких режимах всегда отрицательное. Процесс локомоции приводит к постоянному изменению формы тела животного, а это в свою очередь влияет на величину гидродинамического сопротивления. Поэтому гидродинамическое сопротивление не является постоянной величиной и зависит от многочисленных факторов, определяющих движение, иначе для каждого конкретного момента движения сопротивление есть функция нескольких переменных, изменение которых не всегда постоянно. Экспериментальное определение этих переменных связано с большими методическими трудностями и найденные их значения весьма приближительны.

В момент плавания по инерции форма тела животного, как правило, не меняется, отсюда величина полного гидродинамического сопротивления зависит только от производной по скорости. При любом способе плавания происходит чередование активного движения (при работе локомоторного аппарата) и пассивного скольжения (движение по инерции). Причем плавание по инерции может быть довольно длительным и иногда составляет 60-70 % и более времени активного плавания. В первую очередь это зависит от типа движителя и режима движения. К сожалению, участки инерционного плавания трудно определяемы у плывущей птицы, утки, нырялки и других видов, которые производят попеременные гребки задними конечностями, а это не позволяет найти значения

отрицательного ускорения и отсюда вычислить величины встречаемого гидродинамического сопротивления. Иначе дело обстоит с животными, совершающими гребок задними или передними конечностями одновременно. В этом случае легко определить участки инерционного плавания и вычислить величину отрицательного ускорения. Методика определения гидродинамического сопротивления при плавании животных по инерции довольно проста и в последнее время получила широкое распространение как у нас в стране, так и за рубежом (Gray, 1957; Lang, Pryor, 1966; Семенов, 1969; Курбатов, 1972; Мордвинов, Курбатов, 1972б; Матвеев, 1973; Алеев, Курбатов, 1974; Мордвинов, 1973, 1974, 1976б; Nachtigall, Bilo, 1980, и др.). Основана она на точном измерении скорости и ускорения движения животного. Тогда, согласно второму закону Ньютона, на животное действует результирующая сила сопротивления движению, численно равная произведению отрицательного ускорения на сумму массы животного и присоединенной массы воды: $F = (m + \lambda) \frac{dv}{dt}$, где F - сила общего гидродинамического сопротивления, m - масса животного, λ - присоединенная масса воды, dv/dt - ускорение. Присоединенную массу воды рассчитывали по общепринятой в гидромеханике методике как для равновеликого животному эллипсоида вращения (Кочин и др., 1963): $\lambda = 3/4 \mu_x \rho abc$, где μ_x - коэффициент присоединенной массы воды, ρ - плотность воды, abc - полуоси равновеликого эллипсоида вращения.

Значения dv/dt находили экспериментально путем измерения скорости движения и ускорения в начале и конце участков инерционного плавания. Для этого весь процесс движения животного фиксировали на кинолентку. Для киносъемки использовали 35-миллиметровую кинокамеру КСР-1М и негативную пленку КН-2, КН-3 или А-2 в зависимости от освещенности поля съемки. Кинокамеру неподвижно крепили над каналом или сбоку на расстоянии 1,3-1,5 м. Частоту съемки тщательно регулировали и она составляла обычно 24 или 32 кадра в секунду (точность замера времени $\pm 1,8\%$). Выбранная частота съемки была вполне приемлемой и локомоторные органы (крылья, конечности) на кадрах не были "размытыми" (расплывчатыми), поскольку частота работы их при максимальных скоростях плавания составляла до 3 Гц, т.е. на один цикл работы движителя приходилось 8-11 кинокадров. Такие условия полностью отвечали требованиям эксперимента. Кинокамеру включали несколько раньше, чем животное начинало входить в кадр, для того чтобы пленка успевала набрать заданную скорость. Скорости плавания животных и отрицательные ускорения определяли по кинограммам. В зависимости от скорости движения и длины инерционного участка расчет ускорения замедления производился за 6-12 кадров. При анализе проявленной ки-

но пленки выбраковывали, во-первых, кинограммы, в которых животное проплывало вблизи поверхности воды, дна лотка и его стенок, т.е. оставляли только кинограммы, на которых испытуемое млекопитающее или птица двигались в толще воды по центру лотка; во-вторых, кинокадры, на которых была замечена даже незначительная работа движителя или возникали подозрения, что движитель работает; в-третьих, кинокадры, на которых животное двигалось с изогнутой латерально или дорсовентрально шей, т.е. шея и конечности не были вытянуты вдоль продольной оси тела и плавание не было строго горизонтальным. При этом передние конечности у испытуемых млекопитающих и птиц должны были быть прижаты к телу (за исключением крыльев пингвина и кайры, у которых крылья при инерционном плавании обычно несколько отведены от тела).

В результате многократного повторения опытов получены участки с инерционным режимом плавания в довольно широком диапазоне скоростей, доступных животным в природе. Необходимо отметить, что в естественных условиях скорости плавания у исследованных видов несколько выше. Получить большие скорости движения в условиях эксперимента не удалось.

Гидродинамическое сопротивление бобра и гренландского тюленя определяли с помощью автоматической следящей системы "Скопа". Подробное описание системы дано в работах Б.В. Курбатова (1972), Д.Г. Алеева, Б.В. Курбатова (1972). Для оценки и сопоставления этих величин для каждого вида вычисляли значения безразмерного коэффициента встречаемого гидродинамического сопротивления (C_x) во всех диапазонах значений Re , соответствующих зарегистрированным в экспериментах скоростям плавания. Коэффициенты C_x находили по общеизвестной в гидромеханике формуле для установившегося режима движения: $C_x = \frac{2F}{\rho V^2 S}$, где F - сила общего гидродинамического сопротивления, ρ - плотность воды, V - скорость движения животного; S - площадь всей смачиваемой поверхности тела.

Для получения исходных данных, необходимых для вычисления C_x , производили морфологические измерения подопытных животных (табл. I7). Площадь всей смачиваемой поверхности тела, с учетом площади задних конечностей в собранном (прижатом к телу) виде и хвоста, определяли, разбивая тело на элементарные геометрические фигуры и вычисляя их площадь. Затем отдельные площади суммировали. Все измерения производили на мертвых животных после окончания опытов.

Для сопоставления величин гидродинамического сопротивления живого бобра и его модели были проведены дополнительные эксперименты. Модель бобра в масштабе 1:1 была изготовлена из дерева и окрашена белыми красками (рис. 51). Гидродинамическое сопротивление модели определяли

Т а б л и ц а 17. Основные параметры, необходимые для вычисления значения коэффициента C_x у экспериментальных животных

В и д	L_c	m	S	V	Re
Гренландский тюлень (Pagophoca groenlandica)	108	16,0	0,66	0,3-2,0	$3,3 \cdot 10^5 - 2,1 \cdot 10^6$
Бобр (Castor fiber)	92	10,0	0,37	0,4-1,8	$3,6 \cdot 10^5 - 1,6 \cdot 10^6$
Калан (Enhydra lutris)	90	10,0	0,38	0,4-1,5	$3,2 \cdot 10^5 - 1,3 \cdot 10^6$
Толстоклювая кайра (Uria lomvia)	48	1,2	0,10	0,3-1,8	$1,4 \cdot 10^5 - 8,6 \cdot 10^5$
Краснолицый баклан (Phalacrocorax urile)	62	1,6	0,11	0,4-1,5	$2,0 \cdot 10^5 - 9,0 \cdot 10^5$
Чомга (Podiceps cristatus)	58	0,5	0,08	0,2-1,3	$1,5 \cdot 10^5 - 7,6 \cdot 10^5$
Золотоволосый пингвин (Eudyptes chrysolophus)	52	4,1	0,21	0,5-2,5	$2,6 \cdot 10^5 - 1,3 \cdot 10^6$

при ее буксировке в биогиродинамическом канале по описанной ранее методике (Мордвинов, Курбатов, 1972б) и вычисляли C_x для различных диапазонов значений Re .

Испытания модели бобра показали, что во всех диапазонах значений Re модель встречает несколько меньшее сопротивление, чем живое животное. Ю.Г.Алеев (1976) в экспериментах с моделью гренландского тюленя определил, что сопротивление формы (C_{xp}) равно 0,006 при $Re = 10^7$, что характерно для автомоделльной области. По нашим данным, C_{xp} модели бобра равен 0,01 при $Re = 1,8 \cdot 10^6$, что соответствует скорости буксировки 2,5 м/с (максимальная скорость плавания бобра в природе не превышает 2,5 м/с). Отсюда видно, что сопротивление формы тюленя при максимально доступных ему в естественных условиях скоростях плавания почти в 2 раза меньше, чем у бобра при скорости плавания 2,5 м/с, а значит форма тела тюленя более совершенна с гидродинамической точки зрения.

Используя вычисленные значения C_x и Re , для каждого вида построили графики зависимости $C_x = f'(Re)$ (рис.52, 53). Взаимное расположение кривых $C_x = f'(Re)$ в системе координат дает возможность судить об относительной эколого-морфологической приспособленности исследованных птиц и млекопитающих к обитанию в водной среде, поскольку общее гидродинамическое сопротивление - один из основных показателей, характеризующих экономичность плавания животного.

При анализе кривых рис.52, 53, можно видеть, что, во-первых, с

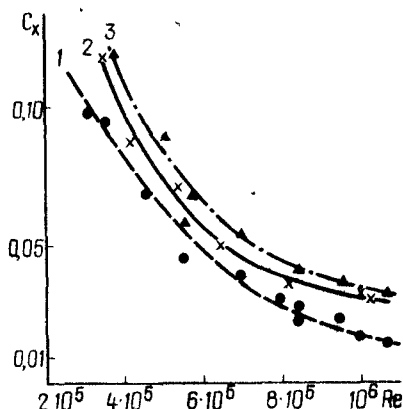


Рис.52. Зависимость $C_x = f'(Re)$ для гренландского тюлена (1), калана (2) и бобра (3)

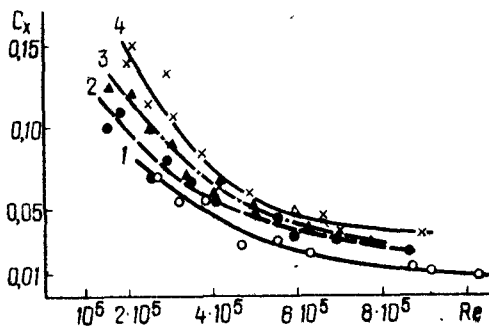


Рис.53. Зависимость $C_x = f'(Re)$ для золотоволосяного пингвина (1), толстоклювовой чайки (2), чомги (3) и краснолицего баклана (4)

увеличением Re значения коэффициентов C_x постепенно снижаются, что соответствует хорошо известной в гидромеханике 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). По расположению кривых относительно осей C_x и Re можно судить о степени приспособленности вторичноводных позвоночных к движению в водной среде. Из рассмотренных млекопитающих самые высокие значения C_x при одних и тех же числах Re характерны для бобра, имеющего определенные черты адаптации к обитанию в воде, но экологически менее связанному с водой, чем ка-

лан и тем более гренландский тюлень. Кривая $C_x = f'(Re)$ для калана располагается между таковыми для бобра и тюленя (см. рис.52), т.е. его приспособленность к жизни в воде выражена более, чем у бобра и менее, чем у тюленя. Самые низкие значения C_x при одних и тех же числах Re имеет тюлень — типичное ксеронектонное млекопитающее, для него же характерны более высокие скорости плавания и значения Re .

Судя по рис.53, из исследованных птиц наименьшее сопротивление при плавании с одинаковыми скоростями испытывает золотоволосый пингвин. Этому виду свойственны и наибольшие скорости плавания под водой. Известно, что по характеру изменения силы сопротивления движению в период разгона можно судить об адаптации животного к различным режимам движения. Стартовое усилие минимально у видов, приспособленных к совершению внезапных бросков. К таким видам относится и пингвин, способный мгновенно развивать сравнительно большую скорость плавания и резко изменять направление движения, что необходимо ему как для преследования подвижной добычи (пелагических рыб, головоногих моллюсков), так и для спасения от врагов (косатки, морского леопарда). Меньшие скорости плавания и, соответственно, более высокие значения C_x характерны для толстоклювой кайры, чомги и краснолицего баклана, экологически менее связанным с водной средой, поэтому имеющим худшие гидродинамические качества тела. Чем ниже значения C_x , тем выше подвижность вида в толще воды.

В демонстрационном аквариуме Франкфурта-на-Майне (ФРГ) были проведены эксперименты по определению величин гидродинамического сопротивления, встречаемого пингвином *Pygoscelis papua* при плавании с различными скоростями в инерционном режиме (Nachtigall, Bilo, 1980). Участки инерционного плавания (с постоянным отрицательным ускорением) на ходили по кинограммам. Авторы выделили три категории коэффициента гидродинамического сопротивления в зависимости от величины характерной площади, использованной в расчетах: площади мицеллевого сечения тела; площади всей смачиваемой поверхности тела; условной поверхности, определяемой как "объем^{2/3}". Коэффициент гидродинамического сопротивления этого вида пингвина, рассчитанный по площади всей смачиваемой поверхности тела, при $Re = 10^6$ составил $4,4 \cdot 10^{-3}$; площадь всей смоченной поверхности тела была равна $0,4488 \text{ м}^2$. По нашим данным (Мордвинов, 1980), коэффициент гидродинамического сопротивления пингвина *Budyptes chrysolorus*, рассчитанный по площади всей смачиваемой поверхности тела, при $Re = 10^6$ составил $0,009$, что в 2 раза больше, чем у *Pygoscelis papua*. Однако здесь следует обратить внимание на то, что площадь всей смачиваемой поверхности тела *Budyptes chryso-*

lorphus, определенная нами, составила $0,21 \text{ см}^2$ (см. табл. I7), т.е. в 2 раза меньше таковой *Pygoscelis pappua*, в то же время подопытные пингвины *Eudyptes chrysolophus* и *Pygoscelis pappua* имели примерно одинаковую длину и массу тела. Поэтому, как нам представляется, величина всей смачиваемой поверхности тела пингвина *Pygoscelis pappua*, определенная В.Нахтигалем и Д.Било, завышена, отсюда расчетное значение коэффициента гидродинамического сопротивления оказалось заниженным в 2 раза.

Интересно сравнить коэффициенты C_x исследованных водных птиц и бобра, калана и гренландского тюленя. При $Re = 10^6$ значения C_x для гренландского тюленя, калана и бобра равны 0,016; 0,028; 0,032 соответственно, в то время как у пингвина при $Re = 10^6$ $C_x = 0,009$. Приведенные значения C_x для околотовных и полуводных млекопитающих соответствуют таковым у баклана, чомги и кайры при значениях Re от $7,0 \cdot 10^5$ до $9,0 \cdot 10^5$. Отсюда можно заключить, что водоплавающие птицы в гидродинамическом отношении несколько превосходят полуводных млекопитающих, но и для тех, и для других характерны большие значения C_x при одних и тех же Re , чем для быстроплавающих видов рыб, таких, как *Romatomus*, *Trachurus* и др. (Алеев, Курбатов, 1974).

Подводя итоги изложенному выше, можно заключить, что у вторичноводных позвоночных, начиная от самых начальных стадий становления их как водных обитателей, появляются морфологические особенности, направленные на снижение гидродинамического сопротивления. О степени приспособленности отдельных видов к обитанию в водной среде можно судить по изменению значений коэффициента C_x при одних и тех же числах Re . На формирование гидродинамических качеств тела важнейшее влияние оказывают эколого-морфологические особенности вида, длительность освоения им водной среды и степень связи с водой.

4.4. Влияние волосяного покрова водных млекопитающих на величину гидродинамического сопротивления

Помимо сопротивления формы, большое влияние на величину гидродинамического сопротивления при плавании животных оказывает сопротивление трения, которое уменьшается по мере увеличения сглаженности кожных покровов и исчезновения на всем протяжении тела неровностей и выступов, создающих турбулизацию пограничного слоя.

Функции волосяного покрова млекопитающих чрезвычайно многообразны и зависят от среды обитания конкретного вида. У нектоксеронных и ксеронектонных млекопитающих волосы выполняют следующие функции: а) предохраняют организм от чрезмерного охлаждения (термоизоляционный экран); б) гидростатическую функцию (благодаря ланцето-

видному строению остевых волос и большой плотности волосяного покрова в целом увеличивается поверхностное натяжение пленки воды, способствующее сохранению воздушной прослойки в подшерстке); в) вероятно, обеспечивает бесплывное движение в воде; г) вместе с воздушной прослойкой способствуют частичному гашению завихрений, возникающих в пограничном слое при плавании. У некоторых представителей волосы на теле более или менее редуцированы (сем. настоящих тюленей, моржей отряда ластоногих), поэтому гидростатическую и теплоизоляционную функции принимает на себя подкожная жировая клетчатка; воздушная прослойка в шерстном покрове отсутствует. До настоящего времени окончательно не выяснен вопрос о наличии воздуха в подшерстке морского котика. По нашим наблюдениям, у двух каспских котиков, содержащихся в аквариуме ИнБЮМа АН УССР, волосяной покров и поверхность кожи полностью смачивались после длительного пребывания животных в воде.

В отечественной и зарубежной литературе строение кожного и волосяного покрова млекопитающих, в том числе и полуводных, освещены довольно полно. Изучено строение разных типов волос, их численность в пучке на отдельных участках тела, изменение строения, численности и окраски волос с возрастом и по сезонам; проведен сравнительный анализ строения волос водных и наземных млекопитающих и др. Особое место среди этих работ занимает монография академика В.Е. Соколова (1973).

Гидродинамическая функция волосяного покрова изучена недостаточно полно. Насколько нам известно, экспериментального подтверждения демпфирующей роли волосяного покрова и заключенной в нем воздушной прослойки у нектоксеронных и ксеронектонных млекопитающих до сих пор не получено. В 1938 г. Крамер предложил на поверхности обтекаемого тела разместить близко друг к другу тонкие упругие проволочки, ориентированные вдоль набегающего потока воды, так же, как ориентированы волосы на теле ластоногих. Предполагалось, что такое покрытие имитирует наружный покров тюленей; демпфирование турбулентных пульсаций в пограничном слое должно осуществляться за счет сил трения между проволочками и жидкостью. На наш взгляд, вряд ли можно сравнивать проволочное покрытие с волосяным покровом ластоногих, хотя в весьма отдаленном приближении это, вероятно, можно представить. Волосяной покров полуводных млекопитающих, несомненно, сглаживает неровности и шероховатости, имеющиеся на теле. Каково же влияние самих волос на гидродинамику млекопитающих?

Нами проведены эксперименты, цель которых заключалась в выявлении влияния волос на теле некоторых настоящих тюленей на величину встречаемого гидродинамического сопротивления. Для этого были изгото-

товлены две деревянные модели длиной $L = 60,0$ см, по форме и пропорциям приближающиеся к телу тюленя, но уменьшенные в 1,5 раза. Передние и задние ласты на моделях не были сделаны, так как в экспериментах не ставили задачу выявления влияния конечностей на гидродинамическое сопротивление. Поверхности моделей тщательно отшлифовывали и покрывали белилами. Модели различались диаметром сечений. Наибольший диаметр малой модели (мы условно их будем называть малой и большой) был меньше большой на 6 мм. Сначала проводили опыты с малой и большой окрашенными моделями. Затем малую модель обтягивали шкурой тюленя, сшитой с вентральной стороны модели так, чтобы на ней не было никаких складок и выступов, а волосяной покров располагался так же, как у живого тюленя, и опыты повторяли (рис.54). Далее волосы на шкуре ларги тщательно выщипывали с корнем без нарушения кожного покрова и снова определяли величину гидродинамического сопротивления.

Своеобразные чешуйчатые бугорки на поверхности кожи увеличивают шероховатость и способствуют возрастанию силы общего гидродинамического сопротивления. Геометрические размеры малой модели, обшитой шкурой тюленя, соответствовали размерам и общей площади всей смачиваемой поверхности большой модели, поэтому величины полного гидродинамического сопротивления малой и большой моделей, полученные при их буксировке с определенными скоростями, были сопоставимы. В экспериментах использовали шкуры двухгодичной дальневосточной ларги (*Phoca vitulina largha* Pall.) и пятилетнего байкальского тюленя (*Pusa sibirica* Gmel.). Шкуры в течение 3 мес. находились в консервированном состоянии (присоленные) и перед использованием размачивались. Модели буксировали в гидроканале со скоростью 6,0 м/с в 6-8-ми повторностях.

По литературным данным, большинству представителей настоящих тюленей свойственны оптимальные скорости плавания 2,5-3,5 м/с, а в момент броска, на коротких дистанциях, до 5,0-7,0 м/с. Поэтому в опытах с моделями была выбрана скорость, близкая к максимальной. Испытуемую модель жестко крепили к консоли, установленной на тензометрических весах, находящихся на платформе, перемещающейся по направляющему монорельсу над каналом. Длину консоли подбирали такой, чтобы прикрепленная к ней модель располагалась в центре водной массы канала и при определенных соотношениях поперечных размеров модели, сечения канала, а также скоростей буксировки влияние пристеночного эффекта канала на испытуемую модель практически исключалось. В качестве чувствительного элемента весов использовались тензометрические датчики сопротивления, наклеенные на стальную плоскую пружину. Силы

гидродинамического сопротивления, возникающие при движении модели в воде, через рычажную систему весов создают изгибающий момент на пружине тензодатчика, электрический сигнал с которого по гибкому кабелю передается на вход тензометрического усилителя и после усиления записывается на осциллограмму шлейфового осциллографа. При этом одновременно осциллографируются отметки времени и отметки расстояния, пройденного моделью при буксировке, что позволяет вычислить скорость движения модели на любом участке канала. По осциллограмме можно судить о величине общего гидродинамического сопротивления движению и соответствующей скорости движения модели. Для расшифровки осциллограмм до и после опытов проводили тарировку датчика. На основании тарировочных графиков было установлено, что изменение амплитуды сигнала датчика на осциллограмме на 1 мм соответствует изменению силы сопротивления на 0,1 кг. Точность расшифровки осциллограмм составляла 0,05 кг.

Результаты экспериментов показали, что модели находились в турбулентном режиме обтекания ($Re = 3,6 \cdot 10^6$). Силы полного гидродинамического сопротивления моделей с разными покрытиями отличаются друг от друга: а) малая и большая модели тюленей, окрашенные белыми, испытывают наименьшее сопротивление и характеризуются сравнительно небольшими величинами $C_x = 0,013-0,019$ соответственно; б) полное гидродинамическое сопротивление малой модели тюленя, обшитой шкурой ларги и байкальского тюленя с волосяным покровом, несколько больше ($C_x = 0,020$); в) наибольшее гидродинамическое сопротивление испытывает малая модель, обшитая шкурой ларги и байкальского тюленя, лишенная волосяного покрова ($C_x = 0,025$). Значит, снижение гидродинамического сопротивления за счет волосяного покрова наблюдается только по сравнению с шероховатым микрорельефом поверхности кожи тюленей, аэродинамически же гладкие поверхности, такие, как кожа китообразных, в частности дельфинов (а в наших экспериментах модели, покрытые белыми), дают еще более низкие значения общего гидродинамического сопротивления и коэффициентов C_x . Необходимо заметить, что поскольку опыты проводились не с живыми животными, а с их моделями, вопрос о количественной характеристике гидродинамических особенностей волосяного покрова нельзя считать окончательно решенным. Более однозначные результаты могут быть получены при экспериментах с живыми ластоногими, хотя проведение с ними подобных экспериментов представляет собой методически чрезвычайно трудно выполнимую проблему. Однако несомненно, что волосы на теле и само упругое динамичное тело, а также "живая" кожа ластоногих, обладающая демпферными свойствами, не могут быть полностью сравнены с деревянной моделью и "мертвой" шкурой с волосяным покровом, натянутой на эту модель.

Аналогичные нашим эксперименты проведены Е.В.Романенко и др. (1972, 1973) по выявлению влияния волосяного покрова байкальского тюленя на гидродинамическое сопротивление. Этими авторами установлено, что коэффициент сопротивления модели, не обтянутой шкурой, при увеличении скорости буксировки уменьшается, а модели, обтянутой шкурой, — увеличивается. При скоростях буксировки 10 м/с и более гидродинамическое сопротивление модели с волосяным покровом больше, чем гладкой модели, в то время как при скоростях до 8–10 м/с сопротивление модели с волосяным покровом несколько меньше такового чистой модели. При скоростях менее 5 м/с измерений не проводили.

Как уже отмечалось выше, в меховом покрытии многих околотовных и полуводных млекопитающих, так же, как и под пером водных птиц, при плавании в толще воды сохраняется воздушная прослойка. Этот воздух вместе с волосяным покровом не может не влиять на снижение гидродинамического сопротивления. При определенных скоростях плавания в пограничном слое животных образуются вихри. Волосы и заключенная в них воздушная подушка способствуют частичному гашению этих вихрей и тем самым снижению общего сопротивления. Кроме того, на брюшной стороне тела бобра, а у ондатры на спинной и брюшной стороне в сосочковом слое дермы впервые обнаружены (Соколов В.Е., 1973) многочисленные пучки гладкомышечных волокон, не связанных с волосами. Большинство из них проходит в горизонтальном направлении. Повышая подвижность кожи, эти волокна, по всей вероятности, также способствуют некоторой стабилизации пограничного слоя при плавании животных. Качественная сторона этого вопроса была подтверждена нашими экспериментами, проведенными с такими полуводными млекопитающими, как бобр, ондатра и калан. В частности, было отмечено, что при движении в толще воды со сравнительно высокими скоростями и в момент рывка по волосам животных пробегали поперечные волны, в результате которых из подшерстка выжималась часть воздуха. Образованию упомянутых волн способствуют вихри, возникающие в пограничном слое. У ондатры и бобра эти поперечные волны наблюдались уже при скоростях плавания 0,3–0,4 м/с; у калана — при 1,5–2,0 м/с. На кинограммах достаточно отчетливо видны поперечные волны, проходящие по волосам калана в момент рывка и при плавании со скоростью 1,5 м/с. Не случайно околотовные млекопитающие уделяют много времени уходу за волосяным покровом, чистят и взбивают его, пополняя запас воздуха в подшерстке и удаляя просочившуюся к телу воду.

Интересно сравнить густоту волосяного покрова (количество волос, приходящихся на 1 см² поверхности тела) некоторых околотовных и водных млекопитающих, в разной степени приспособленных к жизни в водной среде:

Обыкновенная полевка	5900
Кутора	12000
Ондатра	16000
Бобр	23000
Выхоль	37000
Выдра	31000-51000
Калан	45000
Северный морской котик	45000
Настоящий тюлень	1200-1600
Детеныш настоящего тюленя	2400-3200
Байкальский тюлень	2800-3300

Прослеживая филогенетическую цепь приспособлений млекопитающих к жизни в воде, видим, что у сиренных и китообразных, окончательно порвавших с сушей, волосной покров на теле полностью редуцируется (за исключением вибрисс). Таким образом, начиная от самых начальных стадий перехода в воду до определенной степени приспособленности к жизни в ней, происходит прогрессивное развитие волосного покрова на теле полуводных млекопитающих (имеется в виду увеличение числа волос и их строение). По мере дальнейшего освоения водной среды, волосы уже теряют свои основные функции и редуцируются. Редукцию волосного покрова можно объяснить не только тем, что он уже не может предохранять организм от переохлаждения (по сравнению с подкожной жировой прослойкой), но, очевидно, и тем, что с увеличением скорости плавания шерстный покров, лишенный воздушной прослойки, начинает создавать дополнительное сопротивление при плавании. В противном случае он вряд ли подвергся бы редукции в процессе эволюции.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Представители отдельных систематических и экологических групп наземных позвоночных в процессе эволюции прошли разные пути приспособления к водному образу жизни и в зависимости от длительности освоения новой среды и степени связи с ней приобрели неодинаковые по сложности и эффективности адаптации. У водных птиц и млекопитающих в первую очередь получают развитие морфологические приспособления, направленные на достижение экономичности в процессе движения в воде, т.е. на преодоление гидродинамического сопротивления с наименьшими энергетическими затратами и на совершенствование гидростатических и гидродинамических качеств животного. Это достигается приобретением нейтральной или близкой к ней плавучести, совершенствованием строения органов локомоции водной среды и механизмов их действия, приобретением обтекаемой формы тела и кожных покровов. Практическим выражением таких изменений является увеличение скорости плавания, улучшение маневренных качеств животного, снижение величины гидродинамического сопротивления. В наибольшей степени эти адаптации развиты у китообразных и сиреновых, окончательно порвавших с сушей и ставших типичными гидробионтами.

Уже у околотовных позвоночных, периодически входящих в воду, появляются морфологические приспособления, направленные на нейтрализацию действия силы тяжести и приобретение нейтральной плавучести. Общим правилом для всех нектоксеронных и ксеронектонных млекопитающих является постепенное облегчение и ослабление скелета, способность накапливать жир в тканях и органах. На плавучесть животных оказывают влияние легкие, заполненные воздухом, и воздушная прослойка, заключенная в подшерстке млекопитающих и под пером птиц. У водоплавающих птиц, в отличие от млекопитающих, скелет утяжеляется за счет лишения костей пневматичности. Все это снижает энергетические затраты организма при движении в водной среде. Однако указанные приспособления получили неодинаковое развитие у позвоночных, в разной степени связанных с обитанием в воде, о чем свидетельствуют приве-

денные количественные показатели средней плотности их тела и плавучести. Плотность тела зависит также от упитанности животных и подвержена значительным сезонным колебаниям.

Важнейшая отличительная черта вторичноводных позвоночных – наличие локомоторного аппарата, обеспечивающего передвижение на суше и в воде, а для птиц – и в воздухе. По мере увеличения степени связи с водной средой у животных совершенствуются локомоторный аппарат и механизмы передвижения в воде, что приводит к увеличению скорости плавания. Представителям этой группы млекопитающих и птиц свойственно два типа движителей водной среды: весельный, характерный для подавляющего большинства околотовных и полуводных видов, и осевой ундуляционный. Последний энергетически значительно выгодней в связи с отсутствием пассивной фазы переноса конечностей в исходное (предстартовое) положение. Ундуляционным локомоторным органом обладают типичные представители ксеронектона – ластоногие (*Phocidae* и *Odobenidae*), а также отчасти некоторые нектоксеронные млекопитающие – бобр, выхухоль, калан. Этот тип движителя совершенно не свойствен всем без исключения водным птицам. Устройство и работа весельного движителя неодинаковы у разных видов.

Околотовные млекопитающие для создания движущей силы используют все четыре конечности, двигающиеся в рисеобразной последовательности, в то время как полуводные – только пару задних или передних конечностей, причем гребок совершается одновременно двумя лапами. По мере приспособленности к жизни в воде увеличивается гребная поверхность лап за счет появления плавательных перепонки или оторочек из волос, а также превращения конечностей в ласты; совершенствуется перенос их в исходное (предстартовое) положение, благодаря развитию ротации в голеностопном суставе, которая резко уменьшает площадь переноса конечности на холостом ходу и, следовательно, гидродинамическое сопротивление. Об этом можно судить по кинематическим параметрам и количественным показателям, характеризующим работу локомоторных органов различных водных птиц и млекопитающих.

Наряду с приспособлениями, связанными с обеспечением поступательного движения в воде, у вторичноводных позвоночных развились адаптации, направленные на сохранение равновесия и торможения при плавании. Степень развития таких приспособлений зависит от длительности пребывания животного в воде, скорости передвижения, характера пищи и количественно характеризуется показателем динамической устойчивости при прямолинейном плавании и при совершении маневров в вертикальной и горизонтальной плоскости. В онтогенезе происходит улуч-

шение маневренных качеств животных, о чем свидетельствует снижение значений стабилизирующего момента при совершении поворотов.

Изменение направления движения у млекопитающих обеспечивается в первую очередь хорошей изгибаемостью тела, в также использованием обеих пар конечностей и хвоста. У птиц доля участия тела в маневрировании незначительна, основная нагрузка приходится на конечности, шею и хвост. Чаще всего, как при совершении поворотов, так и при торможении, используется весь комплекс приспособлений. В этой связи необходимо отметить мультифункциональность многих органов рассмотренных животных - каждый орган выполняет несколько функций во время пребывания в водной среде, на суше или в воздухе.

Форма тела нектоксеронных и ксеронектонных животных отличается исключительно большим разнообразием и зависит от экологических особенностей вида, длительности пребывания на суше и в воде, характера кормовых объектов. Основные количественные показатели, характеризующие морфологические особенности формы тела, локомоторных органов, гидростатику и гидродинамику исследованных животных (критерии U , Y и S_p), почти для всех водных млекопитающих и птиц находятся в пределах нектонного диапазона, т.е. удовлетворяют условиям $U < 0,40$; Y - в диапазоне 0,40-0,55 и $S_p \leq 4,5$ (табл.18). Следовательно, как животные, спорадически входящие в воду, так и виды, проводящие большую часть времени в водной среде, имеют приспособления, связанные со снижением гидродинамического сопротивления, развитые в разной степени. Если по показателю формы корпуса не ныряющие и ныряющие птицы не отличаются или мало отличаются, то по величине относительного удлинения тела различия очевидны. Тело ныряющих и плавающих в воде птиц более удлинено по сравнению с видами, плавающими на поверхности воды и не ныряющими, о чем свидетельствуют критерии U и S_p . Гидродинамически более обтекаемой формой тела из исследованных ныряющих птиц обладает золотоволосый пингвин, далее следуют - толстоклювая кайра, чомга и бакланы, из млекопитающих - ластоногие и калан, затем бобр, нутрия, ондатра и норка. Кроме значений показателей U , Y , S_p , подтверждением этому служат приведенные скорости плавания, значения R_e и величины встречаемого гидродинамического сопротивления (C_x). Из млекопитающих наиболее высокие значения C_x при одних и тех же числах R_e характерны бобру, затем калану; Самые низкие C_x имеет гренландский тюлень - типичное ксеронектонное животное. Из водных птиц наименьшее сопротивление при плавании испытывает золотоволосый пингвин. Сравнительно невысокие скорости плавания и большие значения C_x характерны для чомги и краснолицего баклана, экологически менее связанным с водной средой, чем пинг-

Т а б л и ц а 18. Морфологические и гидродинамические показатели водоплавающих птиц и млекопитающих

В и д	L_c	ρ_f	Δ	$S/S_m, \%$	S_c/S	U	Y	S_b	V	Re	C_x
Н е н р я в щ и е П т и ц ы											
Большой буревестник (<i>Procellaria gravis</i>)	48,0	0,55	+0,47	-	-	0,23	0,52	-	-	-	-
Малая прямостоящая качура (<i>Nyrobaetes pelagicus</i>)	13,8	0,56	+0,46	-	-	0,23	0,51	-	-	-	-
Качура Вильсона (<i>Oceanites oceanicus</i>)	14,0	0,56	+0,46	-	-	0,23	0,52	2,40	-	-	-
Черноголовая чайка (<i>Larus melanocorhalmus</i>)	37,7	0,57	+0,45	15,0	0,015	0,23	0,54	-	-	-	-
Оскопенный буревестник (<i>Puffinus puffinus</i>)	55,0	0,57	+0,45	18,0	0,020	0,25	0,54	2,40	-	-	-
Капский голубок (<i>Diaptilon capense</i>)	42,0	0,58	+0,44	23,0	0,021	0,24	0,52	2,38	-	-	-
Чернобровый альбатрос (<i>Diomedea melanophris</i>)	88,0	0,59	+0,43	-	-	0,23	0,53	-	-	-	-
Глушцы (<i>Fulmarus glacialis</i>)	42,0	0,59	+0,43	20,0	0,020	0,30	0,55	2,30	-	-	-
Кижий буревестник (<i>Macronectes giganteus</i>)	55,0	0,60	+0,42	23,0	0,021	0,25	0,54	-	-	-	-

И Н Р Я Д П И Е П Т И И

ШЛОХОВЬ	51,0	0,63	+0,39	23,6	0,023	0,26	0,38	2,40	-	-
(<i>Anas acuta</i>)										
Обыкновенная гага	63,0	0,71	+0,31	31,0	0,032	0,22	0,50	2,40	-	-
(<i>Somateria mollissima</i>)										
Ипатка	33,0	0,73	0,29	25,4	0,024	0,25	0,51	2,36	-	-
(<i>Pratercula corniculata</i>)										
Толстоклювая какара	48,0	0,75	+0,27	26,6	0,023	0,22	0,50	2,50	250,0	1,2·10 ⁶
(<i>Uria lomvia</i>)										
Чернозобая гагара	81,0	0,80	+0,22	34,0	0,036	0,21	0,52	2,62	-	-
(<i>Gavia arctica</i>)										
Малая поганка	37,5	0,80	+0,21	35,0	0,034	0,18	0,49	2,93	100,0	3,7·10 ⁵
(<i>Podiceps ruficollis</i>)										
Чомга	58,0	0,82	+0,19	37,4	0,037	0,17	0,52	2,98	150,0	8,7·10 ⁵
(<i>Podiceps cristatus</i>)										
Красолиный баклан	62,0	0,83	+0,18	40,1	0,040	0,18	0,54	2,89	150,0	9,3·10 ⁵
(<i>Phalacrocorax urile</i>)										
Аргентенский баклан	68,0	0,84	+0,18	43,0	0,042	0,19	0,53	2,88	-	-
(<i>Phalacrocorax verticosus</i>)										
Берингийский баклан	71,0	0,84	+0,17	44,0	0,043	0,17	0,55	2,97	-	-
(<i>Phalacrocorax pelagicus</i>)										
Золотовологий пингвин	52,0	0,96	+0,06	16,0	0,016	0,22	0,51	2,72	250,0	1,3·10 ⁶
(<i>udyptes chrysolorhus</i>)										
Королевский пингвин	97,0	-	-	15,0	0,015	0,20	0,50	2,71	-	-
(<i>Aptenodites patagonica</i>)										

Вид	l_c	ρ_f	Δ	$S_c/S_m \cdot 10^6$	S_c/S	U	γ	S_b	V	RP	C_x
Норка европейская (<i>Mustela lutreola</i>)	57,5	0,97	+0,03	17,0	0,007	0,20	0,67	3,20	50,0	$3,2 \cdot 10^5$	-
Ондатра (<i>Ondatra zibethica</i>)	51,0	0,91	+0,09	18,1	0,010	0,32	0,61	2,63	140,0	$6,0 \cdot 10^5$	-
Нутрия (<i>Myocastor coypus</i>)	61,0	0,94	+0,06	18,8	0,013	0,25	0,60	2,90	150,0	$1,2 \cdot 10^6$	-
Бобр (<i>Castor fiber</i>)	92,0	0,98	+0,07	20,0	0,016	0,27	0,58	2,75	250,0	$2,3 \cdot 10^6$	0,032
Калан (<i>Ephedra lurtis</i>)	90,0	0,92	+0,10	39,0	0,023	0,21	0,50	2,94	150,0	$1,3 \cdot 10^6$	0,028
Северный морской котик (<i>Callorhinus ursinus</i>)	110,0	1,05	-0,03	39,4	0,038	0,29	0,48	2,88	300,0	$7,5 \cdot 10^6$	-
Каспийский тюлень (<i>Phoca caspica</i>)	118,0	0,90	+0,10	44,0	0,044	0,26	0,45	2,81	310,0	$3,6 \cdot 10^6$	-
Гренландский тюлень (<i>Phocaena groenlandica</i>)	108,0	1,03	-0,01	45,0	0,045	0,26	0,43	2,62	200,0	$2,1 \cdot 10^6$	0,016

вин. В гидродинамическом отношении водоплавающие птицы по показателю C_x несколько превосходят исследованных млекопитающих, но и те, и другие характеризуются большими значениями C_x при одних и тех же значениях Re , чем аэродинамические рыбы, такие, как *Pomatomus*, *Trachurus* и др.

Все изученные млекопитающие плавают в турбулентном режиме обтекания. Установлено, что при плавании у многих полуводных животных, в отличие от нектеров, возникают вихри отрыва, что является результатом относительно несовершенной с точки зрения гидродинамики формы тела и механизмов работы движителя. С помощью визуализации картины обтекания тела ондатры и норки показано, что поток воды находится в турбулентном состоянии уже при скоростях плавания 0,1–0,2 м/с (Re от $4,0 \cdot 10^4$ до $9,0 \cdot 10^4$). При скоростях 0,2–0,3 м/с в пограничном слое ондатры отмечается зарождение вихрей отрыва, а с увеличением скорости до 0,8 м/с ($Re = 3,6 \cdot 10^5$) отчетливо видны крупные отрывные вихри в районе крестца и хвоста. У норки при $Re = 2,6 \cdot 10^5$ отмечены вихри, сдвигающиеся к хвосту.

На гидродинамику ооловодных и полуводных млекопитающих и птиц положительное влияние оказывает воздушная прослойка, заключенная в подшерстке и под пером, выполняющая вместе с волосами и перьями роль демпфера и способствующая снижению гидродинамического сопротивления.

Таким образом, исследованиями показано, что в процессе длительной эволюции в организации млекопитающих и птиц выработались морфологические приспособления к обитанию в водной среде, степень развития и эффективность которых у отдельных видов не одинаковы и в первую очередь зависят от образа жизни животного.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамов М.Д. Разведение норок. - М. : Сельхозгиз, 1961. - 175 с.
- Аверков И.И. Тилений промысел в Каспийско-Волжском районе. - Вестн. рыбопром-сти, 1914, № 6/7, с.172-197.
- Алеев Ю.Г. Строение и функции хвостового плавника рыб. - Тр. Севастоп. биол.станции, 1959, 12, с.219-258.
- Алеев Ю.Г. О местоположении наибольшей высоты тела у рыб. - Зоол. журн., 1962, 41, № 9, с.1429-1431.
- Алеев Ю.Г. Функциональные основы внешнего строения рыбы. - М. : Изд-во АН СССР, 1963а. - 247 с.
- Алеев Ю.Г. О плавучести рыб. - Тр.Севастоп. биол.станции, 1963б, 16, с.375-382.
- Алеев Ю.Г. О способах уменьшения лобового сопротивления во внешней организации рыб. - Там же, 1964, 15, с.288-291.
- Алеев Ю.Г. Тело дельфина как несущая плоскость. - Зоол.журн., 1965а, 44, № 4, с.626-630.
- Алеев Ю.Г. Об исследованиях по функциональной морфологии рыб. - В кн.: Бионика, М. : Наука, 1965б, с.192-198.
- Алеев Ю.Г. Стационарные типы нектонных животных. - В кн.: Эколого-морфологические исследования нектонных животных. Киев : Наук.думка, 1966, с.3-13.
- Алеев Ю.Г. Топография локомоторной функции у нектеров. - В кн.: Функционально-морфологические исследования нектонных животных. Киев : Наук.думка, 1969, с.3-12.
- Алеев Ю.Г. О биогидродинамических различиях планктона и нектона. - Зоол.журн., 1972, 51, № 1, с.5-12.
- Алеев Ю.Г. Движение и движители нектеров. - Там же, 1973а, 52, № 8, с.1132-1141.
- Алеев Ю.Г. Генезис и экологическая дивергенция нектона. - Там же, 1973б, 52, № 1, с.5-14.
- Алеев Ю.Г. Нектон. - Киев : Наук.думка, 1976. - 392 с.
- То же на англ. яз. - Hague, 1977. - 435 p.
- Алеев Ю.Г., Курбатов Б.В. Биогидродинамический канал отдела нектона Института биологии южных морей АН УССР. - Гидробиол.журн., 1972, 8, № 1, с.111-113.
- Алеев Ю.Г., Курбатов Б.В. Гидродинамическое сопротивление живых рыб и некоторых других нектеров на участке инерционного движения. - Вопр.ихтиологии, 1974, 14, № 1, с.173-176.
- Алеев Ю.Г., Овчаров О.П. О развитии процессов вихреобразования и характере пограничного слоя при движении рыб. - Зоол.журн., 1969, 48, № 6, с.781-790.
- Алеев Ю.Г., Овчаров О.П. О роли вихреобразования в локомоции рыб и влиянии границы двух сред на картину обтекания. - Там же, 1971, 50, № 2, с.228-234.
- Алеев Ю.Г., Овчаров О.П. Картина обтекания движущейся рыбы. - В кн.: IV Всесоюз.конф. по бионике. Т.6. Биомеханика. М. : Наука, 1973а, с.18-20.
- Алеев Ю.Г., Овчаров О.П. Трехмерная картина обтекания рыбы. - Вопр.ихтиологии, 1973б, 13, № 6, с.1112-1115.

- Алексеев Е.В. Возрастные изменения некоторых морфологических показателей беломорского ласуна (*Pagornosa groenlandica* Erxleben). - В кн.: Эколого-морфологические исследования нектонных животных. Киев : Наук.думка, 1966, с.82-88.
- Арсеньев В.А. Наблюдения за тюленями Антарктики. - Бюл.Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол., 1957, 62, № 5, с.39-44.
- Бабенко В.В., Морозов Д.А. Некоторые физические закономерности при нырянии дельфинов. - В кн.: Механизмы передвижения и ориентации животных. Киев : Наук.думка, 1968, с.49-57.
- Бабенко В.В., Суркина Р.М. Некоторые гидродинамические особенности плавания дельфинов. - Бионика, 1969, вып.3, с.19-26.
- Бадамшин Б.И. Каспийский тюлень. - Рыб. хоз-во, 1948, № 3, с.30.
- Бадамшин Б.И. Биология и промысел каспийского тюленя. - Тр. Казах. НИИ рыб. хоз-ва, 1966, вып.5, с.94-124.
- Барабаш-Никифоров И.И. Ластоногие Командорских островов. - В кн.: Морские млекопитающие Дальнего Востока, 1936, с.223-227 (Тр. ВНИИ рыб. пром-сти и хоз-ва; Т.3).
- Барабаш-Никифоров И.И. Калан (*Enhydra lutris* L.), его биология и вопросы хозяйства. - М. : Гл.упр. по заповедникам, 1947. - 210 с.
- Барабаш-Никифоров И.И., Дежкин В.В., Дьяконов Ю.В. Бобры бассейна Дона : Экология и вопр. хоз-ва. - Тр.Хопер.заповедника, 1961, вып.5, с.1-115.
- Барабаш-Никифоров И.И., Мараков С.В., Николаев А.М. Калан - морская выдра. - Л. : Наука, 1968. - 184 с.
- Борсуков В.В. О гидродинамических качествах хвостового плавника атлантических зубаток (*Anarhichadidae*). - Докл. АН СССР, 1959, 129, № 3, с.695-697.
- Белобородов А.Г., Потелов В.А. Начальный период жизни хохлочат в Гренландском море. - В кн.: Тез.докл. III Всесоюз. совещ. по изуч. мор.млекопитающих. Владивосток ; Москва : Наука, 1966, с.7-8.
- Белопольский Л.О., Шунтов В.П. Птицы морей и океанов. - М. : Наука, 1980. - 185 с.
- Белькович В.М. Строение кожного покрова некоторых ластоногих. - В кн.: Морфологические особенности водных млекопитающих. М. : Наука, 1964, с.5-47.
- Белькович В.М. Особенности терморегуляции в водной среде на примере водных млекопитающих (тюлени, киты). - В кн.: Бионика. М. : Наука, 1965, с.215-219.
- Белькович В.М., Яблоков А.В. Среди моржей. - Природа, 1961, № 3, с.50-56.
- Берестенников Д.Г., Гизенко А.И., Самош В.М. Ондатра. - Киев : Наук.думка, 1969. - 89 с.
- Бойцов Л.В. Котиковое хозяйство. - М. : Внешторгиздат, 1934. - 195с.
- Бородин Л.П. Русская выхухоль. - Саранск : Кн.изд-во, 1963. - 303 с.
- Бородулина Т.Л. Характеристика изменчивости контурного оперения у водных птиц. - В кн.: Тр. LV Прибалт.орнитол.конф. Рига, 1961, с.353-357.
- Бородулина Т.Л. Морфологические приспособления птиц к водному образу жизни. - В кн.: Орнитология. М. : Наука, 1963, с.456-460.
- Бородулина Т.Л. К экологии и морфологии лысухи (*Fulica atra*). - В кн.: Функциональная морфология птиц. М. : Наука, 1964, с.58-93.
- Бурдак В.Д. Функциональная морфология чешуйного покрова рыб. - Киев : Наук.думка, 1979. - 164 с.
- Бурлаков В.Д., Грушанская Ж.Я., Соколов В.Е. Геометрические особенности тела и теоретические чертежи двух видов черноморских дельфинов в связи с их гидродинамическими характеристиками. - Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд.биол., 1977, 82, №2, с.62-66.
- Варич Ю.Н. Информационная система, характеризующая обтекание живых нектеров. - В кн.: Вопросы морской биологии : Тез.докл. II Всесоюз. симпоз.молодых ученых. Киев : Наук.думка, 1969, с.20-21.

- Варич Ю.Н. Анализ обтекания живых катранов (*Squalus acanthias*) при помощи информационной системы. - Зоол.журн., 1971, 50, № 1, с.126-129.
- Верещагин Н.К. К вопросу об экологических нишах и морфологических адаптациях. - Бюл.Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол., 1939, 48, № 1, с.43-52.
- Виноградов М.П. Морские млекопитающие Арктики. - Тр.Аркт.НИИ. М. ; Л., 1949. - 202 с.
- Виноградов Б.С., Громов И.М. Грызуны Фауны СССР. - М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. - 297 с.
- Волошинов Н.А. Морские котики. - Ч.1. Спб, 1889. - 23 с.
- Войткунский Я.И. Сопротивление воды движению судов. - Л. : Судостроение, 1964. - 412 с.
- Вуд Ф.Г. Морские млекопитающие и человек : Пер. с англ. - Л. : Гидрометеиздат, 1979. - 192 с.
- Галанцев В.П. Эколого-морфологические и физиологические адаптации ондатры и водяной полевки. - Зап.Ленингр. с.-х. ин-та, 1965, 95, с.157-177.
- Галанцев В.П. Эволюция адаптаций ныряющих животных. - Л. : Наука, 1977. - 192 с.
- Гамбарян Н.П. Бег млекопитающих : Приспособительные особенности орбитанов движения. - Л. : Наука, 1972. - 336 с.
- Гамбарян Н.П., Карапетян В.С./Gambarjan P.P., Karapetjan V.S. Besonderheiten im Bau des Seelöwen (*Eumetopias californianus*), des Baikalrobbe (*Phoca sibirica*) und des Seeotter (*Enhydra lutris*) in Anpassung an die Fortbewegung im Wasser - Zool.Jb.(Anat.), 1961, 79, H.1, p. 123-148.
- Гейтнер В.Г., Наумов Н.П. Млекопитающие Советского Союза. - М. : Высш.школа, 1976, Т.2. - 717 с.
- Герасимов В.Н., Дробленков В.Ф. Подводные лодки империалистических государств. - М. : Воентиз, 1962. - 302.
- Гладков Н.А. Сравнение особенностей ныряющих (поганки) и плавающих (чайки) птиц. - Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд.биол., 1937, 46, вып.1, с.5-16.
- Гладков Н.А. Биологические основы полета птиц. - Бюл.Москов. о-ва испытателей природы. Отд.зоол., 1949. - 248 с.
- Гребницкий Н.А. Командорские острова. - Спб., 1902. - 41 с.
- Громов И.М. и др. Млекопитающие Фауны СССР. - М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1963. Ч.1. - 640 с.
- Гудкова-Аксенова Н.С. Среда обитания и ее влияние на организацию некоторых водных насекомоядных и грызунов. - Учен.зап. Горьк. ун-та, 1951. вып.19, с.135-174.
- Давыдов А.Ф., Макарова А.Р. Измерение терморегуляции и кровообращения у новорожденных тюленей при переходе к водному образу жизни. - Физиол.журн., 1964, 50, № 7, с.894-898.
- Девнин С.И. Аэрогидродинамический расчет плоскообтекаемых судовых конструкций. - Л. : Судостроение, 1967. - 223 с.
- Дементьев Г.П. Руководство по зоологии. Т.6. Позвоночные. Птицы. - М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. - 856 с.
- Дежкин В.В., Макаров С.В. Каланы возвращаются на берег. - 2-е изд. - М. : Мысль, 1973. - 278 с.
- Дорофеев С.В. Северные морские котики. - Изв.Тихоокеан.НИИ рыб.хоз-ва и океанографии, 1964, 54, с.23-50.
- Дубинин В.Б. Изменение шейного отдела позвоночника животных в филогенезе и онтогенезе. - Журн. общ.биологии, 1949, 10, № 2, с.42-75.
- Евдокимов Е.И. Наблюдения за котиками в Охотском море в 1958 г. - Изв.Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии, 1964, 54, с.61-63.
- Зенкевич Л.А. Очерки по эволюции двигательного аппарата животных. - Журн. общ.биологии, 1944, 5, № 3, с.129-171.

- Зенкович Б.А. Еще раз о сером калифорнийском ките. - Вестн. Дальневост. фил. АН СССР, 1937, № 23, с.91-103.
- Зуев Г.В. Об удельном весе кальмара *Onchastrepes sagittatus* Lamarck. - Тр. Севастоп. биол. станции, 1963, 16, с.383-386.
- Зуев Г.В. О приспособленности к движению у Cephalopoda. - Зоол. журн., 1964а, 43, № 9, с.1304-1308.
- Зуев Г.В. О форме тела Cephalopoda. - Тр. Севастоп. биол. станции, 1964б, 17, с.379-387.
- Зуев Г.В. К вопросу о механизме создания подъемной силы корпусом головоногих моллюсков. - Биофизика, 1965, 10, вып.2, с.360-368.
- Зуев Г.В. Функциональные основы внешнего строения головоногих моллюсков. - Киев: Наук. думка, 1966. - 139 с.
- Ильина Е.Д. Острое животное. - М., 1950 - 303 с.
- Карафали Е. Аэродинамика крыла самолета. Несжимаемая жидкость / Пер. с румын. - М.: Изд-во АН СССР, 1956. - 477 с.
- Каррингтон Ф. Биография моря: История мирового океана, его население и его влияние на историю человечества / Пер. с англ. - Л.: Гидрометеоиздат, 1966. - 240 с.
- Карташов Н.Н. О нырянии птиц. - Природа, 1955, № 1, с.118-119.
- Кафтановский Ю.М. Чистиковые птицы Восточной Атлантики. - Материалы к познанию фауны и флоры СССР. Нов.сер. Отд.зоол., 1951, вып.28, 170 с.
- Кириличников А.А. Тилени Арктики и их биологические особенности. - Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол., 1949, 54, вып.4, с.30-41.
- Клейнберг С.Е., Кокшайский В.Н. Современные проблемы биологической аэро- и гидродинамики. - В кн.: Вопросы бионики, М.: Наука, 1967, с.531-539.
- Козлов Л.Ф. Электротермический метод исследования пограничного слоя моделей при испытаниях в опытном бассейне. - Тр. Центр. НИИ им.А.Н.Крылова, 1966, вып.155, с.23-41.
- Козлов Л.Ф. Визуализация ламинарного участка пограничного слоя методом окрашенных струй. - Бионика, 1969, вып.3, с.109-111.
- Козлов Л.Ф., Шакало В.М. Телеметрическая аппаратура для регистрации режимов течения в пограничном слое при движении в водной среде. - Бионика, 1970, вып.4, с.55-60.
- Козирев Г.А. Положение центра тяжести у рыб. - Учен. зап. / Харьк. ун-т, 1950, 33, с.251-256. Тр. н.-и. ин-та биологии, 14/15.
- Кокшайский Н.В. Очерк биологической аэро- и гидродинамики (полет и плавание животных). - М.: Наука, 1974. - 256 с.
- Кокшайский Н.В. О методах исследования кинематики плавания водных млекопитающих. - В кн.: Новое в изучении китообразных и ластоногих. М.: Наука, 1978, с.52-81.
- Кокшайский Н.В., Даргольц В.Г., Петровский В.И. Функциональные исследования волосяного покрова находящейся в воде ондатры. - Зоол. журн., 1980, вып.1, 59, с.104-112.
- Комаров В.Т. Скорости движения nektonных животных. - Киев: Наук. думка, 1976. - 102 с.
- Коржув П.А. Эволюция, гравитация, невесомость. - М.: Наука, 1971. - 152 с.
- Косыгин Г.М. Некоторые материалы по морфологической характеристике плода лахтакта. - В кн.: Тез. докл. III Всесоюз. совещ. по изуч. мор. млекопитающих. М.; Л.: Наука, 1966, с.26.
- Кочин Н.Е., Кибель И.А., Розе Н.В. Теоретическая гидромеханика. - М.: Физматгиз, 1963. Ч.1. - 583 с.
- Красовский С.К. Адаптивные особенности скелета плавающих птиц. - Изв. науч. ин-та им. Лесгафта, 1940, 23, с.360-374.
- Крашенинников С.П. Описание земли Камчатки. - М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. - 841 с.
- Курбатов Б.В. Методика экспериментального определения общего гидродинамического сопротивления морских млекопитающих. - В кн.: Тез. докл. У Всесоюз. совещ. по изуч. мор. млекопитающих. Махачкала, 1972, с.122-124.

- Курбатов Б.В., Мордвинов Ю.Е. Гидродинамическое сопротивление полуводных млекопитающих. - Зоол. журн., 1974, 53, вып.1, с.104-110.
- Курочкин Е.Н. Гидродинамические особенности разрезной перепонки поганки. - Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол., 1967, 72, вып.3, с.128-129.
- Курочкин Е.Н. Локомоция и морфология тазовых конечностей плавающих и ныряющих птиц : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - М., 1968. - 17 с.
- Курочкин Е.Н. Адаптивные особенности строения и локомоции водных птиц. - В кн.: Итоги науки / ВНИИТИ. Сер. биол. Зоология позвоночных. М., 1971, с.94-135.
- Курочкин Е.Н., Васильев В.Г. Некоторые функциональные основы плавания и ныряния птиц. - Зоол. журн., 1966, 45, вып.9, с.1411-1420.
- Давроа Н.П. Ондатра и ее промысел. - М.: Заготиздат, 1947. - 108 с.
- Липская Н.Я. Возрастные изменения морфологии черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Risso) и их функциональное значение. - Тр. Севастоп. биол. станции, 1960, 13, с.180-184.
- Логвинович Г.В. Гидродинамика тонкого гибкого тела (оценка гидродинамики рыб). - Бионика, 1970, вып.4, с.5-11.
- Мараков С.В. Котики. - Природа, 1964, № 9, с.57-64.
- Мараков С.В. Материалы по экологии ларги Командорских островов. - Тр. Поляр. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Мурманск, 1967, вып.21, с.126-136.
- Мартынов А.К. Экспериментальная аэродинамика. - М.: Оборонгиз, 1958. - 348 с.
- Матякин В.А. Биознергетика и физиология плавания рыб. - Новосибирск: Наука, 1973. - 156 с.
- Мордвинов Ю.Е. К изучению функциональной морфологии ластоногих. - В кн.: Вопросы морской биологии : Тез. докл. симпози. молодых ученых. Киев : Наук. думка, 1966, с.84-85.
- Мордвинов Ю.Е. Наблюдения над локомоцией некоторых ластоногих (Pinnipedia). - Зоол. журн., 1968, 47, вып.9, с.1394-1402.
- Мордвинов Ю.Е. Корпус как несущая плоскость и плавучесть некоторых ластоногих (Pinnipedia). - Вестн. зоологии, 1969а, № 2, с.10-14.
- Мордвинов Ю.Е. Длительность пребывания под водой каспийских тюленей. - В кн.: Тез. докл. IV Всесоюз. совещ. по изуч. мор. млекопитающих (Калининград). - М., 1969б, с.134-136.
- Мордвинов Ю.Е. О гидродинамических качествах задних ластов настоящих тюленей сем. Phocidae (Pinnipedia). - Биология моря, Киев, 1969в, вып.16, с.52-58.
- Мордвинов Ю.Е. О создании телом настоящих тюленей (Phocidae) вертикальных поперечных сил. - В кн.: Материалы конф. молодых ученых Крыма. Симферополь : Крым, 1969г, с.64-65.
- Мордвинов Ю.Е. Функциональные основы внешнего строения ластоногих : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - Баку, 1969д. - 20 с.
- Мордвинов Ю.Е. К характеристике некоторых гидродинамических показателей формы тела ластоногих. - Гидробиол. журн., 1972а, № 3, с.101-105.
- Мордвинов Ю.Е. Маневренность ластоногих (Pinnipedia). - Вестн. зоологии, 1972б, № 1, с.22-26.
- Мордвинов Ю.Е. О гидродинамическом сопротивлении некоторых вторичноводных нектонных животных. - В кн.: IV Всесоюз. конф. по бионике : Т.6. Биомеханика. М.: Наука, 1973, с.78-82.
- Мордвинов Ю.Е. Характер пограничного слоя при плавании ондатры (*Ondatra zibethica*) и норки (*Mustela lutreola*). - Зоол. журн., 1974, 53, вып.3, с.430-435.
- Мордвинов Ю.Е. Локомоция в воде и показатели эффективности движителей некоторых водных млекопитающих. - Там же, 1976а, 55, вып.9, с.1375-1382.
- Мордвинов Ю.Е. Гидродинамическое сопротивление чомги (*Podiceps cri-status*). - Там же, 1976б, 55, вып.12, с.1871-1875.
- Мордвинов Ю.Е. Зависимость скоростей плавания некоторых полуводных

- млекопитающих от параметров локомоторного цикла движителей и их площадей. - Вестн. зоологии, 1977а, № 5, с.54-60.
- Мордвинов Ю.Е. К характеристике гидродинамических показателей формы тела и движителей некоторых водоплавающих птиц. - Бионика, 1977б, вып. II, с.41-44.
- Мордвинов Ю.Е. Гидродинамические особенности некоторых водных птиц. - Биология моря. Киев, 1977в, вып.5, с.63-69.
- Мордвинов Ю.Е. Кинематика плавания калана (*Eudydra lutris* L.) в условиях эксперимента. - В кн.: Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. по изуч. мор. млекопитающих (Симферополь, 20-23 сент.). М., 1978, с.229-230.
- Мордвинов Ю.Е. О гидродинамике золотоволового пингвина. - Биология моря. Киев, 1980, вып.5, с.52-56.
- Мордвинов Ю.Е. О маневренности в воде золотоволового пингвина (*Eudartes corynorhynchus* Brandt). - Экология моря, 1983, вып.15, с.79-84.
- 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.
- Мордвинов Ю.Е., Курбатов Б.В. Об экспериментальном определении гидродинамического сопротивления некоторых видов Phocidae и бобра при плавании. - В кн.: Тез. докл. У Всесоюз. совещ. по изуч. мор. млекопитающих. Махачкала, 1972б, с.158-160.
- Мужчинкин В.Ф. Сроки появления окостенений в конечностях морского котика (*Callorhinus ursinus* L.). - Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии, 1964, 54, с.143-149.
- Нансен Ф.П. Среди тюленей и белых медведей. - Л., 1939. - 842 с. (Собр. соч.; Т.5).
- Науомов С.П., Лавров Н.П. Биология промысловых зверей и птиц СССР. - М.: Заготиздат, 1948. - 358 с.
- Нестеров Г.А. Материалы по биологии и поведению сивучей Командорских островов. - Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии, 1964, 54, с.173-177.
- Никитенко М.Ф. Морфофункциональная характеристика головного мозга северного котика (*Callorhinus ursinus*). - В кн.: Тез. докл. III Всесоюз. совещ. по изуч. мор. млекопитающих. М.; Л.: Наука, 1966, с.34-35.
- Николаев А.М. Вопросы рационального использования курильских каланов. - В кн.: Морские млекопитающие. М.: Наука, 1969, с.106-110.
- Николаева А.И. О дифференциальной специализации водяной полевки на примере популяций Западной Сибири. - В кн.: Грызуны: Материалы 5-го Всесоюз. совещ. Саратов, 1980 г. М.: Наука, 1980, с.86-88.
- Никулин П.Г. Наблюдения над ластоногими Охотского и Японского морей (сезоны 1932-1935 гг.). - Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии, 1937, 10, с.49-58.
- Никулин П.Г. Чукотский морж. - Там же, 1940, 20, с.21-59.
- Овчаров О.П. О вихреобразовании в гидродинамическом следе рыбы при движении. - Зоол. журн., 1971, 50, № 12, с.1766-1769.
- Овчаров О.П. О маневренности рыб. - Вопр. ихтиологии, 1974, 14, вып. 4, с.679-686.
- Овчинников В.В. Функциональное значение плавников Xiphioidea. - В кн.: Эколого-морфологические исследования nektonных животных. Киев: Наук. думка, 1966а, с.53-62.
- Овчинников В.В. Морфологическая и функциональная характеристика рострума Xiphioidea (Perciformes, Pisces). - Там же, 1966б, с.42-52.
- Овчинников В.В. О гидродинамической характеристике меч-рыбы (*Xiphias gladius* L.). - Науч. докл. высш. шк. Биол. науки, 1967, вып. I, с.22-25.
- Овчинников В.В. Меч-рыба и парусниковые (Атлантический океан. Экология и функциональная морфология). - Атлант. н.-и. ин-т рыб. хоз-ва и океанографии. Калининград, 1970. - 106 с.

- Огнев С.И. Звери СССР и прилежащих стран. - М.; Л.: Биомедгиз, 1935. Т. 3. - 752 с.
- Огнев С.И. Звери СССР и прилежащих стран. Т.6. Грызуны. - М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. - 1401 с.
- Павленко Г.Е. Сопротивление воды движению судов. - М.: Вод. трансп., 1953. - 507 с.
- Пастухов В.Д. Некоторые результаты наблюдений над байкальской нерпой в условиях эксперимента. - В кн.: Тез. докл. IV Всесоюз. совещ. по изуч. мор. млекопитающих. М.: Наука, 1969, с.105-110.
- Патрашев А.Н. Гидроаэродинамика. - М.: Военмориздат, 1953. - 719 с.
- Першин С.В. Оптимизация кормового плавникового движителя в природе на примере китообразных. - Бионика, 1969, вып.3, с.26-34.
- Першин С.В. Плавание и полет в природе. - М., 1979. - 155 с. (Итоги науки и техники / ВНИТИ. Бионика. Биокибернетика. Биоинженерия. Т.4.). - Библиогр.: с.137-153 (465 назв.).
- Пихарев Г.А. Тюлени юго-западной части Охотского моря. - Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии, 1940, 20, с.61-97.
- Познанин Л.П. Экологические аспекты эволюции птиц. - М.: Наука, 1978. - 147 с.
- Познанин Л.П. Эколого-морфологический анализ онтогенеза птенцовых птиц. - М.: Наука, 1979. - 296 с.
- Попов Л.А. Хохляч Гренландского моря - новый объект советского зверобойного промысла: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - М., 1960. - 20 с.
- Попов Л.А. Детный период жизни хохляча района восточной Гренландии. - Информ. сб. ВНИИ рыб. хоз-ва и океанографии, 1961, № 7, с.49-58.
- Попов Л.А. Ледовый дрейф биологов. - Рыб. хоз-во, 1966, № 10, с.33-34; № 11, с.39-40.
- Прандтль Л. Гидроаэромеханика / Пер. с нем. - 2-е изд. - М.: Изд-во иностр. лит., 1951. - 572 с.
- Пятецкий В.Е., Каян В.П., Кравченко А.М. Экспериментальные установки, аппаратура и методика изучения гидродинамики плавания водных животных. - Бионика, 1973, вып.7, с.91-101.
- Роганов А.Н. Гагачий бой тюленей весной 1929 г. - Тр. Астрахан. науч. рыбохоз. станции, 1930, 7, вып.2. - 69 с.
- Роганов А.Н. Каспийский тюлень и его промысел. - Тр. Волго-Касп. науч. рыбохоз. станции. Астрахань, 1931, 7, вып.4, с.1-28.
- Романенко Е.В. Основы статической биогиродинамики. - М.: Наука, 1976. - 168 с.
- Романенко Е.В., Соколов В.Е., Калининченко Н.М. Гидродинамические особенности шкуры байкальского тюленя. - В кн.: Тез. докл. V Всесоюз. совещ. по изуч. мор. млекопитающих. Махачкала, 1972, с.202-205.
- Романенко Е.В., Соколов В.Е., Калининченко Н.М. Гидродинамические особенности волосяного покрова байкальского тюленя (*Phoca sibirica*). - Зоол. журн., 1973, 52, вып.10, с.1537-1542.
- Романенко Е.В., Янов В.Г. Результаты экспериментов по изучению гидродинамики дельфинов. - Бионика, 1973, вып.7, с.52-56.
- Рудаков П.А. Предварительные итоги зимне-весенней экспедиции по изучению беломорского стада гренландского тюленя в 1936 г. - Бюл. Аркт. ин-та, 1936, № 8/9, с.389-393.
- Салехова Л.П. Возрастные изменения морфологии некоторых придонных и придонно-пелагических рыб и их морфо-функциональное значение. - Тр. Севастоп. биол. станции, 1960, 13, с.166-179.
- Сальников Н.Е. О распространении тюленя-монаха у берегов Румынии. - Науч. зап. Одес. биол. станции, 1961, вып.3, с.93-98.
- Северцов С.А. Морфологические закономерности эволюции. - М.: Изд-во АН СССР, 1939. - 610 с.
- Семенов Б.Н. О существовании гидродинамического феномена дельфина афалины. - Бионика, 1969, вып.3, с.54-61.
- Скалкин С.В. Экологические основы применения плавучих приманок для борьбы с водяной полевкой: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - Л., 1967. - 21 с.

- Скалон В.Н. Речные соборы Северной Азии. - М. : Наука, 1951. - 207 с.
- Слешцов М.М. О приспособлениях к плаванию ластоногих. - Зоол. журн., 1940а, 19, № 3, с.379-386.
- Слешцов М.М. О развитии хвостовых лопастей у *Delphinus delphis* L. - Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд.биол., 1940б, 49, с.5-6.
- Слешцов М.М. О биологии дальневосточного сивуча. - Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии, 1950, 32, с.129-133.
- Слешцов М.М. Китообразные дальневосточных морей. - Изв. Тихоокеан. НИИ рыб.хоз-ва и океанографии, 1952, 38, - 166 с.
- Слудский А.А. Ондатра и акклиматизация ее в Казахстане. - Алма-Ата, 1948. - 180 с.
- Смирнов Н.А. О распространении *Pinnipedia* в северном полушарии. - Зап. Новорос. о-ва естествоиспытателей, 1914, 39, с.305-323.
- Смирнов Н.А. Определитель ластоногих (*Pinnipedia*) Европы и Северной Азии. - Изв.отд. приклад. ихтиологии и науч.-пром. исслед., 1929, 9, вып.3, с.231-268.
- Смирнов Н.А. О каспийском тюлене. - Совещ. по изуч. касп. тюленя и его промысла. Астрахань, 1930, с.3-75.
- Соколов А.С. Некоторые функционально-морфологические и возрастные особенности ладожского тюленя в связи с водным образом жизни : Автореф. дис. ...канд. биол. наук. - Л., 1955. - 16 с.
- Соколов А.С. Материалы по возрастной изменчивости размеров тела и черепа ладожского тюленя. - Учен. зап. Ленинград. пед. ин-та, 1956, вып.19, с.103-115.
- Соколов А.С. О питании ладожского тюленя и целесообразности его промысла. - Рыб. хоз-во, 1958а, № 10, с.25-27.
- Соколов А.С. Материалы по биологии ладожского тюленя. - Учен. зап. Ленингр. пед. ин-та, 1958б, 179, с.97-112.
- Соколов А.С. Особенности структуры органов движения ластоногих. - В кн.: Тез.докл. III Всесоюз. совещ. по изуч. мор.млекопитающих. М.; Л.: Наука, 1966, с.42-43.
- Соколов А.С. Весовая характеристика мышц органов движения ластоногих. - В кн.: Морские млекопитающие. М. : Наука, 1969, с.47-55.
- Соколов А.С. Сравнительное изучение эколого-морфологических особенностей некоторых *Phocidae* (*Pinnipedia*). - В кн.: I Междунар. конгр. по млекопитающим : Реф.докл. М. : ВНИТИ, 1974. - Т.2. 207 с.
- Соколов А.С. Косыгин Г.М., Тихомиров Э.А. Некоторые сведения о весе внутренних органов ластоногих Берингова моря. - Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии, 1966, 58, с.137-147.
- Соколов А.С., Соколов И.И. Некоторые особенности органов движения речной выдры и калана в связи с образом жизни. - Бюл. Моск.о-ва испытателей природы. Отд.биол., 1970, 75, № 5, с.5-17.
- Соколов В.Е. Структура кожного покрова ластоногих. - Там же, 1960, 65, № 4, с.5-17.
- Соколов В.Е. Приспособительные особенности кожного покрова водных млекопитающих. - В кн.: Морские млекопитающие. М. : Наука, 1965, с.266-272.
- Соколов В.Е. Кожный покров млекопитающих. - М. : Наука, 1973. - 488с.
- Соколов И.И. Происхождение, положение в системе и основные направления эволюции в системе куньих, *Mustelidae*. - Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд.биол., 1968, 73, № 6, с.5-16.
- Соколов И.И., Соколов А.С., Клебанова Е.А. Морфологические особенности органов движения некоторых куньих (*Mustelidae*) в связи с образом жизни. - Тр.зоол. ин-та, 1974, 54, с.4-38.
- Страутман Е.И. Ондатра в Казахстане. - Алма-Ата : Изд-во АН КазССР, 1963. - 231 с.
- Суворов В.К. Командорские острова и пушной промысел на них. - СПб., 1912. - 324 с.
- Судлиловская А.М. Основные черты строения и распространения чистиков и пингинов. - Науч. докл. высш.шр. Биол.науки, 1962, № 1, с.34-37.

- Суханов В.Б. Общая система симметричной локомоции наземных позвоночных и особенности передвижения низших тетрапод. - Л. : Наука, 1968. - 228 с.
- Тимошенко Ю.К. К вопросу о питании гренландского тюленя. - В кн.: Сб. н.-и. работ Сев.отд. Поляр. НИИ рыб.хоз-ва и океанографии. Архангельск, 1963, с.48-52.
- Тихомиров Э.А. Некоторые данные о распределении и биологии ларги в Охотском море в летне-осенний период и организации ее промысла. - Изв. Тихоокеан. НИИ рыб.хоз-ва и океанографии, 1966а, 58, с.105-115.
- Тихомиров Э.А. Ластоногие - объект судового зверобойного промысла. - В кн.: Дальневосточные ластоногие. Владивосток, 1966б, с.3-95.
- Томилин А.Г. Китообразные фауны морей СССР. - М. : Изд-во АН СССР, 1962. - 211 с.
- Томилин А.Г. Морские млекопитающие и их биогеоценотические связи с другими группами морской фауны. - В кн.: Программа и методика изучения биогеоценозов водной среды : Биоценозы морей и океанов. М. : Наука, 1970, с.169-193.
- Федосеев Г.А. Об эмбриональном росте и половом созревании охотской кольчатой нерпы. Зоол. журн., 1964, 43, вып.8, с.1228-1235.
- Федосеев Г.А. О состоянии запасов и рациональном использовании тюленей Охотского моря. - Изв. Тихоокеан. НИИ рыб.хоз-ва и океанографии, 1966, 8, с.129-135.
- Федюшин А.В. Речной обобр, его история, жизнь и опыты по размножению. - М. : Наука, 1935. - 359 с.
- Хлебович В.К. Бобр. - Воронеж : Коммуна, 1934. - 112 с.
- Хлебович В.К. Материалы по экологии речного бобра в условиях Воронежского заповедника. - Тр. Воронеж. заповедника, 1938, вып.1, с.43-135.
- 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.
- Чапский К.К. Ладожский тюлень и возможность его промысла. - Изв. Ленингр. н.-и. ихтиол. ин-та, 1931, 13, вып.2, с.147-157.
- Чапский К.К. Нерпа западных морей Советской Арктики. - Тр. Аркт. ин-та, Л., 1940, 145, с.1-72.
- Чапский К.К. Ластоногие. - В кн.: Млекопитающие фауны СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963, т.2, с.859-964.
- Чепурнов А.В. Скорости движения китов и некоторые особенности их внешнего строения. - В кн.: Исследования по бионике. Киев : Наук.думка, 1965, с.16-30.
- Чепурнов А.В. Строение и гидродинамические качества хвостового плавника некоторых китообразных. - В кн.: Эколого-морфологические исследования nektonных животных. Киев : Наук.думка, 1966, с.63-71.
- Чепурнов А.В. Форма тела некоторых китообразных в связи с их скоростью движения. - В кн.: Механизмы передвижения и ориентации животных. Киев : Наук.думка, 1968, с.72-77.
- Шакало В.М. Один способ измерения среднеквадратичной величины пульсации скорости в нестационарном турбулентном потоке. - Бионика, 1972, вып.6, с.106-110.
- Шакало В.М., Бурянова Л.Д. Аппаратурные исследования пульсаций скоростей в пограничном слое дельфина в зависимости от характера плавания. - В кн.: IV Всесоюз. конф. по бионике. Т.6. Биомеханика. М. : Наука, 1973, с.112-115.
- Шапошников Л.В. Материалы по биологии выхухоли : Передвижение по суше и в воде. - В кн.: Выхухоль. М., 1936, с.139.
- Шебалов А.Н. Некоторые вопросы влияния нестационарности на "механизм" образования сопротивления. - Бионика, 1969, вып.3, с.61-66.
- Шестакова Г.С. Структура поверхности крыла и ее значение для аэродинамики птиц. - Тр. ин-та морфол. животных АН СССР, 1953, вып.9, с.32-58.

- Шлихтинг Г. Теория пограничного слоя / Пер. с нем. - М. : Изд-во инж. лит., 1956. - 528 с.
- Шмальгаузен И.И. О функциональном значении плавников рыб. - Рус.зоол. журн., 1916, 1, № 6/7, с.185-214.
- Штегман Б.К. О летных способностях пастушковых птиц. - Зоол. журн., 1952, 31, вып.5, с.714-721.
- Шулейкин В.В. Внешняя и внутренняя динамика рыб. - Изв. АН СССР. Сер.7. Отд.мат. и естеств.наук, 1934, вып.8, с.1151-1186.
- Шулейкин В.В. Физика моря. - 3-е изд. - М. : Изд-во АН СССР, 1953. - 989 с.
- Шустов А.П. Питание крылатки в Беринговом море. - Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии, 1965, 59, с.178-183.
- Яблоков В.С., Яблоков А.В. Как проникли валуны и гальки в угольные пласты? - Природа, 1961, № 3, с.76-78.
- Яблоков А.В., Белькович В.М., Борисов В.И. Киты и дельфины. - М. : Наука, 1972. - 472 с.
- Яковлев В. Тюлений промысел на Каспийском море. - Природа, 1875, кн.2, с.1-35.
- Янов В.Г., Романенко Е.В. Радиотелеметрическая система для измерения гидродинамических параметров дельфинов в условиях ограниченной акватории. - Бионика, 1972, вып.6, с.92-99.
- Ahlborn F. Über die Bedeutung der Heterocerkie und ähnlicher unsymmetrischer Schwanzformen schwimmender Wirbelthiere für die Ortsbewegung. - Z. wiss. Zol., 1895, 41, N 1, p. 15.
- Allen J.A. History of North American Pinnipeds. - U.S.Geol. Geogr. Survey Terr. Misc. Publ. Washington, 1880, N 12, p. 785.
- Anders. K. Zum Tauchen und Tauchschwimmen junger Rallenvogel.- Ornithol. Mitt., 1979, 31, N 7, p. 159-161.
- Andersen H.T. Physiological adaptations in diving vertebrates. - Phys. Rev., 1966, 46, N 2, p. 212-243.
- Anthony A.W. Notes on the present status of the northern elephant seal, *Mirounga angustirostris*. - J. Mammal., 1924, 5, N 3, p. 145-152.
- Backhouse K.M. Locomotion of seals with particular reference to the forelimb. - Symp. Zool. Soc. London, 1961, N 5, p. 59-75.
- Bailey V. Beaver habits and experiments in beaver culture.- Techn. Bul., 1927, N 21, Octob., p. 11-22.
- Bartholomev G.A. Reproductive and social behavior of the northern elephant seal. - Barkley; Los Angeles, 1952. - 417 p.
- Bartholomev G.A. Body temperature and respiratory and heart rates in the northern elephant seal. - Mammalia, 1954, 35, N 2, p. 211-218.
- Bellomy M.D. The prodigious blue whale. - Frontiers, 1956, 21, N 2.
- Bergersen B. Beitrage zur Kenntnis der Haut einiger Pinnipeden. - Norske Vid. Akad., Oslo, 1931, N 5, p. 179.
- Bonner W.N. Notes on the southern fur seal in South Georgia.- Proc. Zool. Soc. London, 1958, 130, N 2, p. 241-252.
- Bourliev F. Les adaptations o'la vie aquatique cher les mamiferes. Calculating the swimming speeds of marina animals. - La nature, 1954, N 3233, p. 321-326.
- Brocks W.S. Notes on some Falklands birds. - Cambridge Mass. Bull. Mus. Comp. Zool., 1917, 61, p. 135-160.
- Brooks J.W. A contribution to the life history and ecology of the Pacific Walrus Alaska. - Coop. Wildlife Res. Unit. Spec.Rep., 1954, 9, N 1, p. 103.
- Casler C.L. The air-sac systems and buoyance of the Anhinga and Doublecrested Cormorant. - Auk, 1973, 90, N 2, p. 324-340.
- Chittleborough R.G. Aerial observation on the humpback whale, *Megaptera nodosa* (Bonnaterrre) with notes on other species. - Austral.J.Mar.and Freshwater Res., 1953, 4, N 2, p.219-226.

- Clark G.A. Body weights of birds: A reviw. - Condor, 1979, 81, N 2, p. 192-202.
- Dabelow A. Die Schwimmanpassung der Vogel, Ein Beitrag zur biologischen Anatomie der Forbewegung. - Gegenbaur's Morphol. Jahrb. eine Zs. Anat. und Entwicklungsgesch., 1925, 54, H. 2, p. 288-321.
- Duvernoy M.G.U. Recherches Anatomique sur les organes du mouvement du phoque commun, Phoca vitulina L. - Mem. Mus. Hist. nat. Paris, 1822, N 9, p. 165-189.
- Ehlers K. Über die Seelöwin (*Eumetopias californianus*). - "Inge" der Tiergroten Bremerhaven. Zool. Gart., 1957, 23, N 1/3, p. 189-194.
- Elliott H.N. An Arctic Province Alaska and the seal Islands. - London, 1886. - 29 p.
- Emery K.O. Transportation of rock particles by sea mammals. - J. Sediment Petrol., 1941, 11, N 2, p. 92-93.
- English A.W. Structural correlates of forelimb function in fur seals and sea lions. - J. Morphol., 1977, 151, N 3, p. 325-352.
- Fay F.H. Structure and function of the paryngeal pouches of the Walrus (*Odobenus rosmarus* L.). - J. Mammal., 1960, 24, N 3, p. 361-371.
- Fiscus C.H., Baines G.A., Kajimura H. Pelagic Fur Seal investigations Alaska 1963. - U.S. Fish Wildl. Serv. Spec. Sci. Rep. Fish., 1965, N489, p. 1-33.
- Fisher F.M. Habits of the southern sea otter. - J. Mammal., 1939, 20, p. 21-36.
- Fleming C.A. Sea lions as geological agents. - J. Sediment. Petrol., 1951, 21, N 1, p. 22-25.
- Frank H.R., Neu W. Die Schwimmbewegungen der Tauchvogel (*Podiceps*). - Z. vergl. Physiol., 1929, 10, H. 1, p. 410-418.
- Goethe F. Das Verhalten der Musteliden. - Handb. Zool., 1964, 8, N 37, p. 1-80.
- Grasse P.-P. Ordre des fissipedes. - In: Grasse P.-P. Traite de zoologie. Paris: Masson, 1955, 17, p. 194-291.
- Gray J. Studies in animal locomotion. 1. The movement of fish with special reference to the eel. - J. Exp. Biol., 1933, 10, N 1, p. 88-101.
- Gray J. How animals move. - Cambridge: Cambridge univ. press, 1953. - 114 p.
- Gray J. How fishes swim. - Sci. Amer., 1957, 197, N 2, p. 48-57.
- Hahn. De la presence de galets dans l'estomac des Otaries (*Otaria jubata*). - C.r.soc. biol., Paris, 1884 (8), N 1, p. 1-4.
- Hamilton J.E. The Southern Sea lion *Otaria byronia* (De Blainville). Discovery rep., 1939, 19. Cambridge Univ. press, p. 121-164.
- Harris J.E. Fin patterns and mode of life in fishes. - In: Essays in marine biology being the Richard Elmfirst memorial lectures. Edinburg; London: Oliver and Boyd, 1953, p. 17-28.
- Harris J.E. Vertebrata locomotion. - Nature, 189, N 4759, p. 97-98.
- Harrison R.J., Tomlinson I.D.W. Anatomical and physiological adaptations in diving mammals. - In: Viewpoints in biology. London, 1963, vol. 2, p. 115-163.
- Harrison R.J., Tomlinson I.D.W. Observations on diving seals and certain other mammals. - Symp. Zool. Soc. London, 1964, N 13, p. 59-69.
- Harrison R.J., King J.E. Marine mammals. - London: Hutchinson and co, 1965. - 192 p.
- Heilmann. The origin of birds. - London, 1926. - 208 p.
- Hertel H. Struktur, Form, Bewegung (Biologie und Technik). - Mainz: Krausskopf, 1963. - 244 p.

- Hertel H. Structure, Form and Movement. - New York: Reinhold, 1966. - 250 p.
- Hertel H. Schwingende Antriebe und Flatterschwüngen in Nature und Technik. - VDI-Z., 1967a, 109, N 24, S. 1133-1138.
- Hertel H. Gekoppelte Biege- und Drehschwüngen als Antrieb. - Ibid., 1967b, 109, N 26, S. 1215-1221.
- Hertel H. Biologisch-Technische Forschungen über stromungs-technisch optimale Formen. I. - Ibid., 1967c, 109, N 19, S. 837-840.
- Hill A.V. The dimensions of animals and their muscular dynamics. - Sci. Prog. (London), 1950, 38, N 50, p. 209-230.
- Howell A.B. Aquatic Mammals. Their adaptation to life in the water. V. 1-12. Springfield; Baltimore: Thomas, 1930. - 338 p.
- Hunze G. Der Biber, Körperbau und Lebensweise, Verbreitung und Geschichte. - Berlin, 1950.
- Jockley R.M. The lives of the seals. - Geogr. Mag., 1955, 28, N 6, p. 279-310.
- Kenyon K.W. The sea otter in the eastern Pacific Ocean. - In: Fish and Wildlife Serv., Washington, 1969, 68. - 352 p. (North American Fauna).
- Kenyon K.W., Rice D.W. Life history of the Hawajian monk seal (*Momonchus Schauinslandi* Matschie, 1905). - Pacif. Sci., 1959, 13, N 3, p. 215-252.
- Kenyon K.W., Rice D.W. Abundance and distribution of the Steller sea lion. - J. Mammal., 1961, 42, N 2, p. 223-234.
- Kenyon K.W., Scheffer V.B. The seals, sea lions and sea otter of the Pacific coast. - In: Fish and Wildlife Service. Washington, 1955, Circ. 32, p. 14-16.
- King J.E. Seals of the World. - Trustees of the Brit. Mus. (Nat. Hist.). London, 1964. - 154 p.
- Kirkpatrick C.M., Stulken D.E., Jones R.D. Notes on captive sea otters. - Arktic, 1955, 8, N 1, p. 46-59.
- Kooyman G.L. Maximum diving capacities of the Weddell Seal. (*Lep-tonychotes Weddelli*). - Science, 1966, 151, N 3717, p. 1553-1554.
- Kooyman G.L. Respiratory adaptations in marine mammals. - Amer. J. Zool., 1973, 13, N 2, p. 457-468.
- Kooyman G.L., Schroeder J.P. Effect of deep diving on Penguins and blueeyed shags. - Antarct. J.U.S., 1971, 6, N 4, p. 95.
- Lang T.G., Pryor K. Hydrodynamic performance of porpoises (*Sten-nella attenuata*). - Science, 1966, 152, N 3721, p. 531-533.
- Mansfield A.W. The biology of the Atlantic Walrus *Odobenus ros-marus rosmarus* (L.) in the eastern Canadian arctic. - Fish. Res. Board Can. Manuscript Rep. Ser. (Biol.), 1958, N 633. - p. 146.
- Mansfield A.W. Seals of Arctic and Eastern Canada. - Bul. Fish. Res. Board Canada, 1963, N 137, p. 1-30.
- Matthews L.H. The Natural History of the Elephant Seal. - Discovery Rep., 1929, N 1, p. 235-255.
- Matthews L.H. British mammals. - London: Collins, 1952. - 410 p.
- McLaren I.A. Are the Pinnipedia biphyletic?. - Syst. Zool., 1960, 9, N 1, p. 18-28.
- Mertens A. Über den Begattung sakt des Biders. - Z. Säugetierkunde, 1928, 111, p. 60-61.
- Meschkart A. Bei den Pelzrobben von Cape Cross. - Kosmos (BRD), 1956, 52, N 10, p. 461-467.
- Milne J.G. The Mammals of Great Britain and Ireland. - London, 1904. - 166 p.
- Mohr E. Beiträge zur Naturgeschichte der Klappmutter, *Cystophora crastata* Erxl., 1777. - Z. Säugetierkunde, 1963, 28, N 2, p. 65-84.

- Müller A. Beobachtungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule. - Arch. Anat. und Physiol., 1853, p. 260-316.
- Müller G. Beiträge zur Anatomie der Bisamratte (*Ondatra zibethica*). I. Einführung, Skelett und Literatur. - Wiss. Z. Martin-Luther Univ. Halle-Wittenberg, 1952/1953, Jg. 2, N 11, p. 817-865.
- Murie J. Researches upon the anatomy of the Pinnipedia. - Trans. Zool., Soc. London, 1871, 7, N 6, p. 411-464; 1872, 7, N 8, p. 527-596; 1874, 8, N 9, p. 501-582.
- Murphy R.C. The penguins of South Georgia. Mus. Brooklyn Inst. - Arts. and Sci. Sci. Bul., 1915, 2, N 5, p. 103-133.
- Murray-Levick G. Antarctic penguins. A study of their sociable habits. - New York: Mc Bride: Nast. et Co, 1914. - 140 p.
- Murray-Levick G. Natural History of the Adelie penguin. Brit. Antarctic ("Terra Nova") Exped., 1910. - Nat. Hist. Rep. Zool., 1915, 1, p. 55-84.
- Nachtigall W., Bilo D. Strömungsanpassung des Pinguins beim Schwimmen unter Wasser. - J. Comp. Physiol. A, 1980, 137, N 1, S. 17-26.
- Neu W. Die Schwimmbewegungen der Tauchvögel (Blässhuhn und Pinguine). - Z. vergl. Physiol., 1931, 14, S. 682-708.
- Nursall J.R. The caudal fin as a hydrofoil. - Evolution, 1958, 12, N 1, p. 116-120.
- Oehmichen E. Le vol des oiseaux. - In: Grasse P.-P. Traite de zoologie. Paris: Masson, 1950a, 15, p. 131-170.
- Oehmichen E. Locomotion terrestre, natation-plongee. - Ibid., 1950b, p. 171-184.
- Ohsumi S. Relative growth of the fin whale *Balaenoptera physalus* (Linn.). - Sci. Repts Whales Res. Inst., Tokyo, 1960, N 5.
- O'Gorman F. Observations on terrestrial locomotion in Antarctic seals. - Proc. Zool. Soc., London, 1963, 141, p. 837-850.
- Orlov J.A. *Semantor macrurus* (Orde Pinnipedia, Fam. Semantoridae, fam. nova) aus den Neogen. - In: Ablagerungen Westsibiriens, 1933, p. 165-268.
- Paulian P. Contribution a l'etude. - J. Mammal., 1964, 28, N 1, p. 3-146.
- Pettegrew J.B. Animal locomotion. - London: King, 1873. - 264 p.
- Ray C. Locomotion in Pinnipeds. Swimming methods relate to food habits. - Nat. Hist., 1963, 72, N 3, p. 10-21.
- Reche O. Über Form und Funktion der Halswirbelsäule der Wale. - Jenaische Zschr. Naturwiss., 1905, 40, N 119, p. 149-152.
- Ridgway S.H. Mammals of the sea. Biology and medicine. - Illinois, 1972. - 765 p.
- Rosen M.W. Water flow about a swimming fish. - Stat. NOTS TP California, 2298, 1-5, 1959, p. 1-94.
- Rosen M.W. Experiments with swimming fish and dolphins. - Paper. ASME, 1961, NWA-203, p. 1-11.
- Scheffer V.B. Seals, Sea Lions and Walruses. - In: A review of the Pinnipedia. London: Stanford Univ. press, 1958. - 179 p.
- Schevill W.E., Watkins W.A., Ray C. Analysis of Underwater Odobenus Calls with Remarks on the Development and Function of the Pharyngeal Pouches. - Zoologica, N.Y., 1966, 51, N 3, p. 103-106.
- Scholander P.F. Experimental investigation on the respiratory function in diving mammals and birds. - Hval. Skr. Norsk. Vid. Acad., Oslo, 1940, 22, N 100, p. 132.
- Schulze F.E. Über die Abwärtsbiegung des Schwanztheiles der Wirbelsäule bei Ichtyosauren. - Sitzungsber. Acad. Wiss. DDR, 1894, 43/44, S. 513-514.

- Schwede, Rutschke F. Zum Nahrungstauchen der Stockente *Anas platyrhynchos* in intensiv fischhereiwirtschaftlich genutzten Teichgebieten. - Beitr. Vogelk., 1978, 24, N 1/2, S. 97-98.
- Simpson G.G. Fossil Penguins. - Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 1946, 87, N 1, p. 1-99.
- Sivertsen E. On the biology of the Harp Seal, *Phoca groenlandica* Erxl. Investigations carried out in the White Sea 1926-1937. - Hval. Skr. Norsk. Vid. Acad. Oslo, 1941, N 26. - 166 p.
- Slijper E.J. Die Cetacean, verglichen-anatomisch und systematisch. - Capita Zoologica La Haye, 1936, 7, p. 590.
- Stolpe M. Physiologisch-Anatomische Untersuchungen über die hintere Extremität der Vögel. - J. Ornithol., 1932, 80, p. 161-247.
- Storer R.W. Evolution in the Diving Birds. - In: Proc. XII Intern. Ornithol. Congr. Helsinki, 1960, 2, p. 694-707.
- Svihla A. Notes on the Hawajian monk seal. - J. Mammal., 1959, 40, N 2, p. 226-229.
- Tarasoff F.J., Bisailon A., Pierard J., Whitt A.P. Locomotory patterns and external morphology of the river otter, sea otter and harp seal (Mammalia). - Pacif. Lutheran. Univ. Tacoma, Washington, 1971, N 9, p. 915-929.
- Thenius E. Über die systematische und phylogenetische Stellung der Genera *Promeles* und *Semantor*-Sitzungsberichte Österreichische. - Acad. Wiss. Abt. 1, 1949, 158, H. 4, p. 323-336.
- Townsend C.W. Diving of Grebes and Loons. - Auk, 1924, 41, p. 29-41.
- Turner W. Report on the seals collected during the voyage of "Challenger" in the years 1873-1876. - Challenger Rep., 1887, 68.
- Veselovsky Z. Die Schwimmbewegungen der Tauchenten (Gatt. *Aythya*). - Vestn. Čs. společnosti Zool. Roc., 1952, 16, 3/4, p. 354-376.
- Veselovsky Z. *Plavania potapeni* nasich kachen. - Vesmir, 1955, 34, N 1, p. 5-8.
- Walker E.P., Warnick F., Lang K.I. et al. Mammals of the World. - Baltimore: Hopkins, 1964, 1-2. - 1500 p.
- Walters V. Body form and swimming performance on the scombroid fishes. - Amer. Zool., 1962, N 2, p. 143-149.
- Wieland G.K. Gastroliths. - Science, 1907, 25, p. 66-67.
- Wilson E.A. Mammalia (Whals and Seals). National Antarctic Exped., 1901-1904. - Natur. Hist. 2 (Zool.), 1907, 11, p. 1-69.
- Wilsoon L. Biber Leben und Verhalten. - Wiesbaden: Brockhaus, 1966. - 204 p.
- Zigmund L. Mechanik und anatomische Grundlagen der Fortbewegung bei Wasserratte (*Rallus aquaticus*), Teichhuhn (*Gallinula chloropus*) und Blässhuhn (*Fulica atra*). - J. Ornithol., 1959, 100, H.1, p. 3-24.

О Г Л А В Л Е Н И Е

Предисловие	3
Физические величины, используемые в работе	9
Глава I. Морфологические и гидродинамические особенности, направленные на приобретение нейтральной плавучести	11
I.1. Плотность тела и плавучесть	13
I.2. Плотность тела и плавучесть нектоксеронных млекопитающих	14
I.3. Плотность тела и плавучесть ксеронектонных млекопитающих (Pinnipedia)	17
I.4. Плотность тела и плавучесть водоплавающих птиц	27
I.5. Пассивные приспособления гидродинамического действия	32
I.6. Активные приспособления гидродинамического действия	41
I.7. Эволюция приспособлений, направленных на нейтрализацию действия силы тяжести	43
Глава 2. Приспособления, связанные с движением в водной среде	46
2.1. Локомоторный аппарат и способы плавания нектоксеронных млекопитающих	49
2.2. Функции ластов у представителей различных семейств ластоногих	63
2.2.1. Локомоторный аппарат и способы плавания ксеронектонных млекопитающих (Pinnipedia)	64
2.2.2. Локомоция в воде настоящих тюленей	65
2.2.3. Локомоция в воде ушастых тюленей	70
2.2.4. Скорость плавания ластоногих	77
2.3. Водная локомоция птиц	80
Глава 3. Приспособления, связанные с управлением плаванием	90
3.1. Морфологические особенности, обеспечивающие стабилизацию и изменение направления плавания	92
3.2. Приспособления, связанные с сохранением равновесия и торможения	103
Глава 4. Приспособления, направленные на снижение сопротивления при плавании	106

4.1. Форма тела	110
4.2. Структура пограничного слоя при плавании вторично- водных позвоночных	125
4.3. Гидродинамическое сопротивление нектоксеронных и ксеронектонных млекопитающих и птиц	131
4.4. Влияние волосяного покрова водных млекопитающих на величину гидродинамического сопротивления	139
Заключение	145
Список литературы	152

Юрий Егорович Мордвинов

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ ПЛАВАНИЯ ПРЫЦ
И ПОЛУВОДНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Утверждено к печати ученым советом
Института биологии южных морей
им. А.О.Ковалевского

Редактор А.В.Янковская
Оформление художника Н.И.Казаковой
Художественный редактор И.П.Савицкая
Технический редактор И.Ю.Алексашина
Корректоры Л.Н.Яцута, С.И.Колесник

Информ. бланк № 6143

Подп. в печ. 07.06.84. БФ 26433. Формат 60x84/16. Бумага офс. № 1.
Офс. печ. Усл.печ.л. 10,70. Усл.кр.-отт. 10,94. Уч.-изд.л. 12,09.
Тираж 670 экз. Заказ 3-876. Цена 1р. 50 к.

Издательство "Наукова думка". 252601 Киев 4, ул. Гегина, 3.
Киевская книжная типография научной книги. 252004 Киев 4, ул. Рени-
на, 4.

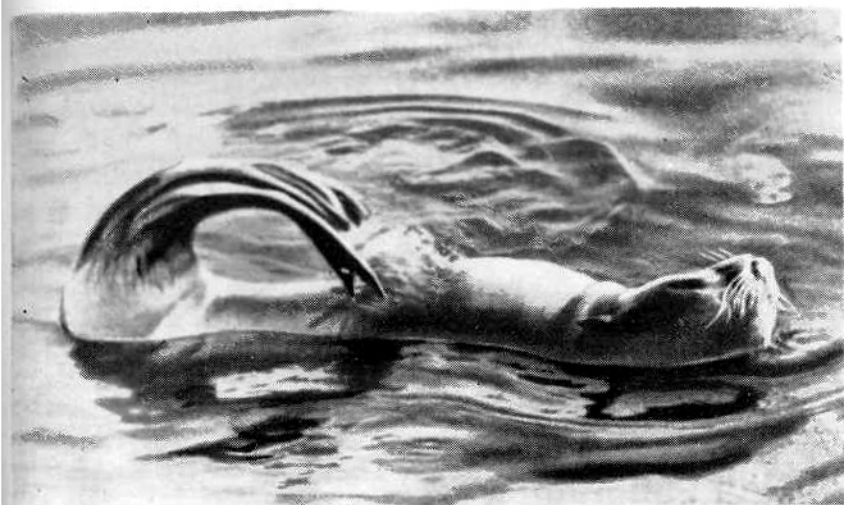


Рис. 1. Северный морской котик, спящий на поверхности воды (по Мараккову, 1964)

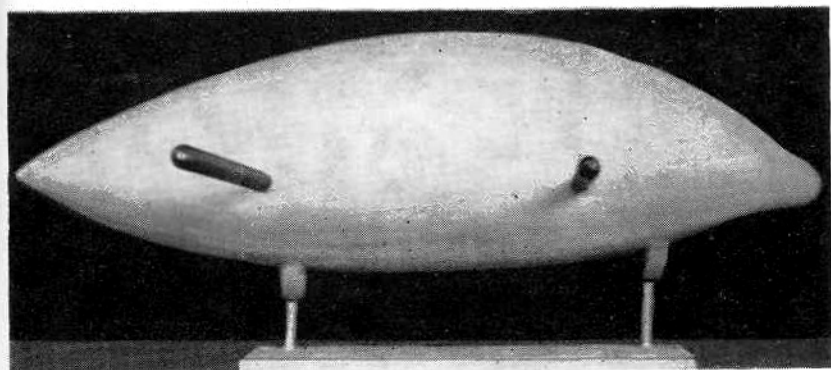


Рис. 6. Модель гренландского тюленя. Общий вид

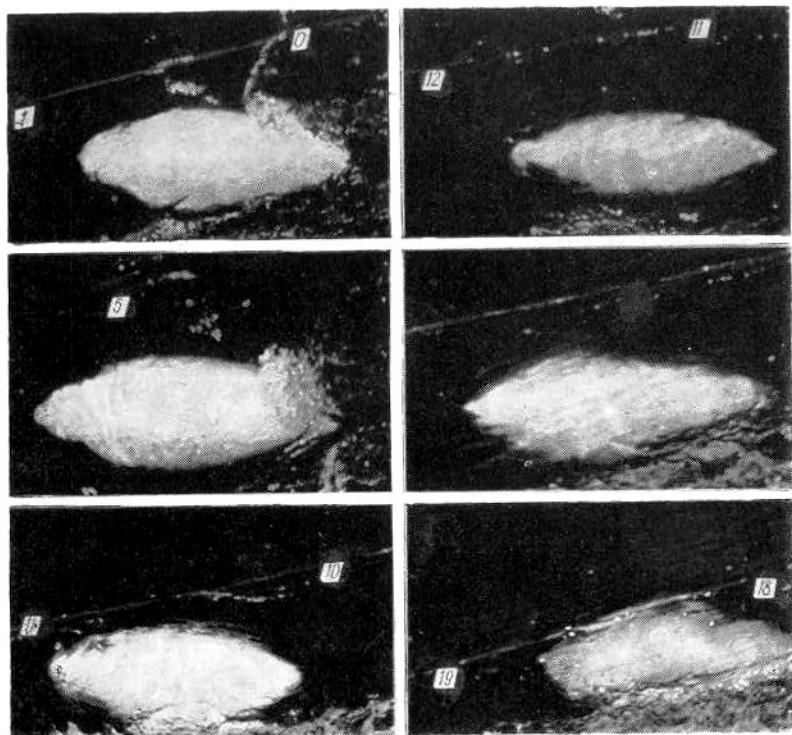


Рис. 7. Последовательные моменты движения модели гренландского тюленя в воде. Объяснения в тексте

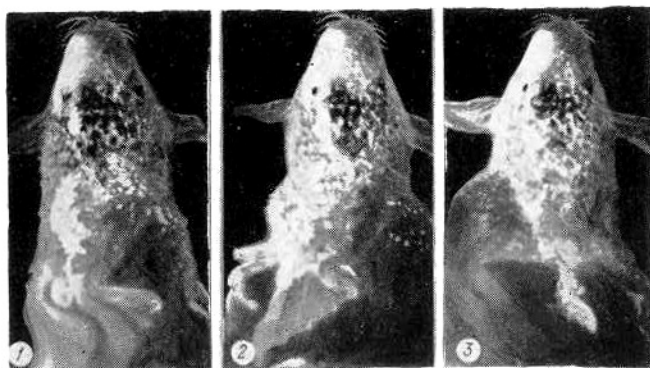


Рис. 8. Последовательные положения задних лап каспийского тюленя при плавании, ведущие к заглужению задней части тела

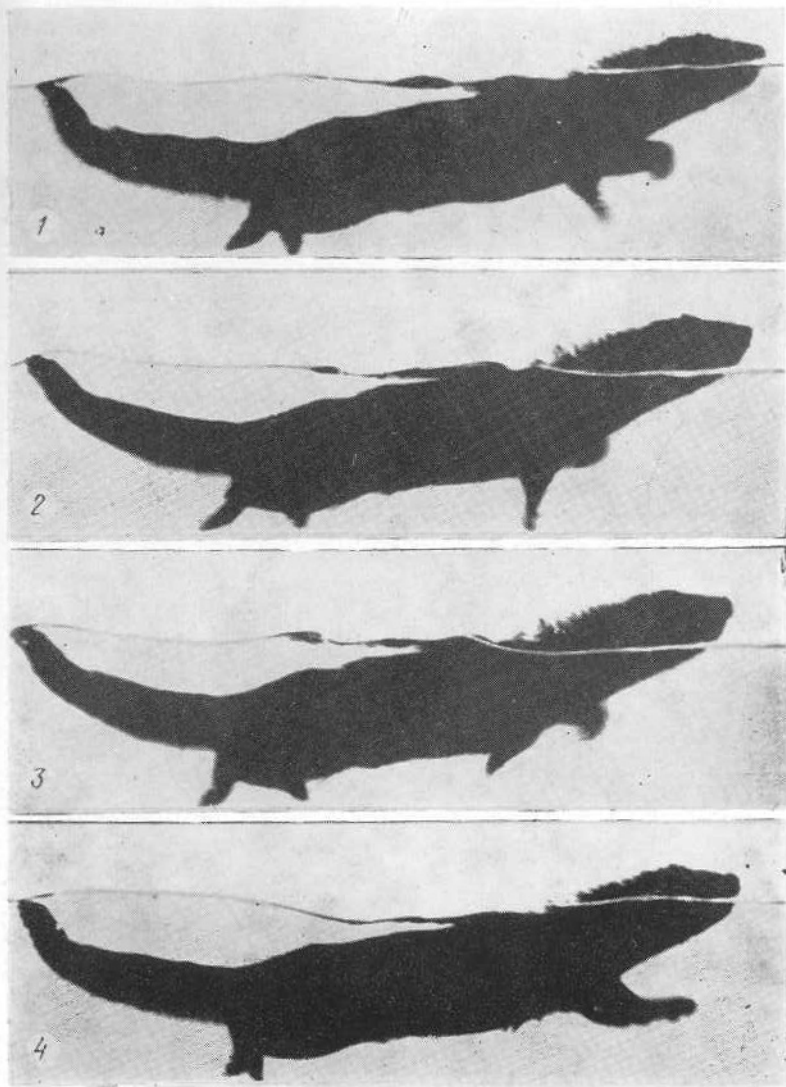


Рис. 10. Кинограмма последовательных положений конечностей европейской норки при прямолинейном поступательном движении в воде.

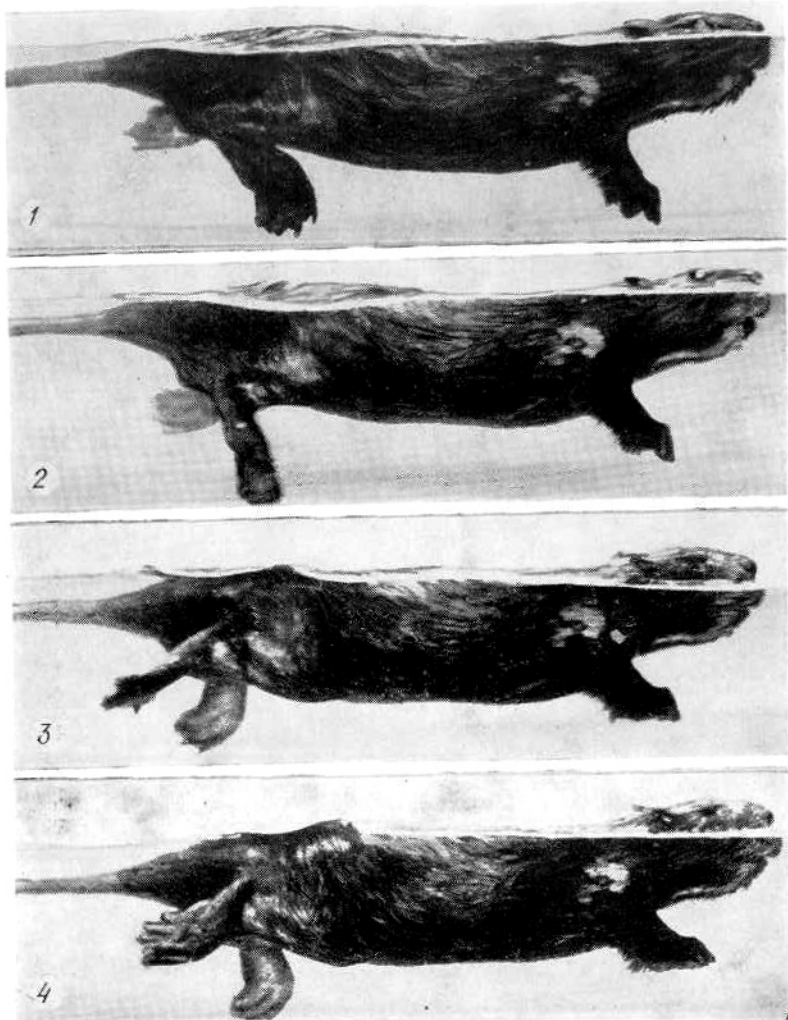


Рис. 11. Кинограмма последовательных положений задних конечностей бобра при прямолинейном поступательном движении в воде

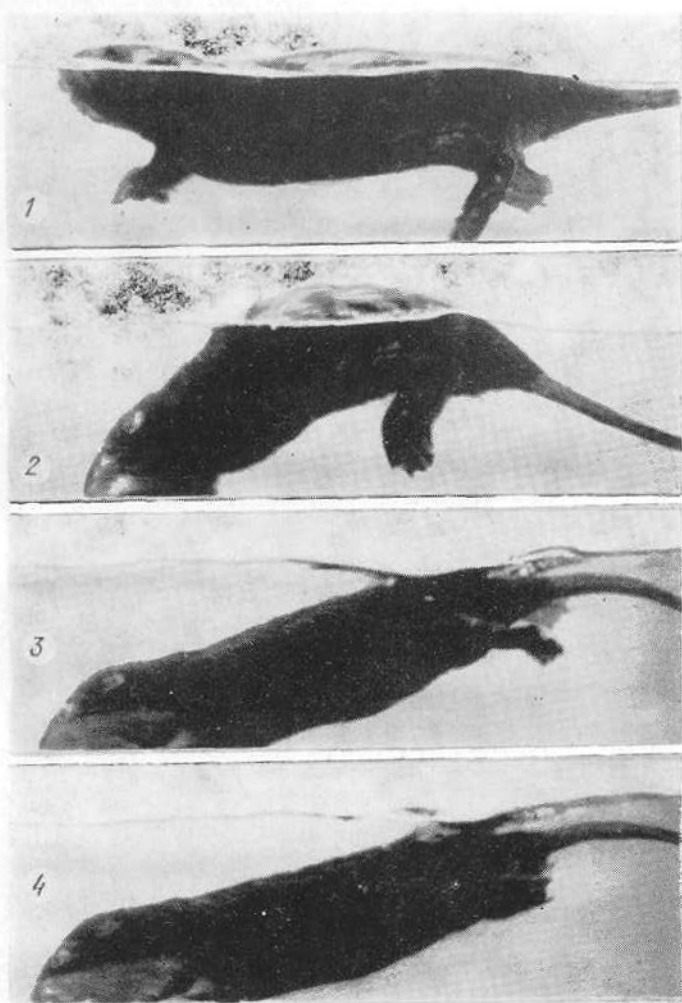


Рис. 12. Кинограмма последовательных моментов заныривания бобра

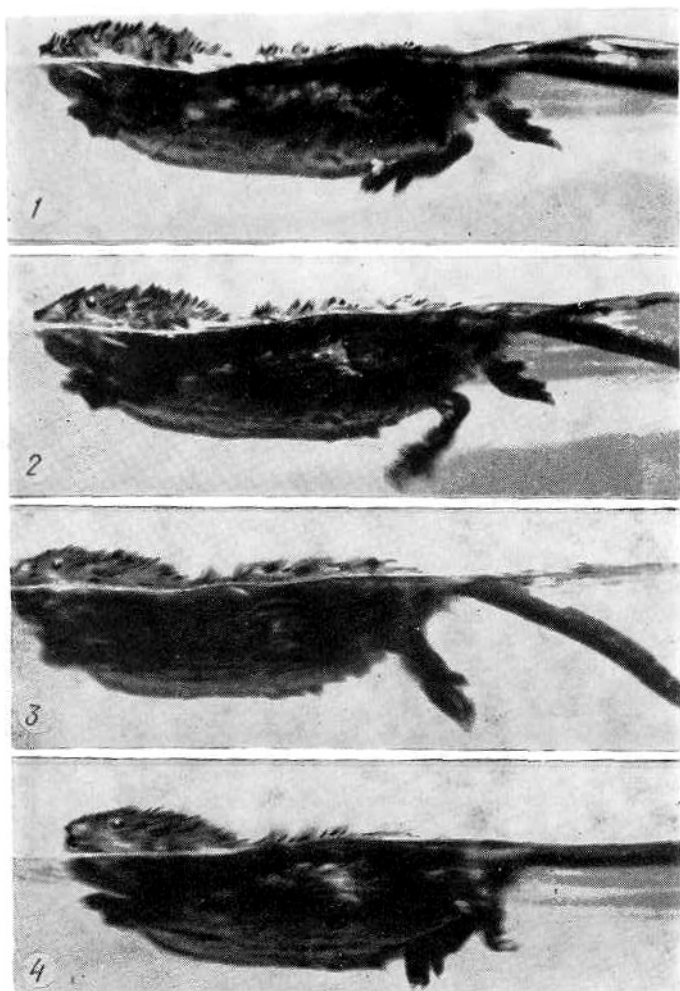


Рис. 13. Кинограмма последовательных положений задних конечностей ондатры при прямолинейном поступательном движении в воде

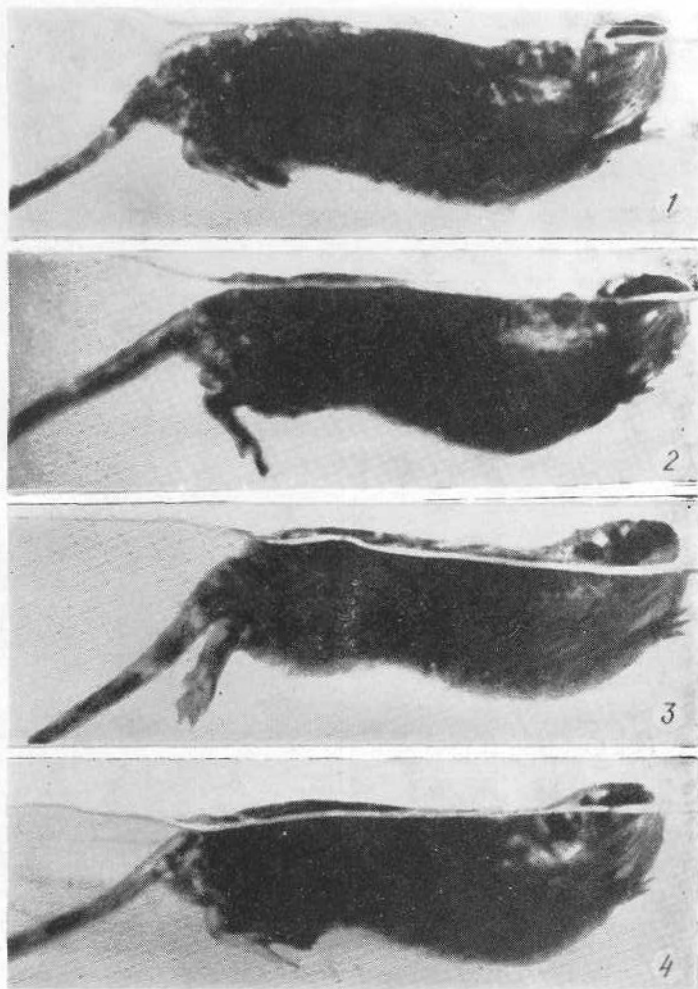


Рис. 14. Кинограмма последовательных положений задних конечностей нутрии при прямолинейном плавании

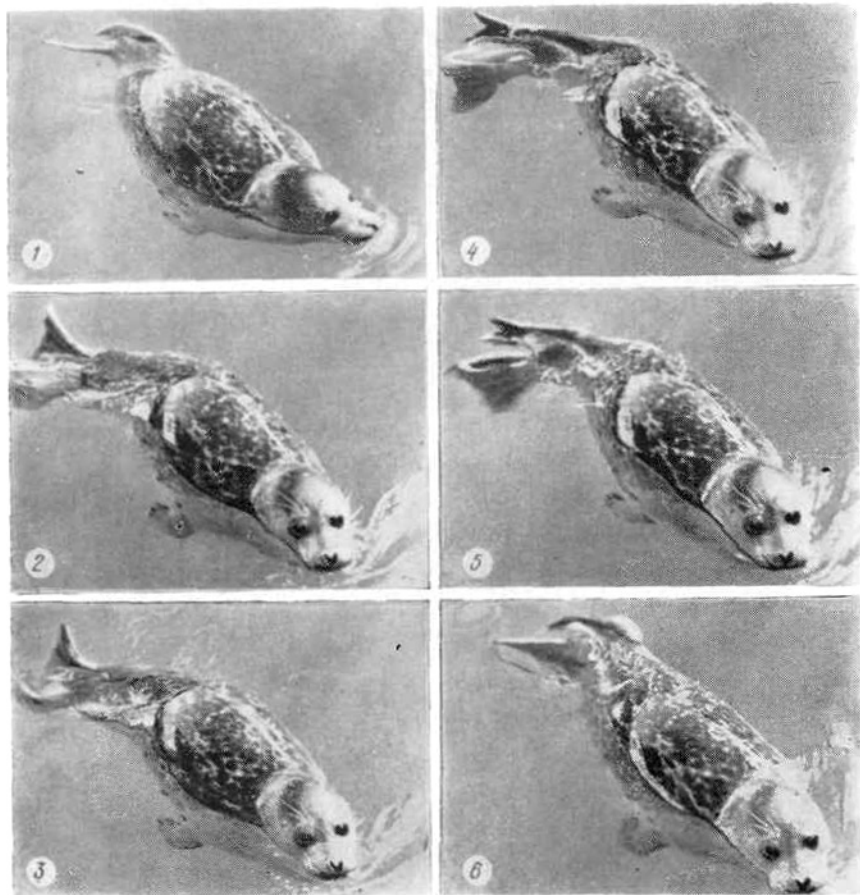


Рис. 16. Кинограмма последовательных положений задних лап каспийского тюленя при прямолинейном поступательном движении в воде



Рис. 17. Каспийский тюлень в момент выпрыгивания из воды

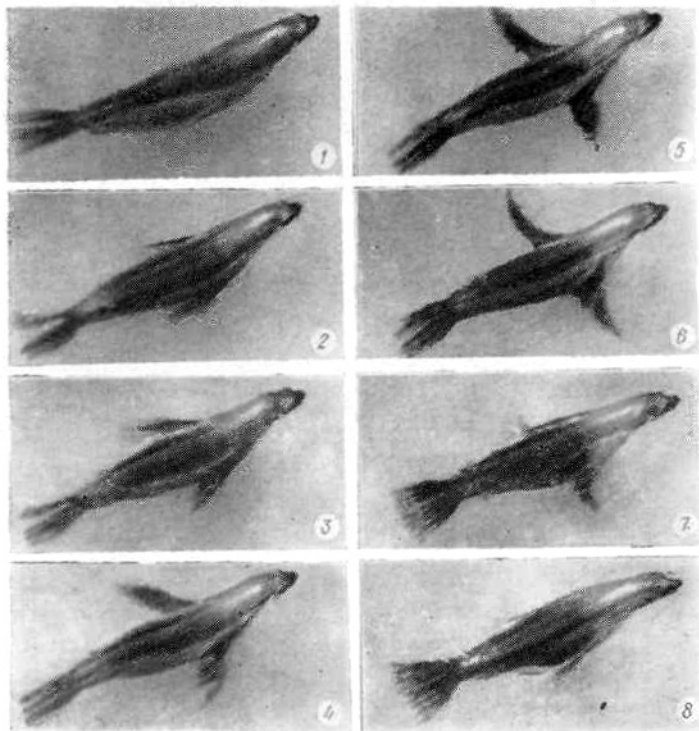


Рис. 18. Кинограмма последовательных положений передних лап северного морского котика при прямолинейном поступательном движении в воде

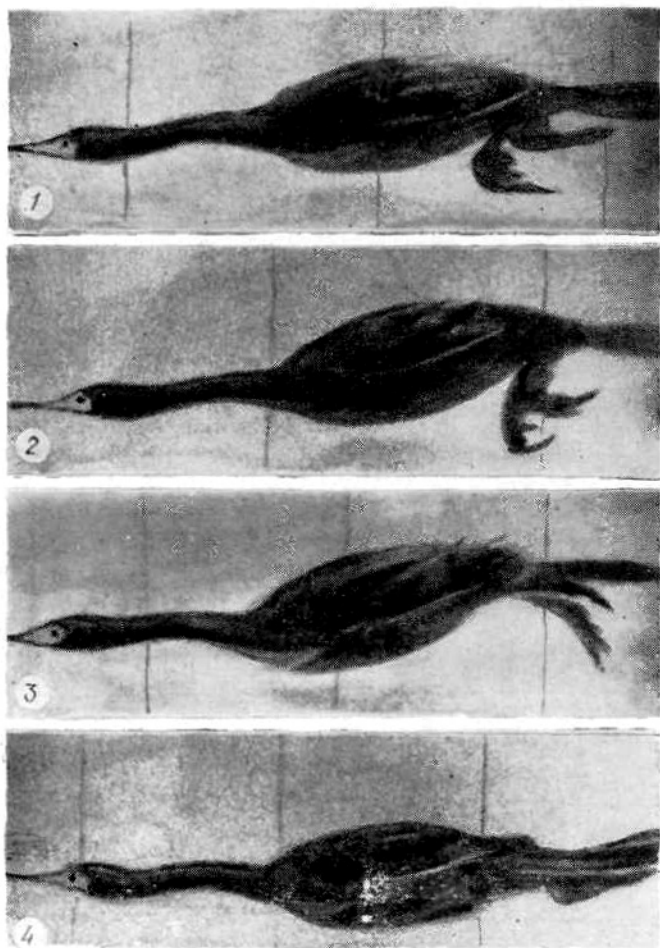


Рис. 19. Кинограмма последовательных положений ног краснолицего баклана при горизонтальном плавании в толще воды

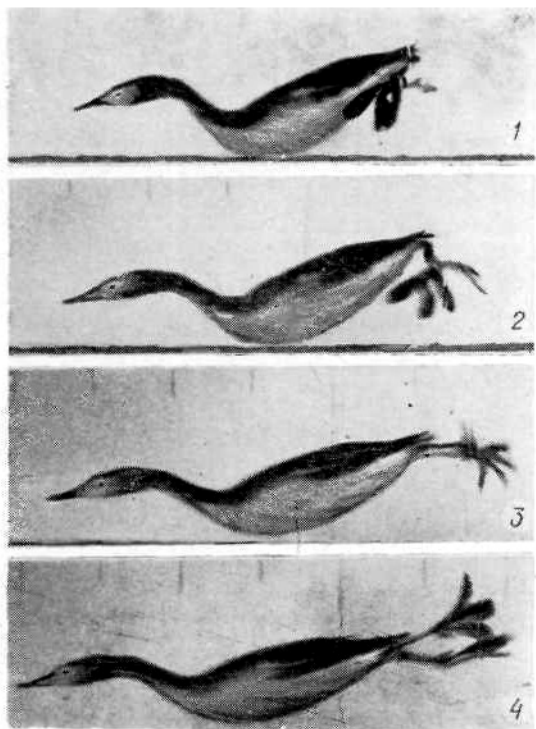


Рис. 20. Кинограмма последовательных положений ног хогги при прямолинейном плавании в толще воды



Рис. 21. Кинограмма последовательных положений крыльев толстоклювой кайры при прямолинейном плавании в толще воды

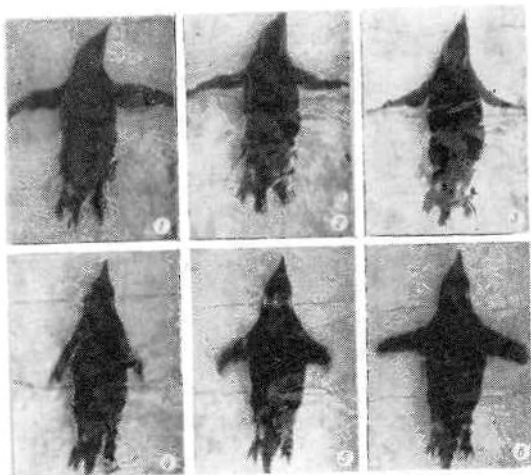


Рис. 22. Кинограмма последовательных положений крыльев золотоволового пингвина при прямой плавании в толще воды

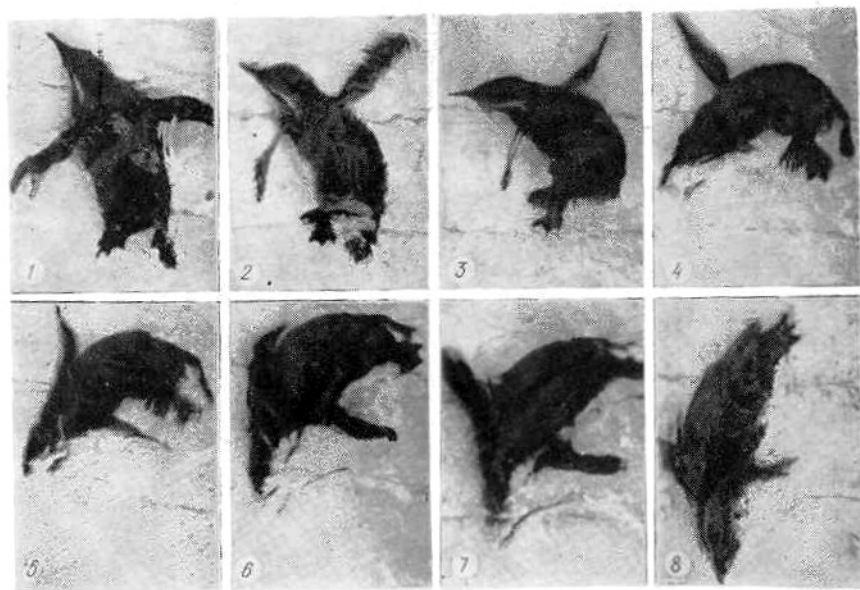


Рис. 25. Кинограмма поворота золотоволового пингвина в горизонтальной плоскости в толще воды. В момент, предшествующий повороту, скорость движения пингвина составляла около 1,5 м/с

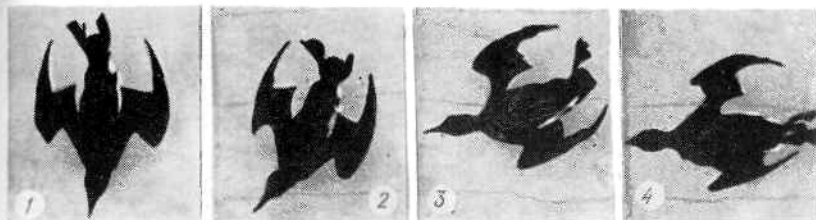


Рис. 26. Кинограмма поворота толстоклювой кайры на 90° в горизонтальной плоскости в толще воды. В момент, предшествующий повороту, скорость движения кайры составляла 1,1 м/с

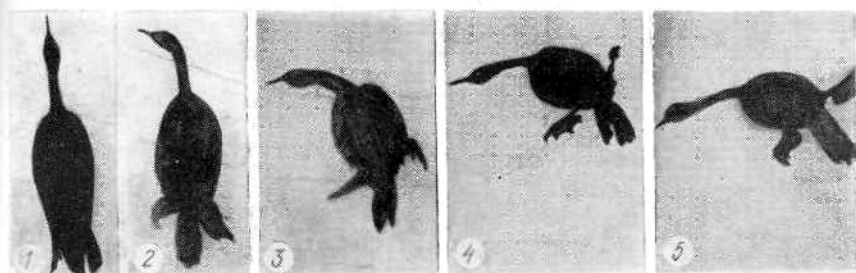


Рис. 27. Кинограмма поворота краснолицего баклана в горизонтальной плоскости в толще воды

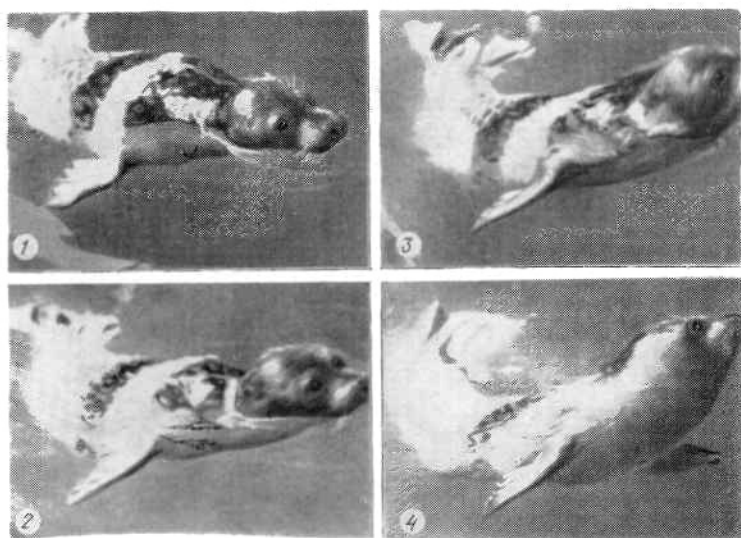


Рис. 28. Кинограмма начала поворота в горизонтальной плоскости каспийского тюленя

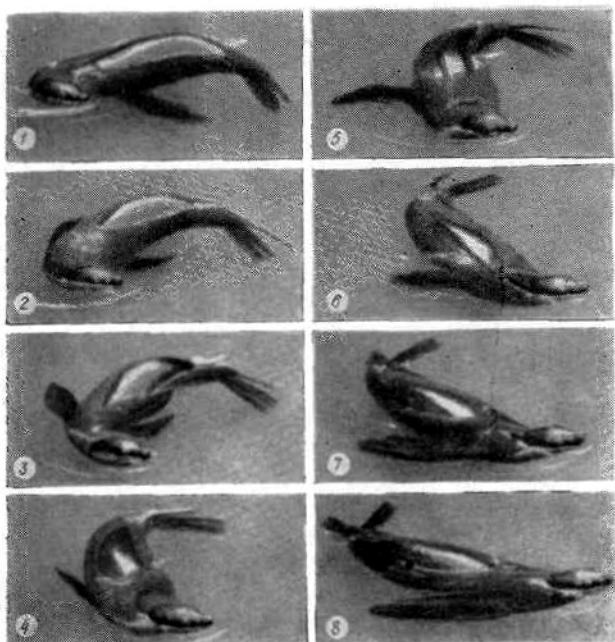


Рис. 29. Кинограмма поворота в горизонтальной плоскости северного морского котика.

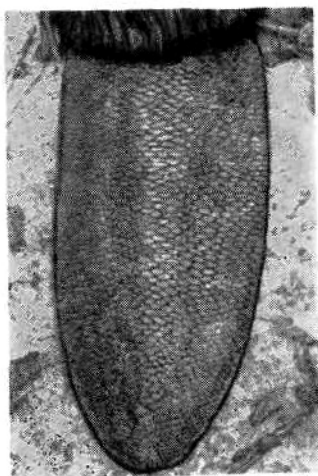


Рис. 30. Хвост бобра (вид сверху)



Рис. 46. Картина обтекания тела ондатры (а) и норки (б) при $V=0,1$ м/с. Стрелками указаны отдельные возмущения в пограничном слое



Рис. 47. Картина обтекания тела норки (а) при $V=0,4$ м/с и ондатры (б) при $V=0,6$ м/с. Прямыми стрелками показаны скатывающиеся вихри на теле норки, изогнутыми — направление вращения вихрей отрыва на теле ондатры

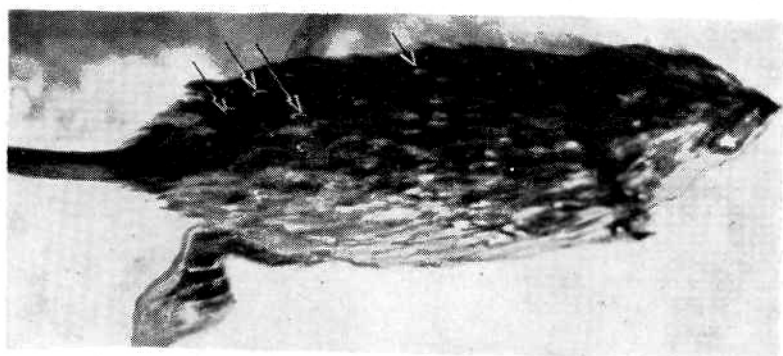


Рис. 48. Ондатра, плывущая под водой. Стрелками показаны пузырьки воздуха, выжимаемые потоком воды из подшерстка животного

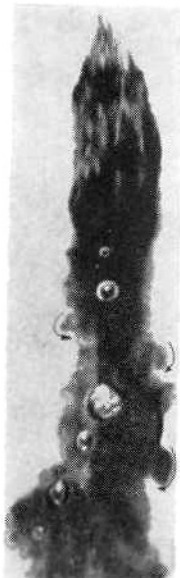


Рис. 49. Картина обтекания тела ондатры при $V=0,8$ м/с. Стрелками показано направление вращения оторвавшихся вихрей.



Рис. 50. Подопытный калан, отдыхающий на поверхности воды гидронала

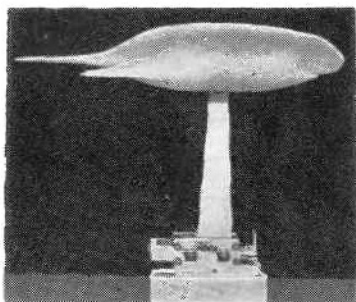


Рис. 51. Модель бобра на тензометрических весах

Рис. 54. Общий вид большой окрашенной модели (а), прикрепленной к консоли, и малой модели (б), обшитой шкурой ларги с волосами. Объяснения в тексте

