

УДК 598.2–599 : 591.17

## СРАВНЕНИЕ ОСОБЕННОСТЕЙ СТРОЕНИЯ И ЭФФЕКТИВНОСТИ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ КОПИАЛЬНОГО ДВИЖИТЕЛЯ У ВОДНЫХ ПТИЦ И ПОЛУВОДНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Ю. Е. Мордвинов

Институт биологии южных морей НАН Украины, пр. Нахимова, 2, Севастополь, 99011 Украина

Получено 8 октября 2000

**Сравнение особенностей строения и эффективности функционирования копиального движителя у водных птиц и полуводных млекопитающих.** Мордвинов Ю. Е. — На основании собранного морфологического и экспериментального материала по водной локомоции 16 видов птиц и 9 видов млекопитающих разной систематической и экоморфологической принадлежности в сравнительном плане проанализированы найденные индексы эффективности функционирования их копиального движителя ( $S_n\%S_m$ ;  $\sqrt{S_n}/L$ ;  $S_n/S$ ). Установлено, что индексы постепенно растут, начиная от видов, относящихся к аэронектоксеронной экоморфе, к видам нектоксеронной и ксеронектонной экоморф, т. е. по мере приспособления (адаптации) к водной среде.

Ключевые слова: индекс эффективности, экоморфа, аэронектоксерон, нектоксерон, ксеронектон, копиальный движитель.

**The Comparison of Peculiarities of the Construction and Efficacy of Function of the Copial Propulsor of Aquatic Birds and Semi-Aquatic Mammals.** Mordvinov Yu. E. — The indices of efficacy of the function of copial propulsor ( $S_n\%S_m$ ;  $\sqrt{S_n}/L$ ;  $S_n/S$ ) were analyzed on the basis of collected morphological and experimental materials of the water locomotion 16 species birds and 9 species mammals of different systematically and ecomorphologically. It has been established, that the indices increased off species of the aeronectoxeron ecomorph to species of the nectoxeron and xeronection ecomorph, or with increase communication with water medium.

Key words: index of efficacy, ecomorph, aeronectoxeron, nectoxeron, xeronection, copial propulsor.

### Введение

Степень специализации к водному образу жизни представителей разных классов высших позвоночных (рептилии, птицы, млекопитающие) далеко не одинакова, различны пути и длительность освоения новой среды, неодинаковы соответственно их морфологические особенности в целом и локомоторных органов в частности, оказывающие непосредственное влияние на гидродинамические качества животных и энергетику плавания. Смена жизненной среды приводит к существенным изменениям в строении движителя, механизмах локомоции и скорости движения, общей конструкции тела и др., причем у видов разной систематической и эколого-морфологической принадлежности эти преобразования в процессе адаптации к конкретной среде обитания происходят на конвергентной и параллельной основах. Появление и совершенствование того или иного локомоторного аппарата в первую очередь ориентировано на экономичность процесса движения. Это, несомненно, основное условие прогрессивной эволюции.

Одной из важнейших особенностей в организации громадного большинства нектоксеронных и ксеронектонных животных является наличие локомоторного аппарата, обеспечивающего передвижение в двух средах — на суше и в воде. Птицы кроме плавания и передвижения по твердому субстрату могут еще летать, причем летные качества у разных видов проявляются далеко не в одинаковой мере и зависят от степени адаптации к водной среде. Есть виды, полностью утратившие способность к полету (*Sphenisciformes*, вымерший *Hesperornis*, *Nannopterum harrisi*, *Alca impennis*, *Tachyeres brachypterus* и др.) и большую часть времени проводящие в воде.

Строение и функционирование движителей водной среды у разных птиц и млекопитающих до сих пор еще недостаточно изучено (Frank, Neu, 1929; Howell, 1930; Хлебович, 1934; Stolpe, 1932, 1935; Дементьев, 1940; Гладков, 1949; Veselovsky, 1952, 1955; Барабаш-Никифоров и др., 1961; Громов, 1963; Wilsson, 1966; Курочкин, 1967, 1971; А. С. Соколов, И. И. Соколов, 1970; Дежкин, Мариков, 1973; Алеев, 1976, 1986; Мордвинов, 1968, 1984 и др.), тем более очень мало работ посвящено

сравнительной оценке эффективности их действия у видов как внутри этих классов, так, особенно, между отдельными представителями данных систематических групп животных.

Цель настоящей работы заключалась в том, чтобы на основании собранного морфологического и экспериментального материала по водным птицам и полуводным млекопитающим, относящимся к разным экоморфам (аэронектоксерон, нектоксерон и ксеронектон) в сравнительном плане проанализировать механизмы функционирования копиального движителя и его эффективность у животных с разной степенью адаптации к жизни в водной среде.

### Материал и методы

Материал по птицам и млекопитающим собран автором в различных экспедициях. Исследовались следующие виды птиц: обыкновенная чайка (*Larus ridibundus* L.), черноголовая чайка (*Larus melanosephalus* Temm.), обыкновенный буревестник (*Puffinus puffinus* Brunn.), крякva (*Anas platyrhynchos* L.), ипатка (*Fratercula corniculata* Naum.), топорок (*Lunda cirrhata* Pall.), толстоклювая кайра (*Uria lomvia* L.), обыкновенная гага (*Somateria mollissima* L.), хохлатая чернеть (*Aythya fuligula* L.), красноголовый нырок (*Aythya ferina* L.), чернозобая гагара (*Gavia arctica* L.), лысуха (*Fulica atra* L.), серошекая поганка (*Podiceps griseigena* Bodd.), чомга (*Podiceps cristatus* L.), краснолицый баклан (*Phalacrocorax urile* Gm.), берингский баклан (*Phalacrocorax pelagicus* Pall.); млекопитающие — европейская норка (*Mustela lutreola* L.), ондатра (*Ondatra zibethica* L.), нутрия (*Myocastor coypus* Moll.), европейский бобр (*Castor fiber* L.), выхухоль (*Desmana moschata* L.), калан (*Enhydra lutris* L.), северный морской котик (*Callorhinus ursinus* L.), каспийский тюлень (*Pusa caspica* Gmel.), гренландский тюлень (*Pagophilus groenlandica* Erxl.).

Для сравнительного анализа механизмов локомоции животных как на поверхности, так и в толще воды, их движения снимали киноаппаратом КСР-1М на 35-миллиметровую киноплёнку. Для расчета эффективности работы копиального движителя определяли значения следующих морфологических показателей:  $L$  — длина животного по горизонтали от конца клюва (носа) до конца наибольшего пальца вытянутой назад задней конечности;  $S_n$  — площадь стопы в максимально расправленном положении (стопу накладывали на миллиметровую бумагу и обводили контуры);  $S_m$  — площадь наибольшего поперечного сечения тела животного (измеряли наибольшую высоту и ширину тела и, поскольку поперечное сечение близко к кругу, находили диаметр как полусумму высоты и ширины; по диаметру вычисляли площадь);  $S$  — площадь поверхности тела, соприкасающейся с водой, с учетом площади лап в собранном виде (определяли на мертвых животных, суммируя площади элементарных геометрических фигур, на которые условно разбивалась поверхность тела, соприкасающаяся с водой). На основании этих измерений найдены показатели эффективности работы копиального движителя у животных и дана их сравнительная оценка. Так, индекс гребной площади тазовых конечностей  $S_n/S_m$  рассчитывали по методу Н. К. Верещагина (1939) и Н. С. Гудковой-Аксеновой (1951). Поскольку длина и соответственно площадь поверхности тела, соприкасающейся с водой, у животных неодинаковы, нами найдены 2 других индекса.  $\sqrt{S_n}/L$  — относительная величина площади рабочей поверхности движителя и  $S_n/S$ . По этим трем показателям, учитывающим площадь поперечного сечения тела, его длину и общую площадь всей смоченной поверхности тела, а также площадь лап, можно судить об относительной эффективности копиального движителя.

### Результаты и обсуждение

Движители водной среды у млекопитающих делятся на 2 группы: ундуляционного (кимального) типа, когда локомоторная сила создается за счет волнообразных изгибаний тела в латеральном (*Phocidae*, отчасти *Odobenidae*) или дорсовентральном (все *Cetacea*, *Sirenia*, отчасти *Enhydra*, *Castor*, *Desmana* и др.) направлениях, и весельного (копиального) типа. Последний широко распространен у видов, в меньшей степени адаптированных к жизни в водной среде. Все птицы, включая и вымершие виды, обладают только копиальным типом движителя, однако у птиц, плавающих по поверхности воды и не ныряющих, он значительно менее совершенен, чем у ныряющих. В зависимости от использования крыльев или ног в качестве основного локомоторного органа в воде изменения в строении и функционировании конечностей у разных видов происходят по-разному. Подавляющее большинство птиц передвигается по поверхности и в толще воды с помощью тазовых конечностей, но механизм их действия у разных видов не одинаков, и это отразилось на морфологии ног в целом и на отдельных элементах в частности. У хороших ныряльщиков ноги отнесены далеко назад, чем обеспечивается хорошая манипуляция ими, в том числе более свободный вынос лап при гребке выше центра тяжести, создавая благоприятные условия для продуцирования значительной пропульсивной силы и заглубляющего момента с меньшими энерготратами. Эти птицы уже не могут свободно перемещаться по твердому субстрату без опоры на цевку, ходят с трудом, медленно и на небольшие расстояния (гагары, поганки, вымершие гесперорнисы).

Необходимо отметить, что копиальный тип движителя имеет меньший КПД по сравнению с кимальным, поскольку энергия работы мышц расходуется не только на активный гребок, но и на перенос конечности в исходное (стартовое) положение для последующего совершения гребка, при котором создается дополнительное сопротивление, снижающее скорость плавания. При кимальном движителе каждое колебание тела или отдельных его частей в той или иной плоскости ведет к созданию продвигающей силы; стадия холостого хода отсутствует.

По способу использования тазовых конечностей в качестве основного локомоторного органа водной среды птицы и млекопитающие делятся на 2 группы: к первой относятся представители, у которых лапы производят гребки непосредственно под корпусом в вертикальной плоскости (чайки, бакланы, змеешейки, норка, нутрия и др.); ко второй — животные, лапы у которых движутся в стороне от тела, т. е. гребки совершаются в горизонтальной плоскости (поганки, гагары, ныряющие утки, вымершие гесперорнисы, ондатра, бобр, калан и др.), что достигается за счет способности к ротации в голеностопном суставе, благодаря чему ноги при перемещении в исходное стартовое положение разворачиваются и движутся сбоку от тела при повернутой ребром вперед плюсне, значительно уменьшая площадь переноса и соответственно снижая встречаемое сопротивление. Механизм плавания у представителей первой группы энергетически менее выгоден, чем у второй, поскольку при такой работе ног создается побочный продольный вертикальный вращающий момент, стремящийся развернуть животное головой вниз, для ликвидации которого затрачивается дополнительная энергия. Уравновешивается этот момент с помощью хвоста или хорошо подвижной шеи, использующихся в качестве вертикального руля, что, в свою очередь, ведет к снижению скорости плавания. Млекопитающие и птицы для этой цели используют также передние конечности в качестве балансиров. Некоторые виды, такие, как бобр, выдра, калан, при сравнительно высоких скоростях плавания используют более совершенный способ локомоции — ундуляционный. В этом случае ноги вытягиваются вдоль продольной оси тела, лапы ставятся горизонтально и вместе с хвостом и телом совершают колебательные движения в вертикальной плоскости. Более совершенный (кимальный) тип движителя в процессе эволюции приобрели типичные представители ксеронектона — настоящие тюлени (сем. Phocidae, отр. Pinnipedia) и эунектона (отр. Cetacea) (Алеев, 1976; Мордвинов, 1984). Все Phocidae перемещаются в воде с помощью поочередных движений задними лапами и ундуляцией тела в латеральном направлении, в то время как все Cetacea совершают колебания тела и хвостового плавника в дорсовентральной плоскости. Такой механизм локомоции значительно эффективнее по сравнению с копиальным.

В таблице 1 приведены индексы эффективности работы копиального движителя птиц и млекопитающих с разной степенью адаптации к обитанию в водной среде. Следует отметить, что по мере увеличения степени адаптации индексы растут, т. е. происходит относительное увеличение площади гребной поверхности лап за счет плавательных перепонок между фалангами пальцев, причем как у птиц, так и у млекопитающих. У одних видов (крачки, чайки, утки, гагары и др.) только 3 пальца соединены перепонкой, причем у крачек она глубоко вырезана, у других (бакланы, змеешейки и др.) — 4. У поганок каждая фаланга снабжена плавательной лопастью и пальцы между собой не соединены, а у лысух лопасти имеют вид округлых фестонов на пальцах. Из млекопитающих у норки плавательные перепонки выражены слабо и увеличение гребной поверхности достигается за счет окаймления лап жесткой бахромой из волос.

Наименьшие значения индексов у птиц, плавающих по поверхности воды и не ныряющих (*Larus*, *Puffinus*, *Anas*), затем идет группа редко ныряющих на небольшие глубины и мало времени проводящих под водой. Замыкают таблицу виды с наивысшими значениями индексов (поганки, бакланы), глубоко ныряющие, проводящие много времени под водой и плавающие с высокими скоростями. В такой же последовательности располагаются и млекопитающие. Ластоногие — типичные ксеронектеры — по всем трем индексам значительно пре-

Таблица 1. Индексы эффективности работы копиального движителя водных птиц и полуводных млекопитающих

Table 1. The indices of efficacy of the function of copial propulsor of aquatic birds and semi-aquatic mammals

Вид	L, см	$S_n\%S_m$	$\sqrt{S_n}/L$	$S_n/S$
Птицы				
<i>Larus melanocephalus</i>	38,0	15,0	0,08	0,015
<i>Larus ridibundus</i>	37,0	18,0	0,09	0,019
<i>Puffinus puffinus</i>	55,5	18,0	0,09	0,018
<i>Anas platyrhynchos</i>	47,0	22,0	0,09	0,020
<i>Fratercula corniculata</i>	33,0	25,4	0,10	0,023
<i>Lunda cirrhata</i>	39,0	25,3	0,10	0,023
<i>Uria lomvia</i>	48,0	25,6	0,10	0,023
<i>Somateria mollissima</i>	63,0	31,0	0,11	0,031
<i>Aythya fuligula</i>	42,0	32,0	0,11	0,033
<i>Aythya ferina</i>	47,0	35,0	0,11	0,034
<i>Gavia arctica</i>	65,5	36,0	0,11	0,038
<i>Fulica atra</i>	51,0	40,0	0,11	0,040
<i>Podiceps griseigena</i>	40,0	41,0	0,11	0,040
<i>Podiceps cristatus</i>	48,0	42,0	0,11	0,041
<i>Phalacrocorax urile</i>	68,0	42,0	0,11	0,043
<i>Phalacrocorax pelagicus</i>	62,0	44,0	0,11	0,044
Млекопитающие				
<i>Mustela lutreola</i>	52,0	17,0	0,058	0,007
<i>Ondatra zibetica</i>	51,0	18,1	0,063	0,010
<i>Myocastor coypus</i>	84,0	18,8	0,075	0,013
<i>Castor fiber</i>	105,0	20,0	0,080	0,016
<i>Desmana moschata</i>	35,0	21,3	0,083	0,018
<i>Enhydra lutris</i>	134,0	39,0	0,110	0,023
<i>Callorhinus ursinus</i>	143,0	37,1	0,152	0,038
<i>Pusa caspica</i>	133,0	44,0	0,131	0,044
<i>Pagophilus groenlandica</i>	166,0	45,0	0,133	0,045

восходят все нектоксеронные виды, причем по индексу  $S_n\%S_m$  и по  $S_n/S$  каспийский и гренландский тюлени стоят выше северного морского котика, несколько уступая последнему по  $\sqrt{S_n}/L$ . Главным критерием функциональной оценки копиального движителя обычно считают силу сопротивления движителя и объем обрабатываемой воды. Оба показателя и КПД взаимосвязаны через нагрузку. Чем больше скорость плавания животного и площадь его движителя, тем (при прочих равных условиях) меньше значения показателя нагрузки, а, следовательно, больше КПД. Однако это имеет место до определенных пределов, так как чрезмерное увеличение площади движителя из-за повышения потерь на трение приводит к снижению КПД. Эта энергетическая целесообразность лежит в основе формирования предельных значений площадей гребных поверхностей ног. Поэтому, как видно из таблицы 1, и у ластоногих и у высокоадаптированных к плаванию видов птиц (поганки, бакланы) гребная поверхность ног не превышает половины площади миделя тела (0,42–0,45) и составляет 0,041–0,045 площади поверхности тела, соприкасающейся с водой.

## Выводы

Таким образом, исследования передвижения птиц и млекопитающих с разной степенью адаптации к водной среде показали, что у филогенетически и систематически разных видов животных в процессе эволюции на конвергентной основе выработались и постепенно совершенствовались сходные изменения в особенностях строения и функционирования копиального движителя, адекватные или неадекватные по эффективности. В зависимости от степени адаптации к водной среде, т. е. от принадлежности животных к аэронектоксеронной, нектоксеронной или ксеронектонной экоморфе, эффективность работы копиального движителя постепенно растет, что отражается на скорости плавания, величине встречаемого гидродинамического сопротивления и, в конечном итоге, на энерготратах организма.

- Алеев Ю. Г. Нектон. — Киев : Наук. думка, 1976. — 392 с.
- Алеев Ю. Г. Экоморфология. — Киев : Наук. думка, 1986. — 424 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.
- Верещагин Н. К. К вопросу об экологических нишах и морфологических адаптациях : Бюл. Моск. об-ва испытат. природы. Отд. биол. — 1939. — 48, № 1. — С. 43–52.
- Гладков Н. А. Биологические основы полета птиц : Бюл. Моск. об-ва испытат. природы. Отд. зоол. — 1949. — 248 с.
- Громов И. М. и др. Млекопитающие фауны СССР. — М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1963. — Ч. 1. — 460 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.
- Дементьев Г. П. Руководство по зоологии. Т. 6. Позвоночные. Птицы. — М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1940. — 856 с.
- Дежкин В. В., Мараков С. В. Каланы возвращаются на берег. 2-е изд. — М. : Мысль, 1973. — 278 с.
- Курочкин Е. Н. Гидродинамические особенности разрезной перепонки поганки : Бюл. Моск. об-ва испытат. природы. Отд. биол. — 1967. — 72, вып. 3. — С. 128–129.
- Курочкин Е. Н. Адаптивные особенности строения и локомоция водных птиц // Итоги науки. Сер. биол. зоол. позвоночных. / ВИНТИ. — М., 1971. — С. 94–135.
- Мордвинов Ю. Е. Наблюдения над локомоцией некоторых ластоногих (Pinnipedia) // Зоол. журн. — 1968. — 47, вып. 9. — С. 1394–1402.
- Мордвинов Ю. Е. Функциональная морфология плавания птиц и полуводных млекопитающих. — Киев : Наук. думка, 1984. — 168 с.
- Соколов А. С., Соколов И. И. Некоторые особенности органов движения речной выдры и калана в связи с образом жизни : Бюл. Моск. об-ва испытат. природы. Отд. биол. — 1970. — 75, № 5. — С. 5–17.
- Хлебович В. К. Бобры. — Воронеж : Коммуна, 1934. — 112 с.
- Frank H. R., Neu W. Die Schwimmbewegungen der Tauchvigel (Podiceps) // Z. vergl. Physiol. — 1929. — 10, N 1. — S. 410–418.
- Howell A. B. Aquatic Mammals. Their adaptation to life in the water. V. 1 — 2. Springfield. — Baltimore : Thomas, 1930. — 338 p.
- Stolpe M. Physiologisch-Anatomische Untersuchungen uber die hintere Extremitat der Vogel // J. Ornithol. — 1932. — 80. — S. 161–247.
- Veselovsky Z. Die Schwimmbewegungen der Tauchenten (Catt. Aythya) // Vestn. Cs. splecnosti Zool. Roc. — 1952. — 16, N 3–4. — S. 354–376.
- Veselovsky Z. Plavana potaneni nasich kachen // Vesmir. — 1955. — 34, N 1. — P. 5–8.
- Wilsson L. Biber Leben und Verhalten. — Wiesbaden : Brockhaus, 1966. — 204 S.