

В.Н. Колескин, В.В. Колескин

Математическое моделирование в биомеханике плавания рыб

Рассмотрен биомеханический подход к биологии рыб, сопоставлены характеристики поведения рыб с типом их плавания и образом жизни. Раскрыта роль биомеханики в решении фундаментальных проблем биологии.

Ключевые слова: бросковое плавание, крейсерское плавание, маневренное плавание, локомоторная волна, ундуляционное движение, осцилляторное движение, пропульсивный элемент, каудальное отклонение, присоединенная масса, хвостовой стебель, эндотермия, циркуляция, функционально-морфологическая плоскостная модель.

V.N. Kolioskin, V.V. Kolioskin

Mathematical Modeling in Biomechanics of Fish Swimming

The biomechanical approach to fish Biology is considered, characteristics of fish behaviour are compared with their type of swimming and a way of life. The biomechanics role in the solution of fundamental problems of Biology is revealed.

Key words: burst swimming, cruiser swimming, maneuverable swimming, a locomotor wave, undulation movement, oscillation movement, an propulsive element, a caudal deviation, the attached weight, caudal peduncle, endothermy, circulation, a functional and morphological plane model.

Движение рыб в водной среде изучается биомеханикой, которая возникла на стыке биологической и физической областей знаний. Следовательно, для изучения движения рыб необходимо раскрыть механическую и биологическую природу этих процессов.

Попытки объяснить движение рыб предпринимались в Индии еще 2500 лет назад. В Европе до конца XIX в. были приняты гипотезы Аристотеля, который полагал, что рыбы отталкиваются от воды с помощью двух пар плавников или четырех изгибов тела, или и того, и другого вместе. Актуальность взглядов Аристотеля сегодня объясняется тем, что плавание рыб представляет сложную проблему, требующую многочисленных наблюдений и их анализ.

Развитие эксперимента и теоретические достижения гидродинамики в конце XIX в. стимулировали изучение сил, действующих при плавании рыб. Как и перемещение любого твердого тела, движение рыбы представляет собой результат действия сил, способствующих этому движению, и сил, препятствующих ему. В данном случае движущей силой является сила тяги, возникающая при плавательных движениях, а препятствующей силой – сопротивление воды.

$$\vec{F}_{\text{тяги}} + \vec{F}_{\text{сопр}} = m\vec{a}$$

К 30-м годам американец Ч. Бредер и англичанин Дж. Грей описали кинематику плавания – совокупность движений, из которых складывается процесс плавания.

К 60-м годам Дж. Грей, Р. Бейнбридж и Дж. Бретт внесли вклад в изучение энергетики плавания – взаимодействия сил и энергии при поступательном движении. Количественные закономерности, установленные Дж. Лайтхиллом, Т. Ву и Д. Вейсом позволяют объяснить, как рыба создает тягу и как можно вычислить ее величину, как форма рыбы влияет на эту тягу и на преодоление сопротивления воды. В конце прошлого века начали понимать, какое значение имеет форма рыбы для способов плавания и образа ее жизни.

Создание движущей силы и преодоление гидродинамического сопротивления делает рыб, обладающих продолговатой формой тела, более приспособленными для броскового плавания, а обладающих иной формой тела – для крейсерского или маневренного плавания [4]. Это три основных типа плавания рыб. У некоторых рыб форма тела приспособлена к какому-то одному из них. Например, тело щуки подходит для броскового плавания, она не может быстро маневрировать и крейсировать.

Многие виды рыб не обладают специфическими приспособлениями – это «генералисты», строение их тела дает им возможность с одинаковым успехом использовать все три типа плавания. Так, окунь может находиться в крейсерском плавании, способен к маневрированию и броскам, однако он не столь искусен в бросках, как щука, плавает не так быстро, как тунец, а его маневренность хуже, чем у морского ангела. Поведение рыб зависит от их способности к плаванию, следовательно, необходимо сопоставить форму рыбы с ее образом жизни.

Волнообразные и колебательные движения

В основе движущих (локомоторных) функций лежат единые принципы. Знание этих принципов позволяет разделить рыб на несколько групп в соответствии с типом плавания. Первый принцип состоит в различии между волнообразным (ундуляционным) и колебательным (осцилляторным) движениями. При волнообразном движении локомоторная волна проходит вдоль пропульсора – структуры (участка тела с группой мышц), порождающей движущую силу. Волнообразное движение создается структурами двух типов:

- 1) телом и хвостовым плавником, действующими как единое целое;
- 2) плавниками, соединенными с телом.

Движение обеспечивается волнообразным движением тела и хвостового плавника.

При колебательном движении часть тела, которая создает тягу, двигается вперед и назад благодаря вращению своего основания, а волнообразное движение при этом отсутствует. Колебательное движение, как правило, обеспечивается плавниками, соединенными с телом посредством коротких оснований. В основе поступательного движения, вызванного движением плавников, могут лежать два различных физических закона. Вообще, колебательные движения плавников, не сопровождаемые движениями тела, используются при медленном плавании, когда требуется точное маневрирование (при добывании пищи или спасении от опасности). Более быстрое передвижение требует большей силы, и в этом случае в дело вводится скелетная мускулатура – крупные массы мышечной ткани, расположенные по бокам тела, которые обеспечивают большое ускорение и высокую скорость плавания. Более других изучены совместные волнообразные движения тела и хвостового плавника. Когда тело рыбы волнообразно изгибается, по нему от головы к хвосту проходит одна или больше полуволн со скоростью, превышающей скорость движения рыбы относительно воды. При прохождении волны по телу пропульсивный элемент (создающий тягу небольшой сегмент тела) сообщает ускорение прилегающей массе воды. Мускульная сила рыбы воздействует на воду, а равная ей противоположная сила, сила реакции, действует на пропульсивный элемент (III закон Ньютона). С другой стороны,

$$F = m a,$$

где F – сила реакции, перпендикулярная пропульсивному элементу, a – ускорение воды, m – масса воды, получившая это ускорение.

Сила, действующая на пропульсивный элемент тела, имеет две составляющие (см. рис. 1). Рассмотрим движение рыбы по прямой.

$$\vec{F} = \vec{F}_I + \vec{F}_{II},$$

где \vec{F}_I – перпендикулярна направлению движения – боковая сила; \vec{F}_{II} – параллельна направлению движения рыбы – это продольная сила.

Когда рыба плавает, делая поворот, ее движение обусловлено только продольной силой – \vec{F}_{II} .

Возникновение тяги

Продольная сила, создаваемая пропульсивными элементами тела, находящимися ближе к хвостовой части, больше силы, создаваемой элементами, расположенными у головы. Причина этого – каудальное отклонение околохвостовых сегментов тела по сравнению с окологоловными сегментами. Чтобы понять, что такое каудальное отклонение, представим себе линию, проведенную вдоль оси пропульсивного элемента, то есть вдоль срединной линии тела рыбы (см. рис.1). Когда локомоторная волна проходит по телу, линия, соответствующая оси элемента, изгибается таким образом, что сторона, которой рыба отталкивается от воды, оказывается обращенной к хвосту. Теперь представим другую линию, перпендикулярную первой. Эта линия представляет собой силу реакции, действующую на каждый элемент и направленную к голове. При прохождении локомоторной волны околохвостовые элементы сильнее изгибаются назад, чем около головные. В результате сила реакции на заднем конце тела имеет направление, более близкое к главному направлению движения рыбы, и сила действия воды на пропульсивные элементы в основном парал-

лельна движению рыбы.

Вторая причина того, что для поступательного движения важнее околохвостовые элементы, состоит в следующем. Во время прохождения локомоторной волны задняя часть тела, изгибаясь, перемещается на большее расстояние, чем передняя. Поэтому скорость движения околохвостовых элементов больше, и они сообщают воде большее ускорение, чем элементы передней части тела рыбы.

Способ возникновения тяги в результате движений пропульсивных элементов при прохождении локомоторной волны по телу и хвостовому плавнику в значительной мере обуславливает форму тела, наиболее соответствующую потребностям данного вида рыб. Плавание, основанное на движении тела и хвостового плавника, можно разделить на прерывистое и непрерывное. Прерывистое плавание характеризуется быстрым стартом и крутыми поворотами, а движения, создающие тягу, короткие и с большей амплитудой. Эти движения длятся несколько десятков миллисекунд, и хвост рыбы проходит расстояние, равное половине длины ее тела.

Непрерывным плаванием называют всякое продвижение с циклически повторяющимися плавательными движениями. У рыб, которым свойственны внезапные ускорения, форма тела иная, чем у рыб, которые преодолевают огромные расстояния, плывя с постоянной скоростью.

Прерывистое плавание

Наиболее важным элементом механизма, с помощью которого возникает движение вперед, является силуэт рыбы в профиль. Пропульсивный элемент тела при своем движении сообщает ускорение какой-то массе воды, которую обозначают как добавочную, или присоединенную, массу. По величине она равна массе воды, содержащейся в цилиндре с диаметром, равным высоте пропульсивного элемента (то есть с малой длиной).

Отсюда следует, что рыбы, использующие при плавании движение тела и хвостового плавника, создают тем большую тягу, чем большую высоту имеет пропульсивный элемент; в результате максимальную тягу создают рыбы, обладающие высоким силуэтом. При непрерывном плавании действие одного элемента существенно влияет на действие другого элемента, от этого взаимодействия элементов и зависит, какой силуэт будет обеспечивать наибольшую эффективность движения. При прерывистом плавании взаимодействие между элементами сведено до минимума, и усиление тяги определяется высоким силуэтом рыбы.

У таких рыб, как камбала и бычок-подкаменщик, очень высокое тело и срединный плавник, для них чаще всего характерно прерывистое плавание.

Эффективность движения, обусловленная определенной формой тела, зависит не только от силы тяги, но и от равновесия между ней и гидродинамическим сопротивлением:

$$\vec{F}_{\text{тяги}} \cong \vec{F}_{\text{con}}$$

Для прерывистого плавания характерно большое ускорение (\vec{a}), и \vec{F}_{con} возникает в основном из-за инерции ($\vec{F}_{\text{con}} \approx \vec{U}$). Ее можно свести к минимуму путем уменьшения, насколько это возможно, немышечной массы тела. У рыб, которым свойственно прерывистое плавание, скелетная мускулатура может составлять 60% массы тела [1].

«Специалист» в бросковом плавании – щука. Форма ее тела обеспечивает малое гидродинамическое сопротивление. Мышцы составляют 55–60% массы тела. Однако щука не обладает формой тела, оптимальной для прерывистого плавания, силуэт у нее высокий только в хвостовой части тела, а ближе к голове он низкий. Максимальная тяга при внезапном броске достигается при высоком силуэте всего тела, а низкий силуэт головной части щуки должен мешать ей при ловле мелкой рыбы. Было установлено, что рыбы, являющиеся жертвами хищников, слабее реагировали на щуку, чем на других хищников: в 70–80% случаев щука хватала рыбу еще до того, как жертва проявляла реакцию бегства. Мелкие рыбы были более расторопны при спасении от других хищников – только 80% случаев нападения окуней были успешными.

Различие в порогах реакции у рыб-жертв по отношению к хищнику связано в основном с формой поперечного сечения его тела, на которую реагируют жертвы, когда хищник на них нападает. Поперечное сечение судака, окуня приближается к вытянутому по вертикали эллипсу, а рыбы-жертвы очень чувствительны к такой форме. У щуки же поперечное сечение головной части ближе к кругу, поскольку ее спинные плавники расположены ближе к хвосту. Таким образом, требование оптимальной формы, отвечающей локомоторной, у щуки отчасти отстывает в связи с реакцией ее жертв [1].

У рыб, приспособленных к непрерывному плаванию, взаимодействие между их телом и окружающей средой совершенно по-иному повлияло на оптимальную для них форму тела и плавников, чем у щуки. При крейсерском и спринтерском плавании движения, создающие тягу, повторяются циклически. Из-за этих повторяющихся движений непрерывное плавание можно рассматривать как периодическое проталкивание. При крейсерском движении в определенном направлении с достаточно высокой постоянной скоростью (тунцы, макрели и т. д.) и спринтерском движении с ускорением на короткие дистанции (многие речные рыбы) амплитуда ударов хвоста меньше, чем при прерывистом плавании. Хвост редко перемещается на расстояние, превышающее 20% длины тела, что делает возможным прохождение по телу большего числа локомоторных волн. При поступательном движении на воду, которой сообщено ускорение одним пропульсивным элементом, влияет также элемент, расположенный за ним. Скорость движения задних частей тела больше, чем передних, и, чем ближе к хвосту, тем больше каудальное отклонение пропульсивных элементов. Поэтому каждый задний элемент увеличивает ускорение, сообщенное воде расположенным впереди элементом. При периодическом поступательном движении происходит взаимодействие пропульсивных элементов, и последний хвостовой элемент определяет «чистое» ускорение, сообщаемое воде. У большинства рыб движение задней кромки определяет также величину конечной присоединенной массы. Таким образом, задней кромке хвоста принадлежит наиболее важная роль в создании тяги. Это значит, что кончик хвоста должен быть как можно шире в вертикальном направлении. В связи с большим значением задних пропульсивных элементов при непрерывном плавании может создаться впечатление, что оптимальная форма тела у рыб, проводящих большую часть времени в крейсерском плавании, должна включать высокий силуэт задней части тела – похожий на силуэт задней части тела щуки. Однако по ряду причин этого не происходит. Можно показать, что оптимальная форма тела для периодического плавания предполагает утончение тела перед хвостом с образованием узкой хвостовой части (стебля), к которой прикреплен хвост. Эта особенность характерна для рыб, проводящих большую часть жизни в крейсерском плавании.

Тонкий хвостовой стебель

Одно из его преимуществ связано с боковой силой – той составляющей силы реакции F_1 , которая не участвует в движении вперед, а разворачивает рыбу. Боковая сила (\vec{F}_1) стремится вызвать боковое отклонение передней части тела рыбы или ее колебательные движения (рис. 1). При периодическом плавании из-за боковой силы расходуется большое количество энергии. Если бы все пропульсивные элементы были одинаковой высоты, боковая сила (\vec{F}_1) была бы максимальной у задних элементов тела. С уменьшением высоты тела перед хвостом величина боковой силы уменьшается.

Увеличение массы головной части тела по II закону Ньютона тоже влечет за собой подавление боковых колебательных движений. Сопротивление передней части тела действию боковой силы увеличивается также с помощью плавника, расположенного на верхней поверхности тела; отсюда становится понятным присутствие передних срединных плавников.

Тонкий стебель помогает снизить гидродинамическое сопротивление. Оно зависит от степени возмущения среды (число Рейнольдса – Re). Наибольшая степень возмущения находится в пограничном слое [2]. Сопротивление воды, обусловленное ее вязкостью (η), пропорционально площади поверхности (S) и квадрату ее скорости (\vec{V}):

$$F \cong \eta S v^2$$

Продвижение, вызванное изгибанием тела, увеличивает сопротивление воды, поскольку при движении пропульсивных элементов увеличивается их скорость относительно окружающей жидкости. Кроме того, движения рыбы изменяют локальный характер течения и увеличивают возмущение воды, что ведет к возрастанию силы трения.

Уменьшение сопротивления воды

В результате перечисленных выше сил хвостовая часть гибкого объекта (рыбы) испытывает сопротивление на порядок больше, чем сопротивление движению неизгибающегося объекта. Общее же сопротивление, испытываемое телом рыбы при ее движении, в среднем в 2–4 раза больше, чем в случае неизгибающегося тела. Сопротивление воды уменьшается при уменьшении площади движущегося тела. Это уменьшение особенно велико, если площадь тела уменьшается непосредственно перед хвостом, поскольку

именно в этом месте возникает сопротивление движению тела [4]. Вот почему и нужен тонкий хвостовой стебель. Узкая хвостовая часть делает возможной меньшую подвижность передней части тела и способствует созданию обтекаемой веретенообразной формы тела, что также уменьшает сопротивление воды.

Теперь можно представить себе оптимальную форму тела рыб, использующих непрерывное плавание. Эта форма представляет собой жесткое тело, к которому с помощью тонкого хвостового стебля прикреплен высокий узкий хвост. Само тело имеет веретенообразную форму: наибольшая высота находится в области между третьей и половиной расстояния от головы до хвоста, и оно постепенно сужается к хвосту. Форма тела тунца в наибольшей степени приближается к оптимальной для непрерывного плавания (рис. 4).

Среди рыб, образ жизни которых связан с крейсерским плаванием, существуют отклонения от оптимальной для этого типа плавания формы тела. Наиболее заметны они у акул. Эти различия в форме тела обусловлены разницей в характере плавания. Плавательные движения, типичные для акул, больше похожи на движение угрей (рис. 2), чем тунцов. Однако тело акулы по форме ближе к веретенообразному, чем тело угря. Но у угря отсутствуют хорошо развитые срединные плавники, тогда как у акулы их несколько и они довольно велики. У акул есть большой срединный плавник и чуть меньший по размеру задний. Спинные плавники разделены значительными промежутками. При свойственных акуле плавательных движениях промежутки между срединными плавниками имеют большое значение с точки зрения механики. Это связано с тем, что плавник с острым задним краем создает позади себя струю. Более того, из-за периодических движений при непрерывном плавании эта струя приобретает синусоидальный характер.

Плавники акулы

Движение всех пропульсивных элементов и тела рыбы целиком (угорь, форель и др.) можно описать уравнениями гармонических колебаний.

Рассмотрим струю, создаваемую плавником акулы, при условии, что он имеет ту же скорость, что и рыба, и направление его движения совпадает с направлением ее движения. В этом случае струя будет направлена к хвосту. Скорость струи по отношению к рыбе будет равна скорости рыбы. Локомоторная волна также движется по направлению к хвосту рыбы, однако скорость этой волны больше, чем скорость движения рыбы. Поскольку локомоторная волна движется быстрее, чем струя, создаваемая плавником, существует разность фаз между синусоидами, характеризующими эти движения. Возникают два гармонических колебания одинакового направления, мало отличающихся по частоте. Результирующие колебания при этих условиях можно рассматривать как гармоническое колебание с пульсирующей амплитудой:

$$x_1 = a_1 \cos \omega_1 t, \quad x_2 = a_2 \cos \omega_2 t,$$

$$x = x_1 + x_2 = \left(2a \cos \frac{\Delta\omega}{2} t \right) \cdot \cos \omega t,$$

где ω_1, ω_2 – частота колебаний; $\omega_2 = \omega_1 + \Delta\omega$, причем $\Delta\omega \ll \omega_1$. Амплитуды a_1 и a_2 приблизительно одинаковые [4].

Результирующая амплитуда (множитель $2a \cos \frac{\Delta\omega}{2} t$) влияет и на фазу колебаний. Это проявляется в том, что отклонение соответствующих соседних максимумов (пропульсивных элементов) имеют противоположные знаки.

Если рыба плавает с постоянной скоростью, разность фаз будет постоянной в любой точке течения сзади ее плавника. Из этого следует, что в таком случае будет действовать постоянная толкающая сила.

Рассмотрим второй плавник, находящийся ближе к хвосту, чем первый. Если возле него разность фаз между локомоторной волной и струей, создаваемой первым плавником, «правильная», то всякий раз, когда второй плавник начинает двигаться наружу, струя начинает двигаться внутрь. В таком случае сила толчка, возникающая в результате движения второго плавника, значительно увеличивается. Это можно сравнить с следующей ситуацией: человек толкает вращающуюся дверь в тот самый момент, когда ее открывают с другой стороны (знаки моментов сил противоположны).

Оказывается, минимальная разность фаз, необходимая для описанного усиления тяги, равна 90° . Из

экспериментов с акулами (Р. Кейс, П. У. Уэбб) установлено, что для их плавания взаимодействие переднего и заднего плавников ведет к усилению тяги [4].

Одна из причин того, почему в основе плавания акул лежит механизм усиления тяги, а не форма тела, как у тунца, связана со строением скелета акулы. У акул не костный, а хрящевой скелет. Хрящевые элементы не могут выдерживать таких изгибов тела, какие выдерживает костный скелет. Это одна из причин, почему акулы не могут плавать так же быстро, как тунцы.

Морфофункциональные различия между акулами и тунцами отражают глубокие экологические различия между этими двумя группами рыб. Как утверждает Дж. Катчелл, тунцы расходуют много энергии, плавая с большой скоростью и преодолевая большие расстояния. Эта возможность обеспечивается эндотермией – внутренней регуляцией температуры тела. В свою очередь, продолжительное плавание и эндотермия требуют постоянного пополнения энергии за счет пищи; вот почему тунцы носятся по океану в постоянных поисках пищи.

Акулы: накопление энергии

Акулы тратят энергию очень экономно. Энергия на непосредственное движение практически не расходуется.

Так, энергия двух пропульсивных элементов [4]:

$$E_a + E_b = (2mA^2\omega_{cp}^2) = E.$$

Разность энергий:

$$E_a - E_b = E(\cos^2 \omega t - \sin^2 \omega t) = 2E \cos^2 \omega t = 2E \cos(\omega_1 - \omega_2).$$

Отсюда следует:

$$E_a = \frac{1}{2} E [1 + \cos(\omega_1 - \omega_2)t], \quad E_b = \frac{1}{2} E [1 - \cos(\omega_1 - \omega_2)t].$$

Следовательно, полная энергия соседних пропульсивных элементов остается постоянной и переходит от одного элемента к другому с частотой биений. Это подтверждается и биологией акул. Эндотермия встречается у акул очень редко. В то же время уровень обмена у них очень низкий в сравнении с большинством других рыб. Часто акулы останавливаются и отдыхают на дне. Их низкие энергетические возможности позволяют им пассивно дожидаться случайной добычи и пользоваться разнообразными источниками пищи. Два различных пути накопления и расходования энергии – по типу тунцов и по типу акул – определяют строение и поведение животных во всем животном царстве.

Плавание, основанное на волнообразных движениях тела и хвостового плавника, наиболее хорошо исследовано. У многих рыб в основе плавания лежат не движения тела, а колебательные движения плавников. Такой тип плавания характерен для рыб, которые в поисках пищи используют точное маневрирование на малых скоростях.

Плавание, основанное на колебательных движениях плавников, не так хорошо изучено, как плавание с помощью волнообразных движений тела. Р. Блейк [1] предложил два механизма, обеспечивающих колебательные движения плавников. Эти механизмы можно назвать весельным и крыловым. Пары плавников, функционирующих по тому или иному механизму, находятся по сторонам тела рыбы и обычно действуют синхронно. Однако производимые ими движения различны.

Плавники, работающие по весельному принципу, двигаются по горизонтальной плоскости вперед и назад, чередуя мощный взмах с возвратом в исходное положение. При взмахе плавник движется против направления движения рыбы. Лопасть плавника перпендикулярна направлению движения, причем мах плавника происходит быстрее, чем плывет сама рыба. При возвращении в исходное положение плавник движется в том же направлении, что и рыба. Мощный взмах создает большую силу, направленную так, чтобы подтолкнуть рыбу в нужном направлении. При возвратном движении плавника толчка не возникает, а его лопасть увеличивает сопротивление, препятствующее продвижению рыбы в толще воды. Последний эффект сводится к минимуму благодаря сплющиванию лопасти плавника и ее расположению параллельно току воды.

Форма плавника определяет силу толчка, производимого его лопастью. Плавник разделен на узкие полоски, подобные пропульсивным элементам, используемым при волнообразном движении. Вклад каждого элемента лопасти и плавника в силу толчка пропорционален площади элемента и

квадрату его относительной скорости (\vec{V} – относительная скорость рыбы).

Элементы плавника, наиболее удаленные от тела (находящиеся у конца лопасти), проходят при взмахе наибольшее расстояние. Именно эти элементы определяют силу толчка. Элементы, близкие к основанию плавника, движутся так медленно, что скорее препятствуют движению рыбы, а не помогают ему. Поэтому оптимальная форма плавника, работающего, как весло, это треугольник с вершиной у основания плавника.

Плавники типа крыльев

В то время как лодка движется вперед, благодаря равнодействующей силы тяги и силы сопротивления воды, крыло самолета поднимает его в воздух за счет подъемной силы, которая тоже является равнодействующей (рис. 7).

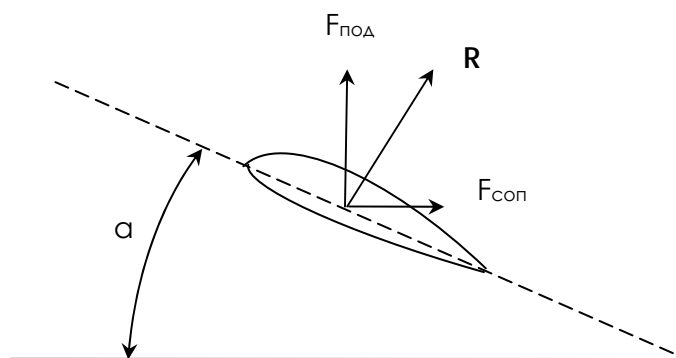


Рис. 7. Возникновение подъемной силы

R – полная аэродинамическая сила, $F_{под}$ – подъемная сила, $F_{соп}$ – сила лобового сопротивления, α – угол атаки.

Из-за различия в движущих силах различны и очертания плавников, работающих на основе того или иного механизма. При движении веслообразного плавника толчок создается в той же плоскости, в какой движется лопасть плавника. А подъемная сила направлена перпендикулярно ей: когда самолет находится в воздухе, подъемная сила направлена вертикально, хотя крыло движется в горизонтальной плоскости.

Поэтому, чтобы рыба могла продвигаться вперед, плавник, создающий подъемную силу, должен двигаться вниз и вверх в плоскости, почти перпендикулярной продольной оси тела ($\alpha \approx 0$). Поскольку подъемная сила направлена под прямым углом к плоскости лопасти плавника, нет необходимости в движении, возвращающем лопасть в исходное положение. Плавник-«крыло» создает подъемную силу и при взмахе вверх, и при взмахе вниз.

Как и сила сопротивления, подъемная сила пропорциональна площади плавника (S) и квадрату скорости его движения

$$\vec{F}_{под} \cong S \vec{V}^2.$$

Однако в силу анатомических особенностей плавника $\vec{F}_{под}$ может быть на порядок больше $\vec{F}_{соп}$, создаваемой плавником с той же площадью лопасти. В результате сила и продолжительность толчка, производимого плавниками за счет силы тяги, больше, чем сила толчка, производимого плавниками за счет силы сопротивления. Поэтому наиболее быстрые пловцы среди рыб, использующие колебательные движения плавников, имеют плавники, работающие наподобие крыльев; к ним относятся дитрема, губаны и рыба-луна. В отличие от веслообразных плавников крылообразные плавники располагаются не только по бокам тела, но и на его спинной и брюшной поверхности.

Плавники, создающие подъемную силу, имеют форму, отличную от формы плавников, создающих силу сопротивления. Одна из причин этого связана с необходимостью уменьшить завихрение воды, возникающее вокруг вершины плавника. Такое же явление наблюдается при полете самолета, когда

вокруг вершины его крыла образуется завихрение воздуха (циркуляция). Через циркуляцию вокруг крыла, по теории Н. Е. Жуковского, можно определить величину подъемной силы.

$$F = \Gamma v \rho v,$$

где: Γ – циркуляция скорости, v – длина хорды крыла,

ρ – плотность жидкости, v – скорость потока.

В обоих случаях завихрение ведет к уменьшению подъемной силы и к увеличению сопротивления.

У крыла самолета завихрение уменьшают, делая сужение к его задней кромке. Крыло сужается по всей длине от основания к вершине. Однако для плавника это не годится, поскольку он должен быть узким уже у основания, иначе не может свободно перемещаться. Поэтому плавники, создающие подъемную силу, имеют форму, близкую к ромбовидной, с сужениями на внутреннем и наружном концах.

Плавники, создающие колебательные или волнообразные движения, служат для медленного плавания и маневрирования. Плавники, обеспечивающие возможность такого плавания, должны быть способными к изгибанию и вращению в разных направлениях. Рыбы, которые могут передвигаться в геометрически сложных местах обитания, обладают уплощенным с боков телом, имеющим форму диска или ромба.

Подобная форма обеспечивает наименьшее сопротивление вращению в серединной вертикальной плоскости тела. Таким образом, плавники, за счет которых происходит движение, распределены вокруг центра масс тела, в результате бросок может быть направлен в любую сторону (рыба-бабочка) (рис. 5).

Анализ трех основных типов формы тела у рыб, приспособленных для прерывистого и маневренного плавания, приводит к важному заключению: сочетание черт строения, оптимальных для различных типов плавания, у одного вида рыб невозможно. Это принцип взаимоисключения оптимальных форм.

Теоретические и экспериментальные исследования показывают, что элементы формы тела, отвечающие условиям прерывистого плавания и периодического плавания, исключают друг друга. Резонно предположить, что в теле рыбы, строение которой оптимально для маневрирования, не может быть элементов, оптимальных для броскового плавания или для спринтерского или крейсерского плавания. Например, короткое тело рыбы-бабочки не дает возможности для развития мышечной массы, а значительная немusшечная масса неудобна для быстрого старта. Кроме того, такое строение тела затрудняет движения с большой амплитудой, необходимые для быстрого ускорения.

В то же время рыбы, у которых плавание обеспечивается движением тела и хвостового плавника, плохо справляются с медленным плаванием и маневрированием. Они имеют жесткие плавники, служащие киями и обеспечивающие устойчивое положение тела, и рули глубины, контролирующие глубину погружения (рис. 4). Жесткие плавники малопригодны для точного броска, требующегося при маневрировании на малой скорости. Удлиненное тело «специалистов» прерывистого плавания мешает им занимать геометрически сложно обустроенные местообитания.

Функционально-морфологическая плоскостная модель

У рыб существуют три основные взаимоисключающие формы тела, оптимальные для разных типов плавания. У большинства рыб локомоторный аппарат состоит из комбинаций элементов, характерных для специализированных форм. Поэтому с точки зрения локомоторных приспособлений большинство рыб относится к «генералистам», нежели «специалистам».

Несмотря на то, что лишь немногие рыбы имеют форму тела, близкую к оптимальной для определенного типа плавания, принцип трех основных форм не нарушается. Все морфофункциональные варианты локомоторного аппарата рыб заключены в фигуру, имеющую вид треугольника, вершины которого соответствуют трем основным формам тела. Большинство рыб находит свое место на этой фигуре, определяемое сочетанием элементов специализированных форм, свойственным данному виду (рис. 8).



Рис. 8.

Свойства «генералистов»

Сегменты треугольника соответствуют группам рыб с различными локомоторными особенностями, которые составляют некий континуум, основанный на различии в характере используемых ресурсов. Одна из них – успешность нападения на жертву. Тунец, занимающий левый угол треугольника, ловит 10–15% рыб, на которых он нападает. Это связано с тем, что форма тела тунца, очень эффективная для крейсерского плавания, ограничивает способность рыбы к броску и маневрированию. Однако при длительном плавании с большой скоростью тунец может встретить больше потенциальных жертв и совершить больше нападений.

Рыбы, сходные по форме тела с щукой, находящейся в верхнем углу треугольника, ловят 70–80% рыб, на которых они нападают. Поскольку щука не способна к длительному крейсерскому плаванию, она вынуждена подстерегать добычу, и число встреч с жертвами у нее ограничено. Такие рыбы, как форель и окунь, занимают промежуточное положение по успешности нападений. Они ловят обычно 40–50% рыб, на которых нападают, и, будучи «генералистами», способны также к длительному плаванию в поисках добычи. Сочетание в форме тела различных элементов дает этим рыбам возможности для питания, близкие к тем, которые имеются у специалистов.

Биомеханический подход к биологии рыб проливает свет на те аспекты их жизни, которые не могут быть понятны с помощью других методов изучения. С помощью этого метода становится возможным сопоставление точно измеренных характеристик поведения рыб с типом их плавания и образом жизни. Такая модель открывает пути получения новых данных. Общее значение полученных результатов показывает, какую роль может сыграть биомеханика в решении фундаментальных биологических проблем.

Функционально-морфологическая плоскостная модель типов плавания рыб

Рыбы, занимающие углы треугольника, специализированы для какого-то одного типа плавания: тунец – для непрерывного плавания; щука – для броска, обеспечивающего нападение на жертву;

рыба-бабочка – для медленного маневрирования среди коралловых рифов. Такие «специалисты» мало приспособлены к другим типам плавания. Дитрема (центр треугольника) относится к «генералистам». Она может делать броски, длительно плавать и маневрировать, но во всех типах плавания она не так искусна, как «специалисты». Между центром треугольника и его углами располагаются рыбы, более специализированные, чем дитрема, но менее, чем тунец, щука или рыба-бабочка.

РИС. 1. Тяга создается движением пропульсивных элементов – мелких сегментов тела рыбы. На рисунке показаны силы, действующие в случае двух таких элементов. При прохождении по телу локомоторной волны каждый элемент двигается в сторону и сообщает некоторое ускорение прилегающей к нему массе воды. Когда элемент отклоняется по направлению к хвосту, вода получает ускорение в том же направлении. Перпендикулярная сила, равная силе, оказывающей давление на воду и противоположная ей по направлению, давит на пропульсивный элемент. В этой силе две соответствующие: \vec{F}_I – перпендикулярная движению рыбы, и \vec{F}_{II} – сила толчка (тяга), параллельная направлению движения. За счет тяги, возникающей в результате движения всех пропульсивных элементов, рыба плывет вперед. Величина тяги, создаваемая одним элементом, увеличивается по направлению к хвосту.

РИС. 2. Тело угря при крейсеровании движется сквозь толщу воды, изгибаясь больше, чем на полную длину одной волны. Здесь показано положение центральной линии тела рыбы во время поступательного движения. Во всех случаях вдоль тела проходит локомоторная волна со скоростью более высокой, чем скорость рыбы относительно воды. При периодическом перемещении все движения носят циклический характер (по Дж. Грэю).

РИС. 3. Тело форели при броске изгибается не на полную длину волны. При таком прерывистом плавании общее поступательное движение не носит циклического характера. При прерывистом плавании пропульсивные движения наибольшие и кратковременные (по Дж. Грэю).

РИС. 4. Полосатый тунец – пловец крейсерского типа, форма его тела идеальна для длительного плавания. У него жесткое тело обтекаемой формы. Высокий и узкий хвостовой плавник создает сильную тягу. Хвостовой плавник присоединен к телу тонким хвостовым стеблем. Такое строение тела обеспечивает максимальный по силе толчок и небольшое сопротивление воды.

РИС. 5. Рыба-бабочка имеет форму, оптимальную для маневрирования на малых скоростях. Колеблющиеся плавники, создающие движущую силу, распределены вокруг центра масс тела так, что рыба может совершать небольшие точные перемещения в любой плоскости.

РИС. 6. Щука специализирована для броскового плавания, форма ее тела обеспечивает минимальное сопротивление движению. При прерывистом плавании сопротивление создается в основном из-за инерции. Высокий силуэт тела около хвоста обеспечивает сильный толчок при броске на добычу. Круглое поперечное сечение тела около головы дает щукам преимущество, поскольку рыбы-жертвы слабо реагируют на такие очертания.

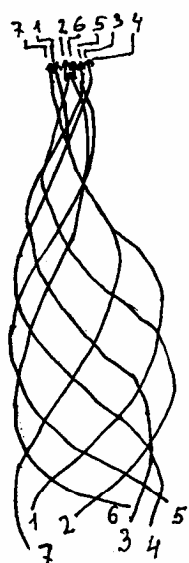


Рис. 2

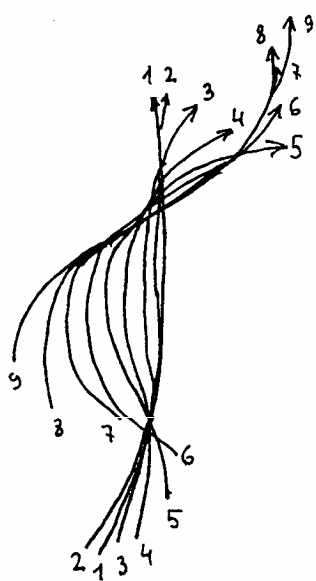


Рис. 3

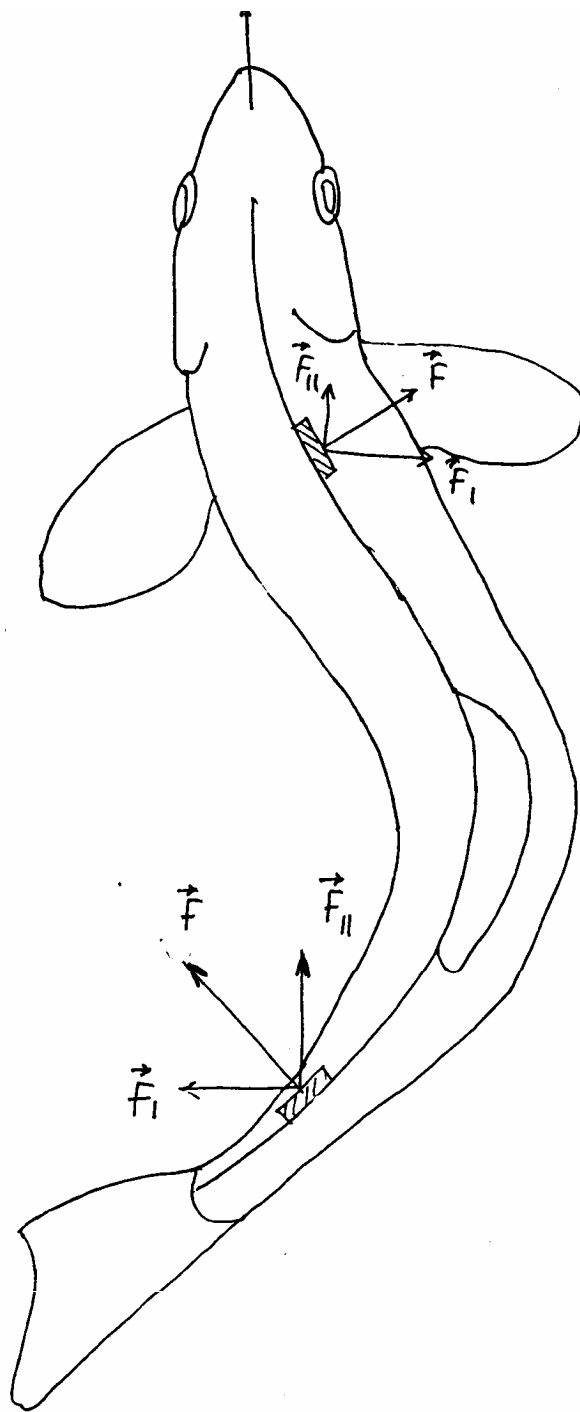


Рис. 1

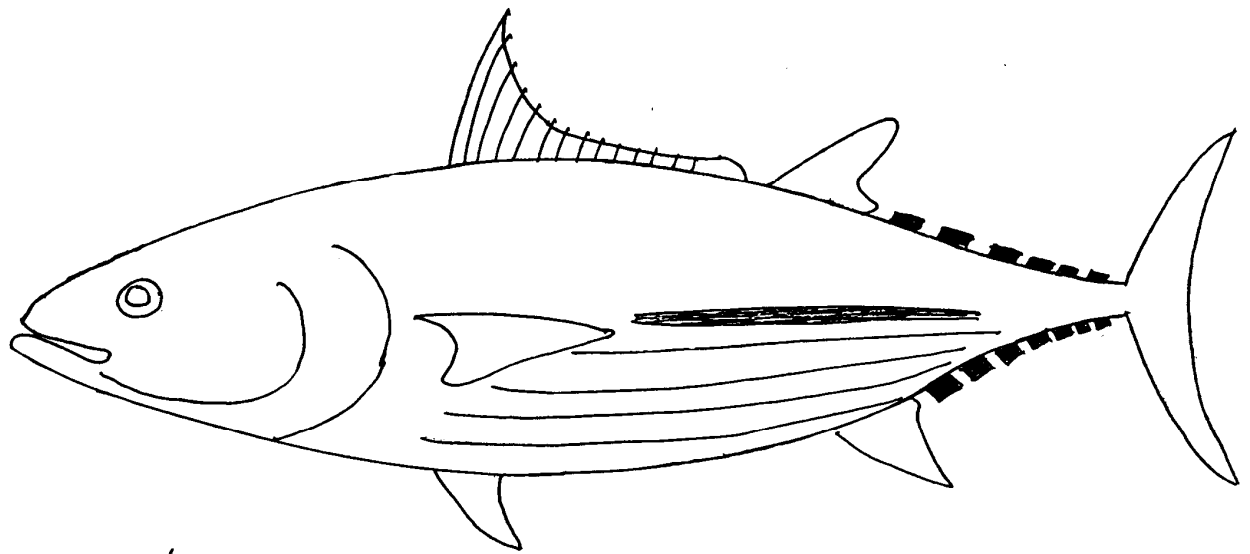


Рис. 4

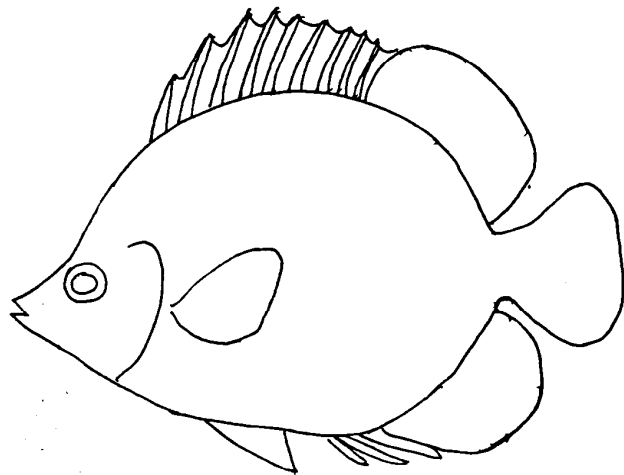


Рис. 5

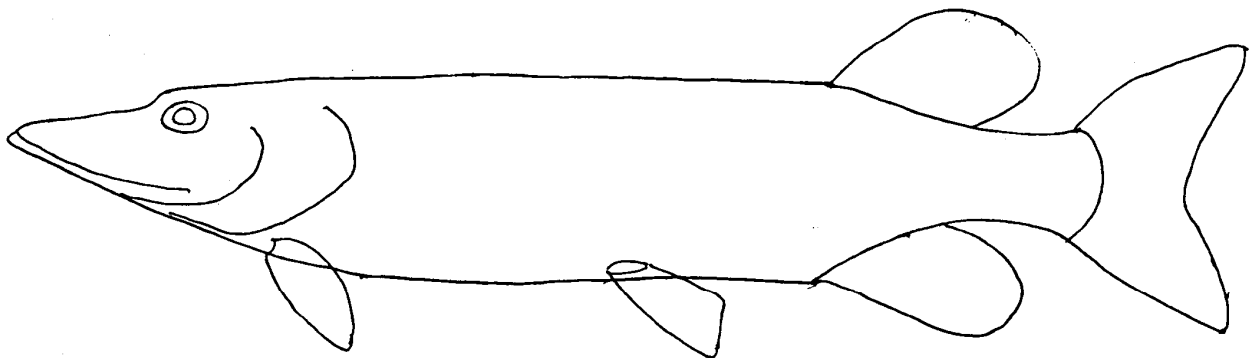


Рис. 6

Выводы

1. Рассмотрено морфологическое строение тела и плавников рыб и влияние его на гидродинамику плавания.
2. Рассмотрено возникновение силы тяги, накопления энергии на примере акул и ее связь со строением тела.
3. Рассмотрен принцип взаимоисключения оптимальных форм: сочетание морфологических черт, оптимальных для различных типов плавания, у одного вида рыб невозможно.
4. Приведена функционально-морфологическая плоскостная модель, различающая оптимальные для разных форм тела и плавников типы плавания.
5. С помощью биомеханических методов можно сопоставлять характеристики поведения рыб с типом их плавания и образом жизни.

Библиографический список

1. Аминова, В.А., Яржомбек, А.А. Физиология рыб [Текст] / В.А. Аминова, А.А. Яржомбек. – М. : Легкая и пищевая промышленность, 1984. – 200 с.
2. Голубева, О.В. Курс механики сплошных сред [Текст] / О.В. Голубева. – М. : Высшая школа. – 1972. – 368 с.
3. Крауфорд, Ф. Волны [Текст] : [пер. с англ.] / Ф. Крауфорд. – М. : Наука, 1974. – 527 с.
4. Уэбб, П. У. Корреляция между формой и функцией плавания у рыб [Текст] / П. У. Уэбб // В мире науки. – 1984. – № 9. – С. 34–48.