

УДК 598.13:591.17

Ю. Е. Мордвинов

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ДВИЖИТЕЛЕЙ И ТЕЛА ЛОГГЕРХЕДА И БОЛОТНОЙ ЧЕРЕПАХИ

Степень адаптации к обитанию в водной среде разных представителей отр. Testudines неодинакова и зависит от экологических особенностей вида, от того, сколько времени животное проводит в воде и на суше, что в свою очередь приводит к различиям в форме панциря, движителей, способов локомоции и т. д. и оказывает непосредственное влияние на гидродинамические особенности, отсюда на экономичность плавания. В отечественной и зарубежной литературе мало сведений по локомоции в воде океанических и пресноводных черепах, а также данных, характеризующих их форму тела и эффективность работы движителя. Имеющиеся данные лишь качественно и отрывочно описывают механизмы плавания (Mageu, 1901; Deraniagala, 1930; Gray, 1953; Oliver, 1955, 1959; Parrish, 1958; Mertens, 1960; Терентьев, 1961; Суханов, 1964; Карр, 1971; Алеев, 1973 и др.). Пожалуй, можно назвать одну работу (Walker, 1971), в которой довольно подробно рассматривается механизм плавания черепах из сем. Cheloniidae, но и в ней далеко не все вопросы освещены.

Нами были проведены эксперименты по изучению водной локомоции логгерхеда (*Caretta caretta* L.) и болотной (*Emys orbicularis* L.) черепахи, а также по визуализации картины обтекания тела болотной черепахи встречным потоком воды при движении с различными скоростями. С помощью визуальных наблюдений и киносъемки исследован механизм плавания черепах, найдены кинематические параметры движения (амплитуда и частота работы конечностей) и количественные показатели, оценивающие эффективность работы движителя, а также морфологические особенности формы тела, от которых зависит величина встречаемого общего гидродинамического сопротивления.

Строение локомоторного аппарата и механизм локомоции у морских и пресноводных черепах определяется его функцией как на твердом субстрате, так и в воде, поэтому движитель у них, как и у многих других водных позвоночных из классов Aves и Mammalia, весельного типа, обеспечивающий передвижение в разных средах. Этот тип движителя имеет меньший КПД по сравнению с ундуляционным и гидроактивным, которые в большинстве своем характерны эунектонным формам, поскольку при таком способе плавания энергия работы мышц расходуется не только в момент активного гребка (рабочий ход), но и при переносе конечностей в исходное положение (холостой ход), что приводит к созданию дополнительного сопротивления и, соответственно, к снижению скорости плавания.

Эксперименты по локомоции и визуализации пограничного слоя при плавании болотной черепахи проводились в малом гидроканале (отдел теории жизненных форм ИнБЮМ АН УССР), имеющем размеры $4,0 \times 0,4 \times 0,4$ м при глубине рабочего слоя воды в нем 0,3 м. Канал наполнялся пресной водой ($T=20^\circ$), и помещенная в него черепаха проплывала вдоль определенного участка. Темный силуэт животного хорошо контрастировал с белым фоном дна канала. Визуализация обтекающего потока воды обеспечивалась нанесением гистологического красителя азур-2 на поверхность тела черепахи, для чего ее на некоторое время помещали в желеобразный раствор красителя. Мгновенному смыванию красителя препятствовала шероховатость панциря и кожи,держивающие определенное время частицы краски. Благодаря этому вдоль тела плывущей черепахи и за ней некоторое время оставался очень хорошо контрастирующий с белым дном и стенкой канала след.

Черепаха имела эффективную длину тела (L_c — длина от конца носа до конца наибольшего пальца вытянутой назад задней конечности) 21,0 см, длину карапакса 17,3 см, ширину карапакса 10,0 см и наибольшую высоту 5,2 см. Такие соотношения размеров тела черепахи, гидроканала и рабочего слоя воды в нем до минимума снижают влияние стенок, дна канала и поверхности воды на характер пограничного слоя. Результаты опытов, в которых животное проплывало вблизи поверхности воды, дна канала и его стенок, не учитывались. Картина обтекания тела и остающегося за ним следа непрерывно фиксировалась на 35-миллиметровую негативную кинопленку КН-3 и А-2 при помощи кинокамеры КСР-1М. Частота съемки была строго отрегулирована и составляла 24 ± 1 кадр в секунду.

Помещенная в гидроканал черепаха начинала плыть в полностью погруженном положении. Под действием тока воды краситель с тела смывался и в виде синих контрастных струй обтекал его со всех сторон, причем количество смываемого красителя было тем больше, чем была выше скорость плавания черепахи. С целью получения более широкого диапазона скоростей движения опыты проводились в многократной повторности. Скорость черепахи в каждом опыте определялась по кинокадрам, а так-

же для контроля хронометрированием. Она колебалась в пределах от 0,10 до 0,35 м/с, что соответствует числам Re от $2,1 \cdot 10^4$ до $7,3 \cdot 10^4$. Больших скоростей в условиях эксперимента получить не удалось, хотя в естественной обстановке взрослая черепаха способна плыть со скоростью 0,5—0,7 м/с. Поскольку движение черепахи во времени нестационарное, кинематические параметры в рассматриваемом диапазоне скоростей определялись как осредненные за один период работы движителя.

Опыты по локомоции с логгерхедом проводили в большом биогидродинамическом канале ИнБЮМ АН УССР, длиной 21,0 м, шириной 1,0 м при глубине рабочего слоя воды в нем 0,6 м. Черепаха имела эффективную длину тела 50,0 см, длину карапакса 35,0 см, наибольшую ширину карапакса 27,0 см и наибольшую высоту — 12,0 см. Частоту работы конечностей и амплитуду их колебаний удалось зарегистрировать для скоростей от 0,15 до 0,60 м/с. В естественных условиях взрослые черепахи этого вида в момент рывка на короткие дистанции способны плыть со скоростью до 4,0—5,0 м/с.

Болотная черепаха плывет, совершая гребные движения всеми четырьмя конечностями. Движение их фактически напоминает движение

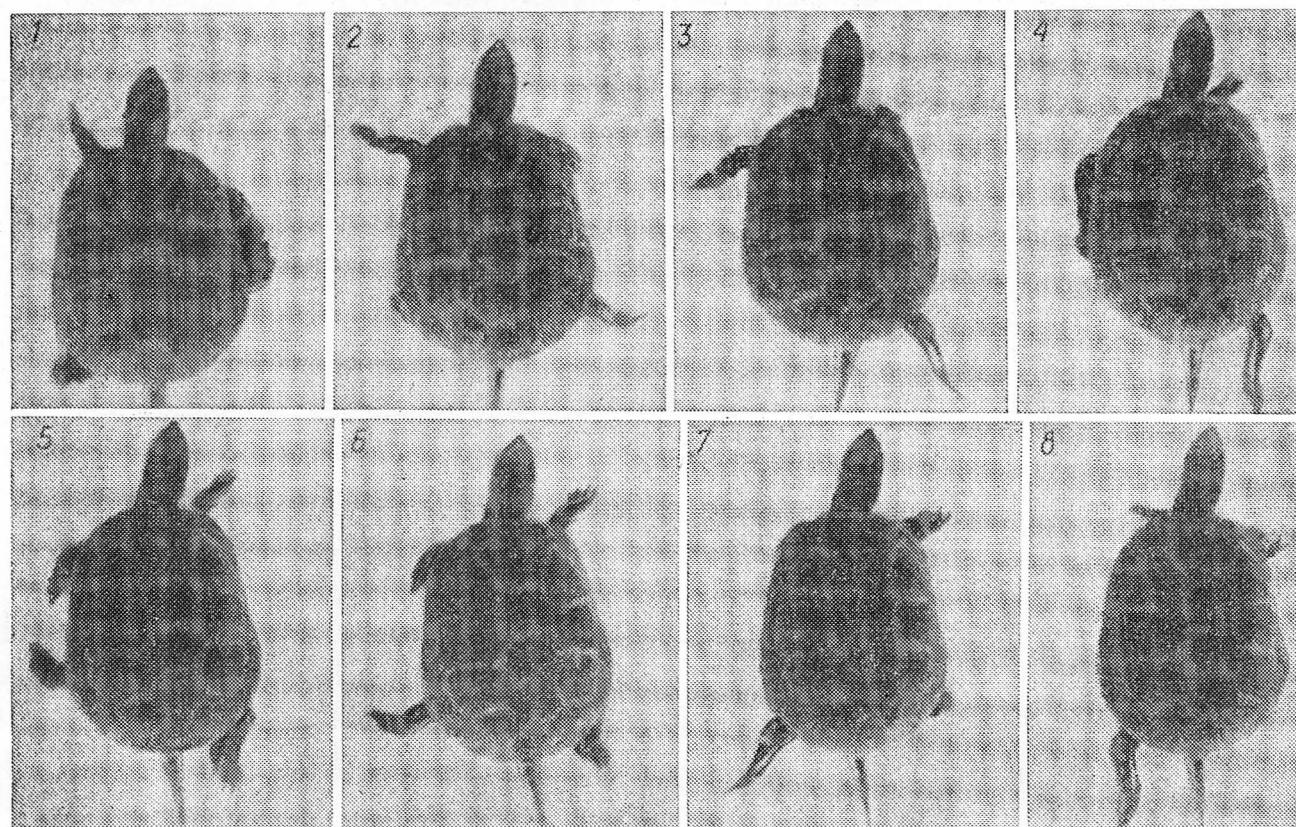


Рис. 1. Последовательные положения конечностей болотной черепахи при плавании в толще воды.

по суши, т. е. происходит попеременное отталкивание парами диагональных конечностей, причем каждая из них отстает от другой на полфазы. На кинограммах (рис. 1) хорошо видна работа конечностей черепахи в момент прямолинейного плавания в толще воды. Одновременного гребка передними или задними конечностями как при малых, так и сравнительно больших скоростях движения, наблюдать ни разу не удалось. Следует отметить, что одновременный гребок конечностями более эффективен, чем поочередная их работа, поскольку при этом не происходит дополнительных затрат энергии на компенсацию врачающегося момента и рыскания, возникающих при попеременной их работе. Такой механизм действия весельного движителя характерен видам, в большей степени приспособленным к плаванию, причем основную нагрузку в качестве движителя берет на себя одна из пар конечностей; у морских черепах — передняя пара.

Анализ расшифровки кинограмм показал, что с ростом скоростей движения постепенно увеличивается частота работы конечностей, амплитуда также растет до определенных пределов. Так, если при скорости 0,10 м/с частота составляет 1,0—1,1 Гц при амплитуде передних и задних конечностей (в абсолютных выражениях) 6,0 см, то при скорости 0,15—0,18 м/с частота увеличивается до 1,3—1,5 Гц, а амплитуда до 7,0—8,0 см. С ростом скорости до 0,30—0,35 м/с частота возрастает до

2,0 Гц, в то время как амплитуда остается прежней. Следует отметить, что для таких небольших скоростей плавания частота работы движителя довольно высокая. Это говорит о сравнительном несовершенстве болотной черепахи как пловца.

У логгерхеда, как и у других видов морских черепах, в отличие от сухопутных и пресноводных, передние и задние конечности превратились в ласты, причем передние значительно длиннее и больше задних по площади и несут нагрузку в качестве основного локомоторного органа, в то

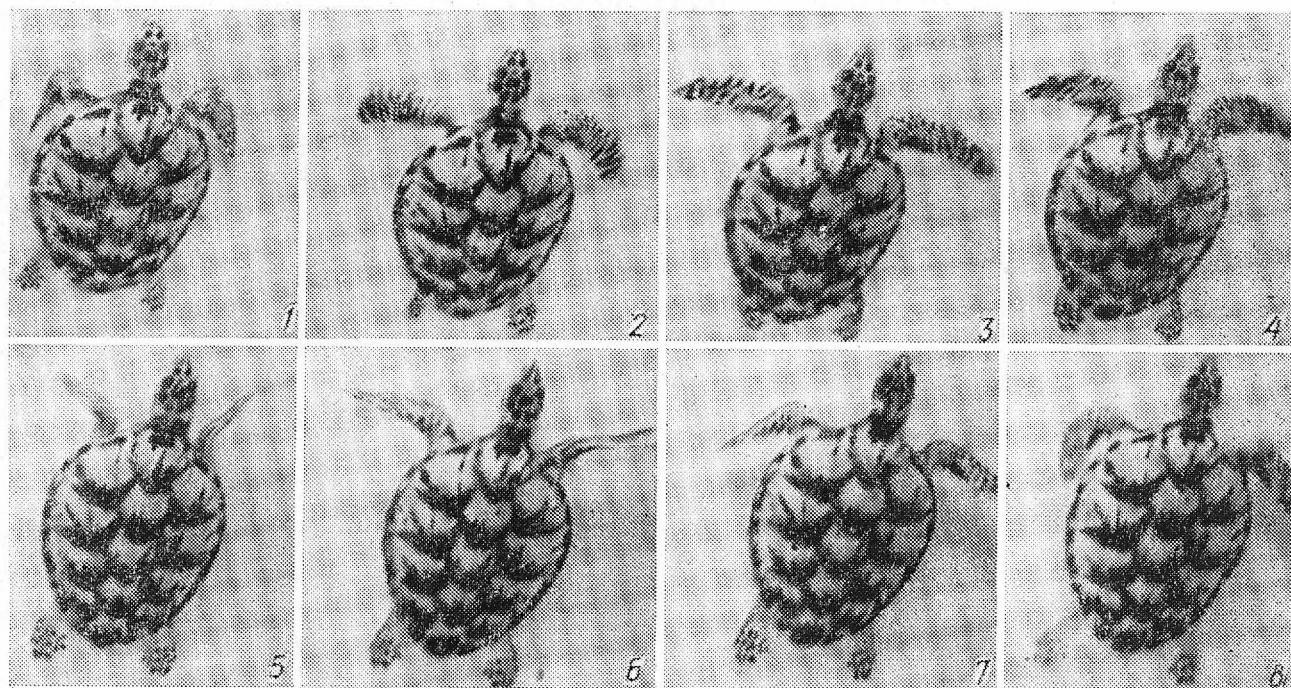


Рис. 2. Последовательные положения конечностей логгерхеда при плавании в толще воды.

время как задние выполняют функцию стабилизаторов и рулей. Пропульсивная сила возникает за счет гребных движений передними ластами, лопасти которых образованы предплечьем и кистью, двигающимися как целое. Причем, как часто пришлось наблюдать, при медленном плавании в непосредственной близости от дна канала ласты обычно гребут попеременно, в толще воды совершают гребки одновременно. На рис. 2 хорошо видна работа передних конечностей логгерхеда при плавании в толще воды. Расшифровка полученных кинограмм показала, что при скорости плавания 0,15 м/с частота работы передних ластов составляет 0,4 Гц при амплитуде 14,0 см; при скорости 0,30 м/с частота равна 0,7 Гц, амплитуда — 17 см, а при скорости 0,60 м/с частота увеличивается до 1,1 Гц, амплитуда остается прежней — 17 см. Из приведенных данных видно, что логгерхед для достижения одинаковых с болотной скоростями совершает в 3 раза меньше гребных движений конечностями, причем только передними, что свидетельствует о ее значительном совершенстве как пловца. Об этом же говорят индексы эффективности работы конечностей, вычисленные на основании собранного морфологического материала.

Важнейшими показателями, оценивающими эффективность работы весельного движителя являются: индекс гребной площади конечности (отношение площади конечности в расправленном состоянии к площади всей смоченной поверхности тела) и рабочий индекс (отношение площади отталкивания к площади переноса конечности в предстартовое положение). По мере все большей адаптации животных с таким движителем к плаванию значения этих индексов увеличиваются. Площадь конечностей черепах в том положении, которое они занимают при гребке и на холостом ходу, определяли при помощи непосредственного наложения их на миллиметровую бумагу и обводки контуров. Площадь всей смоченной поверхности тела находили путем суммирования элементарных геометрических фигур, на которые разбивалась вся поверхность че-

репахи. У болотной черепахи указанные индексы имеют небольшие значения. Так, рабочий индекс передней и задней конечности в отдельности равен 2,0, т. е. площадь гребной поверхности только в 2 раза превышает площадь переноса их в предстартовое состояние, в то время как рабочий индекс передней конечности у логгерхеда, а также для сравнения у зеленой черепахи (*Chelonia mydas* L.) (автором измерялась зеленая черепаха, содержащаяся в аквариуме ИнБЮМ) составляет 7,9—8,1,

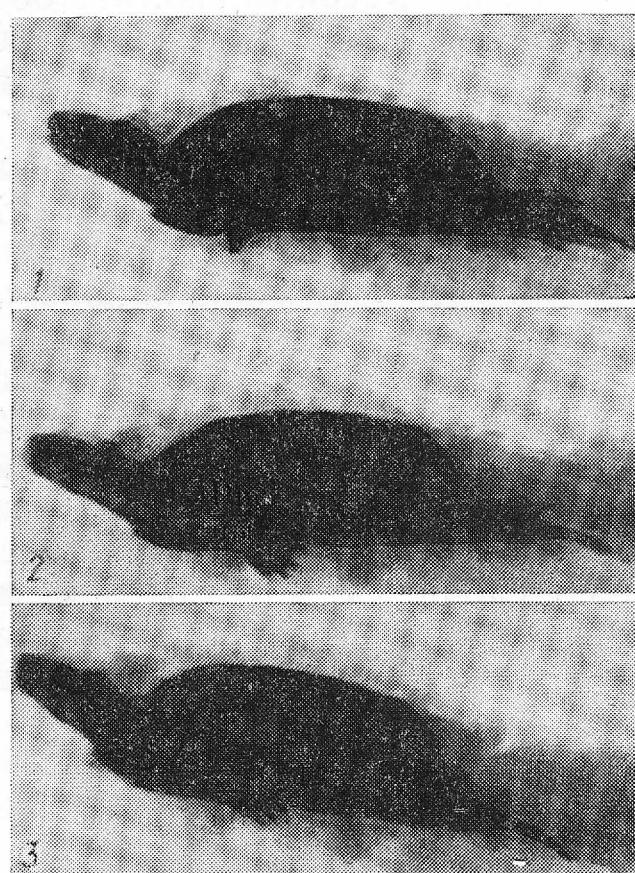
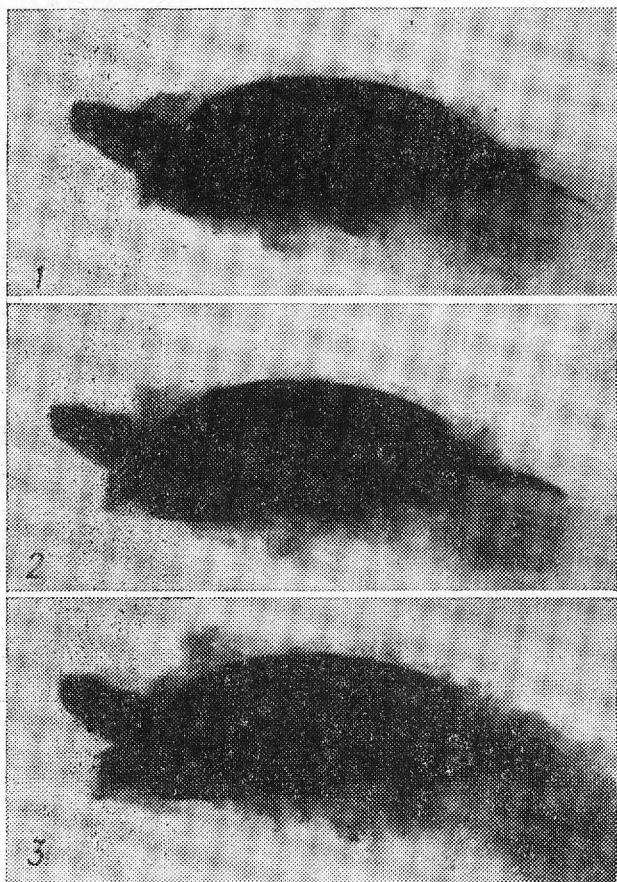


Рис. 3. Визуализированная картина обтекания тела болотной черепахи при $V=0,15$ м/с, $Re=3,1 \cdot 10^4$.

Рис. 4. Характер пограничного слоя у болотной черепахи при $V=0,35$ м/с, $Re=7,3 \cdot 10^4$ (пояснения в тексте).

т. е. превышает таковой у болотной в 4 раза. Индекс гребной площади конечности у болотной черепахи также низкий и равен 0,025, а у логгерхеда и зеленой черепах — 0,050. Таким образом, вычисленные индексы свидетельствуют о значительном совершенстве движителя морских черепах по сравнению с таковым у болотной.

Для количественной оценки степени адаптации болотной и морских черепах к нектонному образу жизни нами определены морфологические показатели формы тела, от которых зависит величина общего гидродинамического сопротивления при плавании. Это отношение наибольшей высоты тела к его наибольшей ширине (H/l), относительное удлинение тела (U), приведенная удельная поверхность тела (S_0) и показатель формы корпуса (Y) (Алеев, 1976). При определении S_0 площадь всей смоченной поверхности тела черепахи находили с учетом площадей конечностей при положении их, соответствующем конечной фазе гребка. Для болотной черепахи эти показатели равны: $H/l=0,51$, $U=0,34$, $Y=0,54$ и $S_0=2,55$; для логгерхеда — $H/l=0,43$, $U=0,37$, $Y=0,49$ и $S_0=2,85$, а для зеленой соответственно составляют $H/l=0,41$, $U=0,32$, $Y=0,47$ и $S_0=2,78$. Как видно из приведенных величин, критерии U , Y и S_0 для болотной и морских черепах укладываются в пределы нектонного диапазона, т. е. удовлетворяют условиям $S_0 \leq 4,5$, $U \leq 0,40$ и $Y=0,40—0,55$. Следовательно, можно заключить, что развитие главнейших нектонных приспособлений, связанных со снижением общего гидродинамического сопротивления, уже на ксеронектонной и даже на некто-

ксеронной стадиях нектогенеза черепах, достигают довольно высокого уровня, но у болотной черепахи они несколько худшие. Панцирь у морских черепах уплощенный и имеет хорошо обтекаемую каплевидную форму, карапакс по направлению к хвосту постепенно сходит на нет. У болотной черепахи он более выпуклый и карапакс у хвоста довольно резко сходит на нет. Такое строение панциря приводит к тому, что при плавании черепах с определенными скоростями в этом месте возможен отрыв пограничного слоя, что подтверждается экспериментами.

Опытами установлено, что обтекающий тело болотной черепахи поток воды на большем протяжении находится в турбулентном состоянии даже при скорости 0,15 м/с. Ламинарность сохраняется на очень коротком участке тела, охватывающем лишь часть головы. Местом наибольшего возмущения пограничного слоя, где он из ламинарного состояния переходит в полностью турбулентное является шейный отдел. Турбулизацию пограничного слоя в этом месте вызывает резкий переход шеи в панцирь. На рис. 3 видно зарождение вихрей у начала панциря, которые затем скатываются вдоль карапакса и пластрона и образуют отчетливо выраженную вихревую дорожку. Турбулизирующее влияние на пограничный слой оказывают также обе пары конечностей, служащие локомоторными органами. Веселый принцип локомоции приводит к явно выраженному нестационарному характеру движения и соответственно обуславливает нестационарность обтекающего потока. С увеличением скоростей до 0,25—0,35 м/с возмущение в пограничном слое возрастает, и в обтекающем потоке отчетливо видны возникающие вихри (рис. 4). У конца карапакса и пластрона уже намечается отрыв отделяемых вихрей. След, остающийся за животным, ярко окрашенный, по высоте примерно равен наибольшей высоте тела; далее за хвостом происходит разрушение следа, путем размыва и смешения в различных направлениях окрашенной массы воды.

Подобные опыты с живым логгерхедом провести пока не удалось. Однако Ю. Г. Алеев (1976) провел такие эксперименты с моделью зеленой черепахи и установил, что при $Re=4.4 \cdot 10^6$ обтекание потока воды происходит без отрыва пограничного слоя, хотя у кормовой оконечности модели отмечается некоторая вибрация индикаторных нитей, указывающая на турбулентный характер обтекания.

Таким образом, все вышеизложенное свидетельствует о значительном совершенстве логгерхеда как пловца по сравнению с болотной черепахой, что полностью согласуется с их экологическими особенностями.

- Алеев Ю. Г. Движение и движители некоторых // Зоол. журн.— 1973.— 52, вып. 8.— С. 1132—1141.
 Алеев Ю. Г. Нектон.— Киев : Наук. думка, 1976.— 392 с.
 Карр А. В океане без компаса.— М. : Мир, 1971.— 304 с.
 Суханов В. Б. Подкласс Testudinata // Основы палеонтологии: Земноводные, пресмыкающиеся и птицы.— М. : Наука, 1964.— С. 354—438.
 Терентьев П. В. Герпетология.— М. : Высш. шк., 1961.— 336 с.
Deraniagala P. E. P. The Testudinata of Ceylon // Ceylon J. Sci.— 1930.— 16.— Р. 43—88.
Gray J. How animals move.— Cambridge: Univ. press, 1953.— 114 p.
Marey E. Locomotion animals // Arsonval C. G., Marey E. Traité de physique biologique. I.— Paris, 1901.— Р. 229—287.
Mertens R. Schwimmfähige Wasserschildkröten // Natur und Volk.— 1960.— 90, N 4.— S. 127—133.
Oliver J. A. The natural history of North American amphibians and reptiles.— Princeton, 1955.— 389 p.
Oliver J. A. The matamata: surely all turtles can swim...? // Anim. Kingdom.— 1959.— 62.— Р. 167—170.
Parrish F. K. Miscellaneous observations on the behavior of captive sea turtles // Bull. Mar. Sci. Gulf Caribbean.— 1958.— N 8,— Р. 348—355.
Walker W. F. Jr. Swimming in sea-turtles of the family Cheloniidae // Copeia.— 1971.— N 2.— Р. 229—233.