

ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ДАННЫЕ О КИНЕМАТИКЕ ПЛАВАНИЯ РУССКОЙ ВЫХУХОЛИ (*DESMANA MOSCHATA* L.)

© 2010 г. Ю. Ф. Ивлев, А. Н. Кузнецов, М. В. Рутовская

Представлено академиком Ю.И. Черновым 03.11.2009 г.

Поступило 09.11.2009 г.

Русская выхухоль – это редкое эндемичное для территории бывшего СССР полуводное млекопитающее [1, 2], многие стороны биологии которого до сих пор остаются слабо изученными. В частности, отсутствуют сколько-нибудь достоверные количественные данные о локомоции выхухоли. В настоящем сообщении описаны плавательные движения и впервые приведены ключевые параметры, характеризующие кинематику плавания выхухолей.

Работу проводили со взрослыми животными (1 ♂, 2 ♀), содержащимися в 2008 г. на научно-экспериментальной станции “Черноголовка” Института проблем экологии и эволюции РАН. Животных содержали в искусственных деревянных норах со свободным выходом в круглый бассейн объемом 600 л. Масса животных варьировала от 400 до 500 г, длина тела составляла 21–24 см. Длина хвоста у животных была примерно равной 20 см.

Поскольку основной целью содержания выхухоли на биостанции является отработка технологий разведения этих редких животных в условиях неволи, возможности для их предварительной дрессировки и принудительного побуждения в процессе эксперимента были ограничены. Поэтому все наблюдения вели за свободно плавающими животными, самостоятельно выбиравшими режимы плавания. Эти условия не позволяли обеспечить постоянство расстояний и ракурсов съемки. Тем не менее геометрический анализ возможных проекций изображения и их изменений от кадра к кадру показывает, что при тех расстояниях, с которых вели съемку, размерах животных и скорости их перемещения расчет относительных перемещений (в длине тела) возможен с приемлемой точностью. А именно, систематическая погрешность, вызванная искажениями перспек-

тивы, не должна была превышать 10% при определении относительных перемещений всего животного и 20% при определении относительных перемещений различных частей его тела. Видеосъемку плавания вели с подвижного штатива цифровой mini DV видеокамерой JVC GR-DVL9600 в стандартном формате PAL 50 полей (полукадров) в секунду при размере кадра 720 x 576 пикселей. Видеообработка на компьютере с использованием утилиты AviSynth (http://avisynth.org/mediawiki/Main_Page) позволила получить 50 полноразмерных (768 x 576 пикселей) кадров в секунду. Расстояние от камеры до животного во время съемки составляло 1.5 м и более.

При покадровом анализе определяли координаты переднего (кончик носа) и заднего (основание хвоста) концов тела, координаты дистальных частей конечностей и координаты бегущей вдоль хвоста волны. Помимо координат тела животного на каждом кадре выбирали координаты как минимум трех реперных точек (хорошо различимых элементов оборудования), расположенных по краям области видеосъемки. Для анализа отбирали только те видеофрагменты, в которых расстояния между реперными точками на протяжении всего видеоряда оставались постоянными.

Результаты измерений, их статистические сравнения (*t*-тест) и оценки взаимосвязи приводятся, если это необходимо, с указанием числа измерений (*n*), стандартных отклонений (*SD*), коэффициента корреляции (*R*) и уровня значимости (*p*).

Особенности кинематики плавания животных, позволяют условно разделить его на четыре категории: 1) равномерное плавание по поверхности; 2) равномерное плавание под водой; 3) относительно кратковременные периоды резкого линейного ускорения при подводном плавании; 4) резкие повороты при плавании как на поверхности, так и под водой. Под равномерным плаванием здесь подразумевается движение с относительно постоянной линейной скоростью при радиусе кривизны траектории движения животного, в несколько раз и более превышающем длину его собственного тела.

Институт проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова
Российской Академии наук, Москва
Зоологический музей Московского государственного
университета им. М.В. Ломоносова

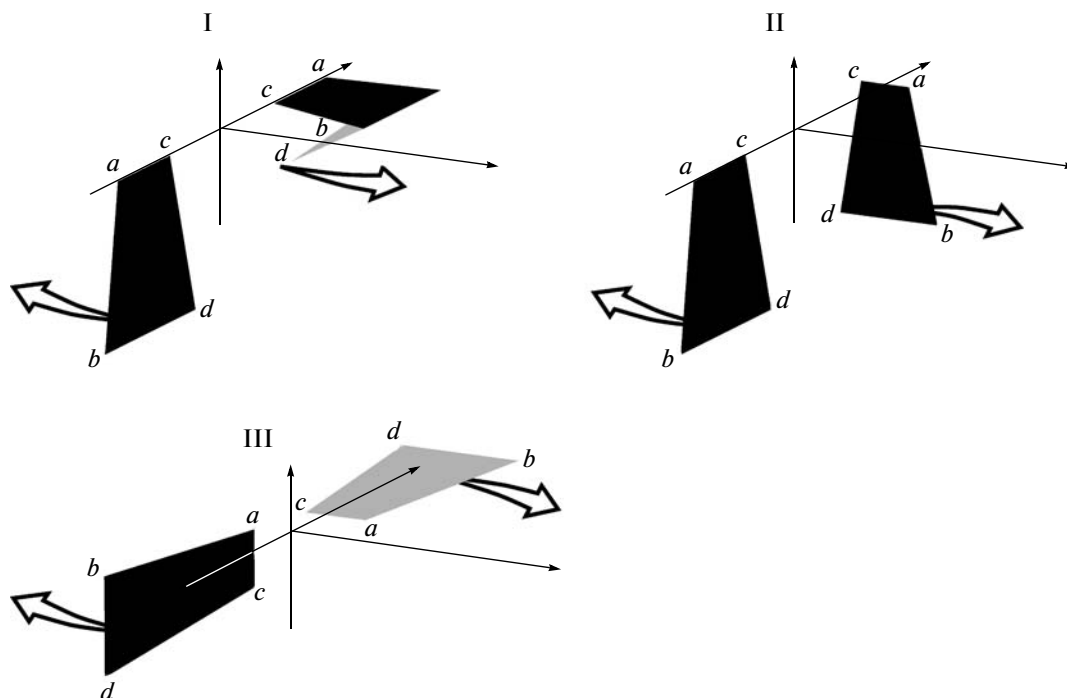


Рис. 1. Схема движений задних конечностей вухохли во время плавания. I, II – при плавании на поверхности; III – при плавании под водой. Тонкая горизонтальная стрелка обозначает ось тела животного и указывает направление его движения. Фигурные стрелки обозначают движение стопы во время гребного цикла. Тыльная сторона стоп обозначена темным цветом.

Равномерное плавание на поверхности. В этом режиме животные попеременно гребли задними лапами. Передние лапы при этом были неподвижны и вытянуты в сторону подбородка.

Во время гребка задние лапы двигались преимущественно в парасагиттальной плоскости. В течение активной фазы гребного цикла каждая задняя лапа, развернутая в плоскости перпендикулярной движению, двигалась в направлении от головы к хвосту. Межпальцевая перепонка была при этом предельно развернута. Во время возвратной фазы гребного цикла животные снижали сопротивление гребной поверхности лап с помощью двух характерных приемов, которые можно было наблюдать как по отдельности, так и в комбинации друг с другом. В одном случае стопа сильно сжималась и сгибалась (рис. 1, I), в другом –

стопа разворачивалась (пронировалась) тыльной стороной к телу и двигалась мизинцем вперед (рис. 1, II). При этом в целом вся задняя конечность продолжала двигаться в парасагиттальной плоскости.

Данные о скорости плавания и частоте гребных движений на поверхности приведены в табл. 1. Пересчитав относительные скорости в абсолютные (принимая длину тела равной 22 см), можно убедиться, что скорость плавания была существенно меньше критической для животных данного размера (около 0.6 м/с), по достижении ее (когда число Фруда равно 0.4) затраты энергии на преодоление волнового сопротивления должны резко возрасти [3]. Сколь угодно существенная корреляция между скоростью плавания и частотой гребков отсутствовала ($R^2 = 0.05$), как и у

Таблица 1. Кинематические характеристики равномерного поступательного плавания вухохли

Действие	Скорость (д.т./с)				Частота гребков, Гц			
	средняя	пределы	SD	n	средняя	пределы	SD	n
Плавание на поверхности	1.6	1.3–2.0	0.23	10	2.9	1.7–3.8	0.67	8
Плавание под водой	3.0	2.0–3.7	0.54	8	3.3	2.2–4.4	0.65	8

Примечание. д.т. – длина тела, отн. вел.

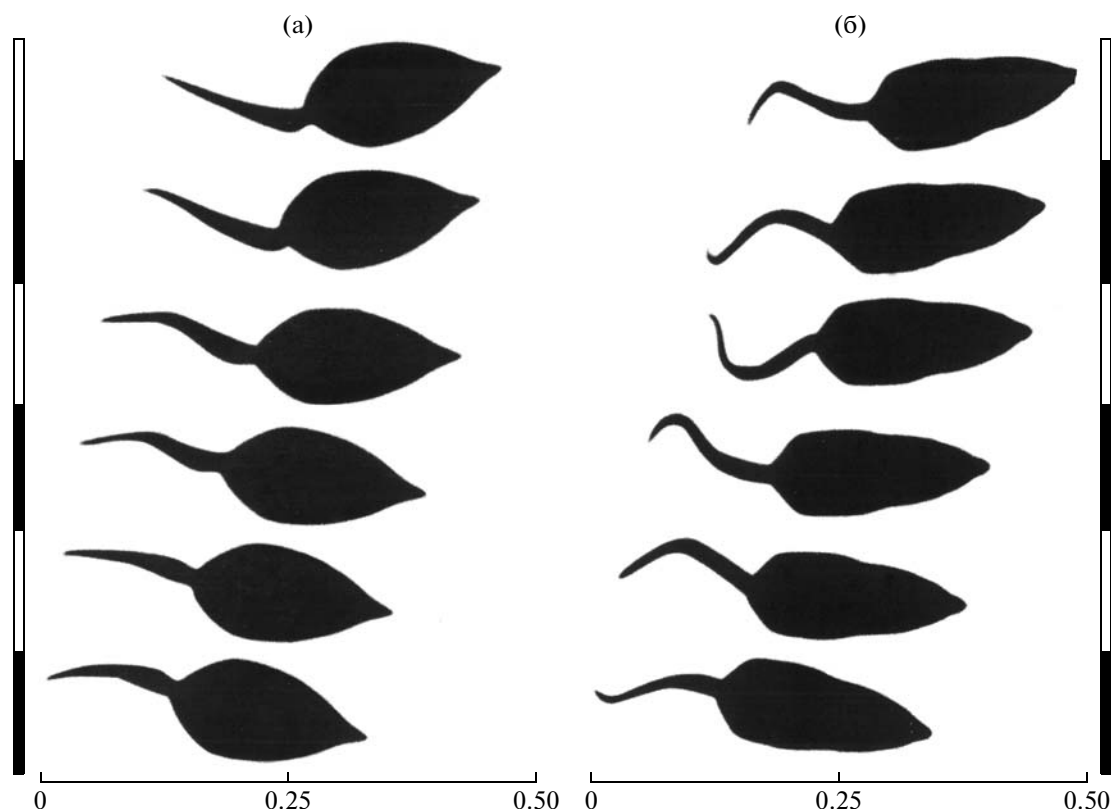


Рис. 2. Покадровое изображение животных при плавании на поверхности (а) и под водой (б). Горизонтальная шкала показывает перемещение животного в метрах. Черно-белые вертикальные шкалы обозначают промежутки времени между отдельными кадрами (0.02 с). При плавании под водой ундуляция хвоста хорошо заметна. При плавании на поверхности ундуляция хвоста выражено слабо. Остальные пояснения в тексте.

ряда других полуводных животных с гребным типом движения (см., например, [4]).

Выраженная ундуляция хвоста при плавании на поверхности, как правило, отсутствовала. В тех случаях, когда все же удавалось идентифицировать бегущую вдоль хвоста волну, скорость ее движения относительно тела сильно менялась и была в среднем существенно ниже скорости поступательного движения самого животного. А именно, если смещение волны относительно тела (l_w) от кадра к кадру описывать линейной зависимостью от смещения самого тела (l_b): $l_w = k \cdot l_b$, то коэффициент пропорциональности k в данном случае будет равен 0.60 ($SD = \pm 0.023$, $R^2 = 0.4$, $n = 337$), достоверно отличаясь от 1 ($p \ll 0.001$). Ундуляционная волна способна создавать тягу только если она движется относительно тела в обратном направлении со скоростью превышающей скорость поступательного движения самого этого тела [5]. Для этого случая $k > 1$. Значения же $k < 1$ означают, что ундулирующие движения хвоста фактически в той или иной степени затрудняют поступательное плавание, создавая дополнительное гидродинамическое сопротивление. Примечательно, что такая слабая ундуляция хвоста преимущественно совпадала с более или менее заметным

отклонением животных от прямой траектории (см. рис. 2), а также наблюдалась и при их резком маневрировании.

Равномерное плавание под водой. Как и при плавании на поверхности, передние лапы не участвовали в создании пропульсивных сил, но рисунок гребных движений задними лапами был иным. Задние лапы двигались исключительно во фронтальной плоскости в течение всего гребного цикла (рис. 1, III). При этом возвратное движение сопровождалось пронацией стопы, так что ее тыльная сторона поворачивалась вниз, а стопа в целом располагалась параллельно фронтальной плоскости тела и двигалась мизинцем вперед. Существенного сжатия стопы, как при плавании на поверхности, не было отмечено.

Скорость плавания животных под водой достоверно отличалась от скорости плавания на поверхности ($p \ll 0.001$) и была почти в два раза выше (табл. 1). Корреляция между скоростью плавания и частотой гребков отсутствовала ($R^2 = 0.02$). Частота гребных движений под водой и на поверхности статистически не отличалась ($p > 0.32$).

При поступательном плавании под водой ундуляция хвоста была всегда хорошо выражена и

однозначно сопряжена с гребными движениями конечностей — основание хвоста всегда поворачивалось навстречу той задней конечности, которая в данный момент находилась в активной фазе гребного цикла и двигалась вбок и назад относительно тела. Но при этом скорость смещения хвостовой волны относительно тела в среднем была равна скорости перемещения самого животного (рис. 3). Это обстоятельство исключает сколько-нибудь значительный вклад ундуляции хвоста в создании гидродинамических сил, поддерживающих поступательное движение [5].

Резкое ускорение при подводном плавании. Резкое ускорение достигалось животными за счет синхронных фронтальных гребков обеими задними конечностями. Передние конечности оставались в положении, характерном для нормального плавания. Показательно, что синхронные гребные движения задних лап блокировали ундуляцию хвоста. Возможно это было вызвано фиксацией основания хвоста при одновременном сокращении правой и левой полусухожилных мышц (*m. semitendinosus*), идущих от первого хвостового позвонка и крестца к голени и участвующих в ретракции задних конечностей. Эти мышцы весьма развиты у выхухоли [6].

Резкие повороты и маневры. Резкие повороты (радиус поворота сравним с длиной тела животного) животные осуществляли фактически за один гребной цикл, нередко разворачиваясь при этом на 90°. Во время такого маневра пронация задней лапы, направленной в сторону поворота, при возвратном движении была менее выражена, чем при прямолинейном плавании, что, очевидно, увеличивало силы гидродинамического сопротивления, действующие на эту конечность, и, соответственно, их суммарный момент, способствующий повороту. В некоторых случаях в середине возвратного движения конечность на время маневра фиксировалась в наиболее отведенном положении, при том, что активный гребок противоположной конечности продолжался в обычном режиме. Кроме того, при всех резких маневрах в качестве поворотного руля животные использовали хвост, причем в случае плавания под водой кратковременные рулевые движения хвоста могли происходить на фоне его ундуляции.

Описанные выше наблюдения позволяют говорить о весьма своеобразном характере локомоторных движений русской выхухоли при плавании. А именно, попеременные гребные движения задних конечностей, осуществляемые в фронтальной плоскости, вызывают весьма сильную ундуляцию хвоста, которая, однако, может быть просто побочным эффектом сокращения полусухожилных мышц (*m. semitendinosus*) и не способна вносить сколько-нибудь существенный вклад

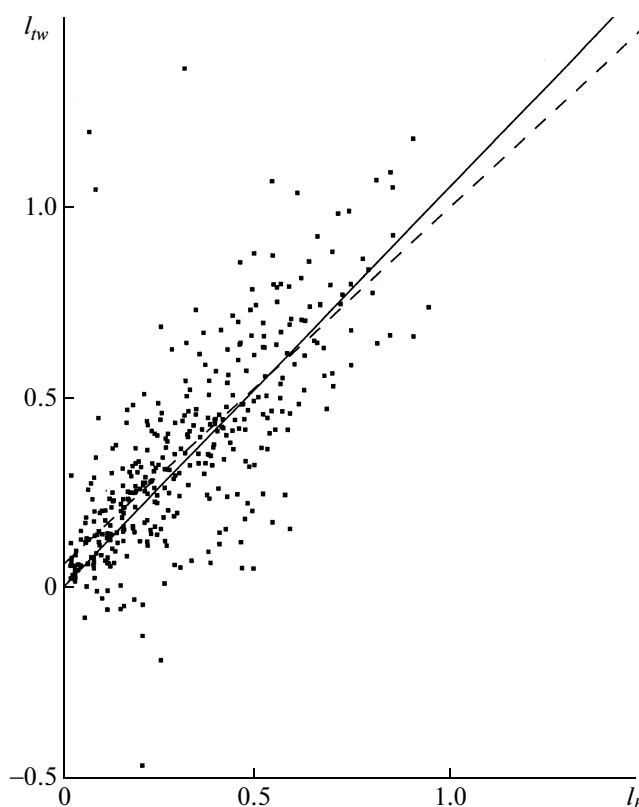


Рис. 3. Связь между поступательным смещением выхухоли (l_b) и перемещением ундуляционной волны вдоль ее хвоста (l_w) при плавании под водой. Величины l_b и l_w измерены в длинах тела животного. Сплошной линией представлена регрессия вида $l_w = k \cdot l_b$. Ее коэффициент k равен 1.06 ($SD = \pm 0.024$, $n = 374$), достоверно ($p \ll 0.001$) отличается от 1, но лишь на 6%. Прерывистой линией представлена регрессия вида $l_w = k l_b + c$, где $k = 0.93$ ($SD = \pm 0.044$) и $c = 0.06$ ($SD = \pm 0.017$), но в данном случае k достоверно меньше 1 ($p \ll 0.001$).

в создание сил тяги. Здесь уместно вспомнить, что у ондатры (*Ondatra zibetica*) ундуляция длинного уплощенного хвоста согласно расчетам [7] может обеспечить максимум около 1.5% требуемой для плавания тяги, хвост же у этого животного, как известно [8], в первую очередь служит своеобразным тепловым окном для регулирования теплоотдачи.

В то же время следует принять во внимание ярко выраженную фронтальную ориентацию задних лап выхухоли при плавании под водой. У других полуводных млекопитающих сходного размера гребные движения задними конечностями отмечены на данный момент только в парасагитальной плоскости как при плавании на поверхности, так и под водой [4, 9, 10]. Выхухоль в активной части гребного цикла сильно отводит задние лапы в сторону от оси тела. Причем, как показывает анализ маневрирования животных в

воде, моменты гидродинамических сил при таких фронтальных гребках могут быть достаточно велики, чтобы обеспечить резкий поворот животного всего лишь за один гребной цикл. Тем не менее отчетливо выраженного рыскания во время прямолинейного плавания не было отмечено. Это позволяет предположить наличие сил, которые компенсируют вращательный эффект фронтальных гребных движений. Возможно, что такая постоянная активная компенсация может быть обеспечена поперечными гидродинамическими силами, возникающими при ундуляции хвоста. Экспериментальная проверка существования такой компенсации, оценка ее энергетической стоимости, как и оценка общей эффективности водной локомоции выхухоли в сравнении с другими полуводными и водными животными, требуют дальнейших исследований.

Авторы выражают признательность Е.В. Романенко и анонимному рецензенту за ряд ценных замечаний.

Работа выполнена при финансовой поддержке проекта “Исследование путей, механизмов и за-

кономерностей формирования биоразнообразия в онто- и филогенезе” в рамках программы “Биологическое разнообразие” РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Бородин Л.П.* Русская выхухоль. Саранск: Мордов. кн. изд-во, 1963. 304 с.
2. *Хахин Г.В., Иванов А.А.* Выхухоль. М.: Агропромиздат, 1990. 191 с.
3. *Fish F.E.* // *Physiol. Biochem. Zool.* 2000. V. 73. № 6. P. 683–698.
4. *Fish F.E., Baudinette R.V.* // *J. Exp. Biol.* 1999. V. 202. № 4. P. 353–363.
5. *Gillis G.B.* // *Amer. Zool.* 1996. V. 36. № 6. P. 656–665.
6. *Dobson G.E.* A Monograph of the Insectivora, Systematic and Anatomical. L.: Van Voorst, 1882. 172 p.
7. *Fish F.E.* // *J. Mammal.* 1982. V. 63. № 4. P. 591–597.
8. *Johansen K.* // *Acta physiol. scand.* 1963. V. 55. № 2–3. P. 160–169.
9. *Мордвинов Ю.Е.* Функциональная морфология плавания птиц и млекопитающих. Киев: Наук. думка, 1984. 168 с.
10. *Fish F.E.* // *J. Exp. Biol.* 1984. V. 110. № 1. P. 183–201.