

ОНТОГЕНЕЗ ЛОКОМОТОРНОЙ ВОЛНЫ СЕВРЮГИ

© 2017 г. В.В. Смолянинов* **, Д.В. Гуляев***

*Институт машиноведения им. А.А. Благонравова РАН, 101990, Москва, Малый Харитоньевский пер., 4;

**Институт теоретической и экспериментальной биофизики РАН,
142290, Пуцино Московской области, ул. Институтская, 3;

***Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, 119334, Москва, ул. Вавилова, 26

E-mail: smolian@mail.ru

Поступила в редакцию 13.07.16 г.

Начиная с первых суток после выклева и в течение пятнадцати следующих суток проведена регулярная киносъемка плавательных движений предличинок севрюги *Acipenser stellatus* Pall. Данные кинорегистрации затем были использованы для определения трех локомоторных характеристик $\{f(v, \theta), A(v, \theta), w(v, \theta)\}$, где f – частота поперечных колебаний, A – амплитуда хвостового плавника, w – скорость локомоторной волны, v – скорость локомоции, θ – номер дня регистрации. Дополнительно сравнивались характеристики длины шага $L(v, \theta)$ и длины волны $\lambda(v, \theta)$, где $L \equiv vT$ – расстояние, проплываемое рыбой за период $T \equiv 1/f$, а $\lambda \equiv wT$. Сделан общий вывод: к концу двухнедельного срока, который совпадает с началом перехода на внешнее питание, плавательные движения предличинок приобретают карангиоидную форму, характерную для взрослых севрюг. При этом частотно-скоростная характеристика представляется математически как обобщенный закон Бейнбриджа: $f = f_0 + f_1 v/H$, содержащий один анатомический параметр общей длины H и пару кинематических параметров f_0 и f_1 , которые вычисляются методом линейной аппроксимации. Именно кинематические параметры изменяются в раннем онтогенезе, когда $1 \leq \theta \leq 15$, но затем при $\theta \geq 15$ они стабилизируются, т.е. сохраняют ту постоянную величину, которая характерна и для взрослых рыб. Аналогичные свойства изменчивости и стабилизации демонстрируют кинематические параметры и других локомоторных характеристик.

Ключевые слова: онтогенез, осетровые, карангиформная локомоция, кинематические синергии.

Для современной биологии развития онтогенетическая изменчивость паттернов локомоторных движений интересна в контексте возможной изменчивости соответствующих нейрофизиологических механизмов или программ локомоторного управления. Однако для адекватной идентификации управляющих функций центральной нервной системы необходимы количественные исследования как законов изменчивости локомоторных движений, так и сопутствующих морфологических свойств. Такого типа исследования пока еще малочисленны и фрагментарны. В литературе имеются отдельные примеры кинорегистрации плавания личинок рыб и земноводных [1–5]. В работе [6] была сделана попытка получить частотно-скоростные характеристики плавания для личинок форели возраста 5,5 месяцев, которые, как оказалось, мало отличаются от аналогичных характеристик взрослой форели [7–9].

В настоящей работе на основе данных кинорегистрации изучена изменчивость ранних плавательных движений предличинок севрюги с первых суток после выклева и в течение 15-ти следующих суток. Выяснилось, что уже к концу этого срока, т.е. в первый период перехода на внешнее питание, плавательные движения предличинок «нормализуются», приобретая, согласно классификации Блайта [10], форму «взрослого типа». Дополнительно в наших исследованиях выявлены следующие свойства плавания предличинок:

1) существование с первых суток регуляции основных характеристик плавания – частоты f и амплитуды A хвостового плавника;

2) более значительный диапазон регуляции этих характеристик в первые дни, чем в последующие;

3) математическая однотипность частотно-скоростных, амплитудно-скоростных и волновых характеристик для стадии желточного мешка и последующих суток развития.

Последнее свойство, по-видимому, можно рассматривать как свидетельство генетической

Сокращения: ЧСХ – частотно-скоростная характеристика, АСХ – амплитудно-скоростная характеристика, ВСХ – волновая-скоростная характеристика.

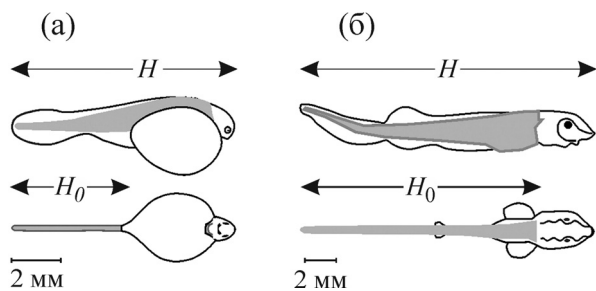


Рис. 1. Внешние контуры тела предличинки севрюги первых суток (а) и шестых суток (б) в двух проекциях: латеральной (вверху) и дорзо-вентральной (внизу).

предопределенности программ управления плавательными движениями рыб.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Условия выращивания предличинки. Оплодотворенную икру севрюги *Acipenser stellatus* Pall., полученную на Волгоградском осетровом заводе, доставляли в Москву в термостатирующем контейнере в атмосфере кислорода. Первые спонтанные изгибания тела у севрюг можно наблюдать уже примерно за двое суток до вылупления. Эти движения, вначале редкие и медленные, к моменту вылупления становятся все более энергичными и служат в данный момент, видимо, для разрыва зародышевых оболочек. Процесс освобождения вылупляющихся зародышей может занимать различное время для различных особей даже в пределах одной партии. Продолжительность периода вылупления в значительной степени зависит от условий инкубации. В лабораторных условиях от момента вылупления единичных зародышей до массового выклева может проходить более суток. В связи с этим для исследования первых локомоторных движений зародыши были искусственно извлечены из зародышевых оболочек на стадии, предшествующей по морфологическим признакам стадии вылупления.

В первые четверо суток после вылупления, пока желточный мешок еще имеет значительные размеры, реальным локомоторным движителем длины H_0 является лишь часть тела (рис. 1), расположенная каудальнее желточного мешка. Позже длина движителя H_0 соответствует длине личинки без головы и хвостового плавника, т.е. длине тела, содержащего мышечный локомоторный аппарат.

Кинорегистрации плавания были выполнены для двух партий предличинки севрюги, чтобы иметь более полный сравнительный материал. Различий в морфологии и свойствах плавания у особей этих двух партий обнаружено не было.

Морфологические характеристики. Гистологическую фиксацию предличинки и личинок проводили для морфометрических целей в растворе Буэна. Зафиксированных особей фотографировали сбоку и сверху (рис. 1), далее по фотографиям для целей этой работы измеряли и определяли следующие величины:

- полную длину рыбы H , измеряемую от конца рыла до конца хвоста (включая плавниковую оторочку);

- длину H_0 изгибаемой активной части тела, для стадий с желточным пузырем это была длина тела за пузырем, а для последующих стадий – вся длина туловища;

- площадь проекции боковой (латеральной) поверхности S_L ;

- площадь наибольшего поперечного (трансверсального) сечения тела S_T .

Эти величины сильно изменяются в первые дни развития (рис. 2), далее они рассматриваются как функции дня развития $\theta = 1 \dots 15$.

Кинорегистрации. Вертикальную кино съемку свободного плавания личинок производили в стационарных условиях 8-миллиметровой кинокамерой «Лада» (48 кадров/с). Масштабные метки в виде сетки или ряда линий (с интервалом 1 или 2,5 мм) постоянно находились в поле зрения. Для съемки рыб отсаживали в чашку Петри диаметром 12–15 см с водным слоем толщиной 1 см. Для упрощения регистрации и упорядочения индивидуальных проплывов в съемочной чашке из целлулоида соорудили «лабиринт», в который попадали плавающие вдоль стенок рыбы. Выход лабиринта соответствовал краю поля зрения, так что выплывающие рыбы пересекали кадр по диагонали. Это простое устройство существенно упростило получение в короткое время необходимой коллекции кинорегистраций.

Графический анализ. Покадровые зарисовки контуров рыб производили по увеличенным проекциям киноизображений. Графический анализ изображений осуществляли в два этапа: на первом этапе использовали «акваториальную систему координат», т.е. фоновую сетку дна – для определения скорости локомоции v , а на втором этапе совершали графический переход в локомоторную систему координат – для определения скорости w локомоторной волны.

На первом этапе для каждого проплыва строили фронтальные траектории, т.е. траектории фронтальной точки головы, а также каудальную траекторию – с целью выделения стационарных фрагментов, а также для графического построения оси локомоции LA . Затем пространственные развертки покадровых изображений рыбы воспроизводили на семействе параллельных осей локомоции, чтобы по зарис-

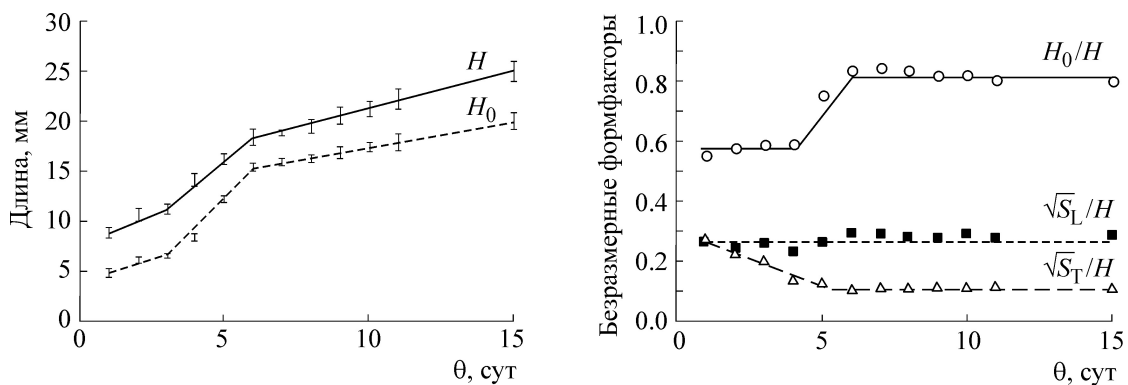


Рис. 2. Морфометрические графики двухнедельного роста предличинки себрюги: H – полная длина рыбы, H_0 – длина изгиба активной части тела, S_L – площадь проекции боковой (латеральной) поверхности, S_T – площадь наибольшего поперечного (трансверсального) сечения тела.

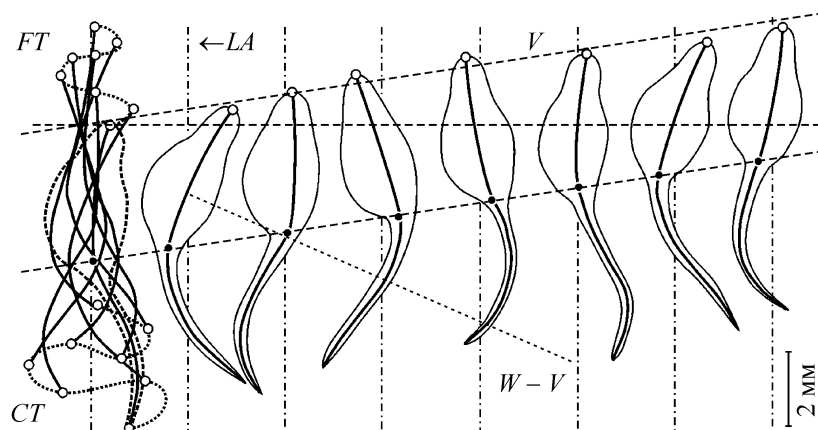


Рис. 3. Пример локомоции двухдневной предличинки себрюги ($\theta = 2$), представленной методом графических построений в акваториальной системе координат. Суперпозиция средних линий ML в левой части демонстрирует построения двух траекторий – фронтальной и каудальной, которые необходимы для идентификации оси локомоции LA . Остальная часть рисунка – пространственная развертка кадровых изображений рыбы относительно семейства параллельных осей локомоции, где наклон вспомогательной прямой V пропорционален скорости локомоции v , а наклон прямой $W - V$ пропорционален разности $w - v$, т.е. разности скоростей волны w и локомоции v .

совкам контуров тела графически восстановить средние линии тела ML (рис. 3).

На втором этапе строили «собственные циклограммы» изгибных колебаний (рис. 4), при этом средние линии ML каждого стационарного фрагмента смещали вдоль осей локомоции LA так, чтобы точки границы между головой и телом имели одинаковые продольные координаты. Собственные циклограммы, по-видимому, многих видов рыб имеют линейную клинообразную форму [12,13]: линейные огибающие такой циклограммы пересекаются в «фокальной точке», которая находится во фронтальной области головы. Форму локомоторного клина рыбы можно количественно характеризовать либо величиной вершинного угла 2α , либо нормированной величиной амплитуды хвостового плавника: $A/H \approx \text{tg}\alpha$.

К первичным кинематическим переменным стационарной локомоции рыбы относятся следующие непосредственно измеряемые величины:

- скорость локомоции v ;
- период поперечных колебаний T или частота $f = 1/T$;
- амплитуда колебаний хвоста A ;
- скорость локомоторной волны w .

Множества первичных переменных, полученные для себрюг одного возраста θ , использовали для идентификации базовых кинематических характеристик:

- $f(v, \theta)$ – частотно-скоростной характеристики (ЧСХ);
- $A(v, \theta)$ – амплитудно-скоростной характеристики (АСХ);

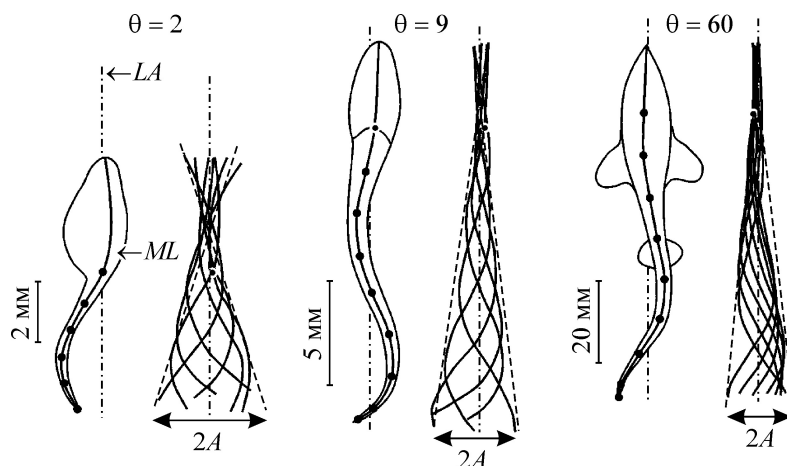


Рис. 4. Локомоторные профили тела и собственные циклограммы в локомоторной системе координат: $\theta = 2$ и $\theta = 9$ – предличинки севрюги, $\theta = 60$ – личинка осетра.

– $w(v, \theta)$ – волновой-скоростной характеристики (ВСХ).

Кроме первичных параметров для сравнительного анализа кинематических свойств локомоторных движений рыб полезны вторичные параметры, определяемые посредством дополнительных вычислений:

– $L \equiv v/f \equiv vT$ – длина шага локомоции;

– $\lambda \equiv w/f \equiv wT$ – длина локомоторной волны;

– $\chi = v/w = L/\lambda$ – волновой фактор кинематической эффективности локомоторной волны.

Метод базовых кинематических характеристик был использован ранее в работе [11] с целью сравнения локомоторных синергий двух типов рыб – угреоидов (минога, угорь, маслюк) и карангиоидов (форель, бычок, осетр).

Личинки осетра. С целью дополнительной оценки финальных свойств локомоторных характеристик предличинки севрюги мы использовали те кинематические характеристики осетра *Acipenser oxyrinchus*, которые описаны в работе [11]. Эти осетры примерно двухмесячного возраста имели общую длину тела $H = 8,5$ см. На приводимых ниже графиках кинематических характеристик данные, относящиеся к личинкам осетра, идентифицируются величиной $\theta = 60$. Севрюги и осетры – разные виды хордовых рыб одного семейства *Acipenser* (Осетровые), они взрослеют и созревают примерно 8–10 лет, достигая длины 100 см и более.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Морфометрические характеристики. Непосредственно после вылупления предличинки имеют длину тела $H \approx 9$ мм, причем почти половина этой длины приходится на желточный

мешок (см. рис. 1), который фактически лишает прилегающую к нему часть миотомальной мускулатуры вклада в создание движущей силы. К пятнадцатым суткам предличинки удлиняются более чем в два раза – имеют длину тела $H \approx 25$ мм, а длина туловища составляет $4/5$ общей длины, т.е. $H_0/H \approx 0,8$. Видимо, в дальнейшем развитии это отношение сохраняется, ибо оно характерно и для двухмесячных осетров.

Графики возрастного изменения полной длины $H(\theta)$ и локомоторной длины $H_0(\theta)$ являются в целом монотонно возрастающими (рис. 2), но не являются, так сказать, «гладкими». В исследованном двухнедельном интервале развития ($\theta \in \{1, \dots, 15\}$), графики $H(\theta)$ и $H_0(\theta)$ содержат три квазилинейных участка – начальный, переходной и финальный, которые аппроксимированы тремя прямолинейными отрезками. Существование трех участков изменчивости двух выделенных длин более наглядно проявляется на графике относительной локомоторной длины H_0/H . Первые трое суток это соотношение постоянно и составляет $\approx 0,55$. Затем в переходной период (четверо–пятеро суток) происходит редукция желточного пузыря, проявляющаяся в почти скачкообразном переходе (см. рис. 2) на новый уровень отношения $H_0/H \approx 0,82$, который фактически устанавливается в фазе перехода на активное питание ($\theta \approx 9$) и сохраняется у севрюг в дальнейшем развитии.

Мы не приводим здесь первичные графики возрастного изменения площади проекции боковой поверхности $S_L(\theta)$ и площади наибольшего поперечного сечения тела $S_T(\theta)$, так как оказалось, что онтогенетические свойства изменчивости этих площадей более лаконично

описываются с помощью безразмерных форм-факторов:

$$\sigma_L \equiv (S_L)^{1/2}/H, \quad \sigma_T \equiv (S_T)^{1/2}/H.$$

Как можно видеть (см. рис. 2), зависимость $\sigma_L(\theta)$ практически постоянна, а зависимость $\sigma_T(\theta)$ имеет начальный убывающий участок, приходящийся на фазу желточного пузыря, но позже тоже сохраняет постоянное значение, т.е. общее свойство таково:

$$\theta > 5 \Rightarrow \sigma_L = \text{const} \approx 2/7; \quad \sigma_T = \text{const} \approx 1/9.$$

В первые дни величина S_T практически равна площади поперечного сечения желточного пузыря и в первые сутки $\sigma_T \approx 1/4$. После редукции пузыря область максимального сечения соответствует границе головы и тела.

Итак, из постоянства ареальных форм-факторов следует, что определяющим параметром двух базовых площадей тела является длина тела:

$$S_L = (\sigma_L H)^2 \approx 0,08H^2; \quad S_T = (\sigma_T H)^2 \approx 0,012H^2,$$

т.е. макроонтогенез формы тела удовлетворяет принципу линейного подобия.

Начальные движения. Как отмечалось выше, только что извлеченные из оболочек зародыши способны совершать нерегулярные изгибные движения тела – это изгибы в форме простой дуги, не имеющие признаков бегущей волны, т.е. осуществляемые по принципу «стоячей волны». Вероятно, дугообразные изгибные колебания представляют те начальные движения, которые предназначены (запрограммированы) для осуществления разрыва оболочки и освождения от нее. Немного позже частота этих колебаний повышается, через некоторое время (в нашем случае три часа) у предличинок севрюг наблюдаются признаки локомоторной волновой активности тела.

В течение первых шести часов после извлечения из оболочек предличинки либо «плавают на месте», либо совершают круговые перемещения по окружности с радиусом, равным примерно длине их тела, либо во время проплывов передвигаются на боку или в перевернутом положении. Поэтому кино съемку мы проводили после того, как предличинки были способны во время проплыва выдерживать нормальную дорзо-вентральную ориентацию тела. Кроме того, в первые четверо суток постнатального развития у предличинок севрюги фазы колебательной активности перемежаются периодами неподвижности. При этом в первые сутки период локомоции занимает секунды, а последующая неподвижность может составлять минуты, по мере развития интервалы неподвижности все

укорачиваются и, наконец, на пятые сутки предличинки переходят на постоянное плавание.

Локомоторные движения предличинок на стадии желточного мешка, особенно в первые двое суток, визуально значительно отличаются от последующего плавания предличинок большей «размашистостью» движений, т.е. большей относительной амплитудой поперечных колебаний как передней, так и хвостовой частей (см. рис. 4). Сопутствующее свойство высокоамплитудных колебаний – относительно высокая частота.

Для стартовой стадии «становления» локомоторных движений волнового типа характерно отсутствие корреляции частоты f и амплитуды A колебаний со скоростью локомоции v , но затем такая корреляция появляется. При этом предличинки первых суток способны согласованно (синергично) изменять и частоту f , и амплитуду A . Это свойство синергичного локомоторного управления закрепляется в дальнейших стадиях онтогенеза, а прогресс повышения качества плавательных движений предличинок проявляется в снижении и частоты f , и относительной амплитуды A/H .

Таким образом, «обучение» плавательным движениям выражается у предличинок следующим двояким образом:

- 1) в формировании амплитудно-частотной синергии $A(f)$;
- 2) в повышении относительной эффективности плавания – для достижения некоторой относительной скорости v/H используется и меньшая относительная амплитуда, и меньшая частота локомоторных колебаний.

Рассмотрим онтогенетические свойства базовых, т.е. указанных выше первичных кинематических характеристик – ЧСХ, АСХ и ВСХ.

Частотно-скоростные характеристики. В пределах каждых суток, т.е. при $\theta = \text{const}$, зависимости $f(v, \theta)$ всего онтогенетического семейства ЧСХ являются примерно линейными (рис. 5), так как удовлетворяются линейной аппроксимацией, представляющей собой обобщенный кинематический закон Бейнбриджа [7,9,11]:

$$f = f_0 + f_1 v/H = (c_0 + v/H)/(L_m/H) \Rightarrow \quad (1) \\ \Rightarrow c_0 = f_0 f_1, \quad L_m/H = 1/f_1.$$

Здесь аддитивный параметр f_0 имеет кинематический смысл «начальной частоты локомоции», поскольку, согласно аппроксимации (1), если скорость $v = 0$, то частота $f = f_0$. Безразмерный мультипликативный параметр f_1 определяет, с одной стороны, наклон линейной частотной характеристики, а с другой – обратная величина этого параметра определяет нормированную величину максимальной длины

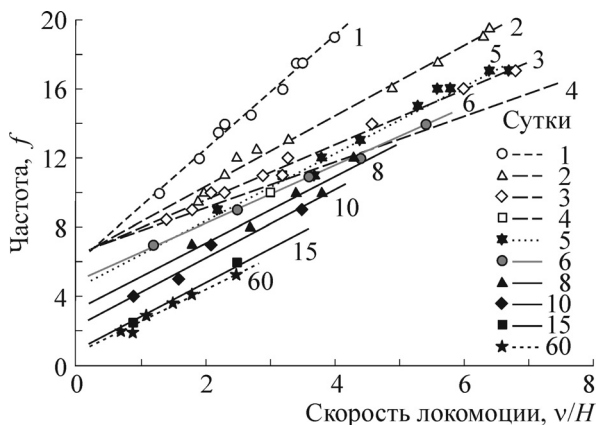


Рис. 5. Кинематическое семейство $\{f(v, \theta)\}$ линейных частотно-скоростных характеристик, ранжированное по указанным суткам регистрации: $\theta = 1 \dots 15$ – предличинки севрюги, $\theta = 60$ – личинка осетра. Приведенная легенда соответствия точек и линий суткам регистрации используется и далее как графический стандарт (см. рис. 6–9).

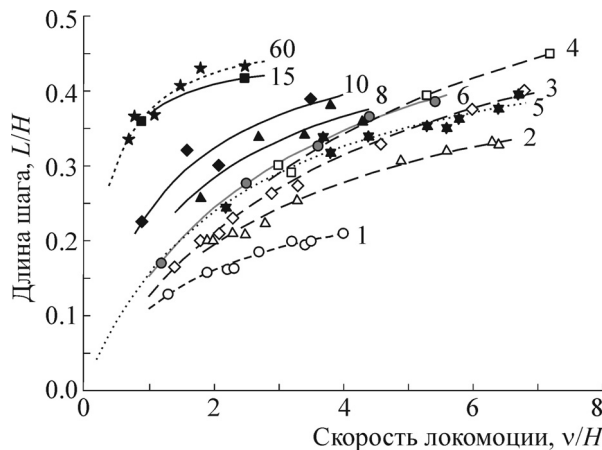


Рис. 6. Кинематическое семейство $\{L(v, \theta)\}$ скоростных зависимостей длины шага (графическая легенда возрастных характеристик – как на рис. 5).

шага L_m/H . Действительно, используя кинематическое определение длины шага и учитывая определение ЧСХ (1), получаем гиперболическую аппроксимацию:

$$L = vT = v/f \Rightarrow \frac{L}{H} = \frac{v/H}{f_0 + f_1 v/H} = \frac{L_m}{H} \frac{v/H}{c_0 + v/H} \quad (2)$$

Как и следовало ожидать, такая аппроксимация удовлетворительно согласуется с экспериментальными данными (рис. 6): в каждом изохронном случае, когда $\theta = \text{const}$, увеличение скорости v/H сопровождается увеличением длины шага L/H . Из аппроксимации (2) при этом следуют два асимптотических вывода:

- (1°) если $v \rightarrow 0$, то и $L \rightarrow 0$;
- (2°) если $v \rightarrow \infty$, то $L \rightarrow L_m$.

Следовательно, величина L_m – это теоретическая максимальная длина шага, достижимая лишь асимптотически.

Параметры f_0 и L_m/H зависимостей (1) и (2) по-разному изменяются в первые четверо и последующие сутки (см. рис. 5 и 6), т.е. в стадии желточного пузыря и после его редукции. В интервале $1 \leq \theta \leq 4$ начальная частота практически постоянна, $f_0 = 6$, а максимальная длина шага L_m/H увеличивается, т.е. в этот период уменьшается только наклон ЧСХ. Затем при $\theta \geq 5$ оба параметра постепенно уменьшаются. Теперь одновременно с опусканием зависимости $f(v)$ происходит некоторое увеличение ее наклона. Таким образом, на рубеже четвертых и пятых суток происходит своеобразное скачкообразное изменение в свойствах изменчивости ЧСХ.

Амплитудно-скоростные характеристики. На рис. 7 представлены экспериментальные данные амплитудных зависимостей $A(v, \theta)$: для $\theta = 1$ зависимость амплитуды A от скорости v/H довольно крутая, тогда как при $\theta \geq 10$ величина A в диапазоне зарегистрированных скоростей локомоции слабо зависит от скорости v/H .

Аппроксимацию изохронных АСХ $A(v, \theta = \text{const})$ всего онтогенетического семейства вполне хорошо осуществляет следующая гиперболическая функция:

$$\frac{A}{H} = \frac{v/H}{a_1 + a_0 v/H} = \frac{A_m}{H} \frac{v/H}{c_2 + v/H} \Rightarrow c_2 = a_1/a_0, \quad (3)$$

$$A_m/H = 1/a_0,$$

которая имеет ту же дробно-линейную структуру, что и функция (2). Из формулы (3) следует, что обратные величины амплитуды $1/A$ и скорости $1/v$ связаны линейной зависимостью: $1/A = a_0 + a_1/v$, которая и использовалась нами в компьютерных вычислениях параметров a_0 и a_1 . Затем для описания формы АСХ выделяется асимптотический параметр $A_m/H = 1/a_0$, определяющий нормированную величину максимальной амплитуды, а также характеристический параметр $c_2 = a_1/a_0$. Таким образом, A_m – это «максимальная амплитуда», к которой стремится амплитуда $A(v)$ при $v \rightarrow \infty$.

Волновые-скоростные характеристики. В качестве третьей базовой характеристики плавления предличинок севрюги выделена зависимость скорости локомоторной волны w от скорости локомоции v , т.е. зависимость $w(v)$ – волновая скоростная характеристика. Индивидуальные ВСХ предличинок одного возраста

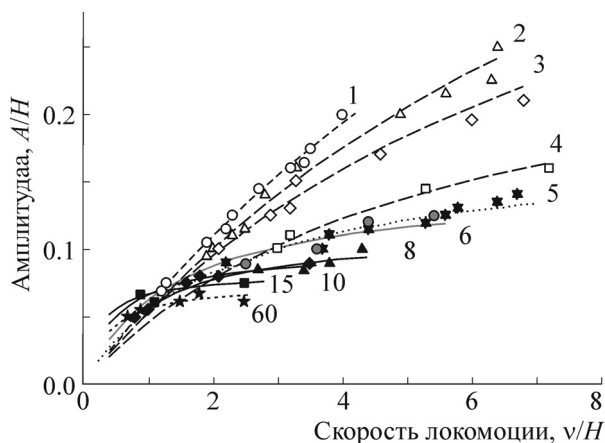


Рис. 7. Кинематическое семейство $\{A(v, \theta)\}$ гиперболических частотно-амплитудных характеристик (графическая легенда возрастных характеристик – как на рис. 5).

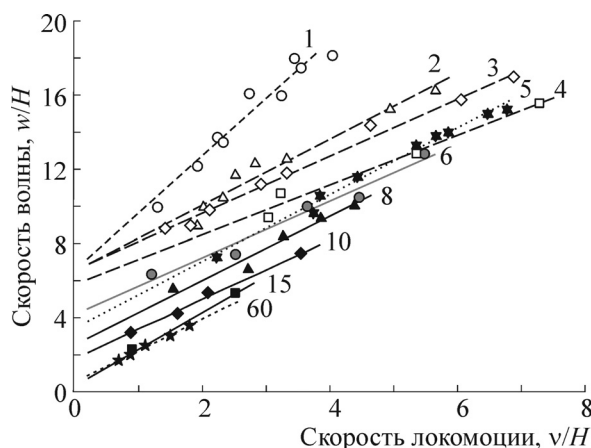


Рис. 8. Кинематическое семейство $\{w(v, \theta)\}$ линейных волновых скоростных характеристик (графическая легенда возрастных характеристик – как на рис. 5).

являются линейными – подобно ЧСХ (1), они аппроксимируются линейными функциями:

$$w/H = w_0 + w_1 v/H \equiv (c_1 + v/H)/\chi_m \Rightarrow c_1 = w_0/w_1, \quad (4)$$

$$\chi_m = 1/w_1.$$

Здесь χ_m – асимптотическая величина «волнового фактора»:

$$\chi = v/w = L/\lambda \Rightarrow \chi = \frac{v/H}{w_0 + w_1 v/H} = \chi_m \frac{v/H}{c_1 + v/H}. \quad (5)$$

Фактор χ представляет самостоятельный интерес как критерий локомоторной эффективности волнового движителя рыб, а также других организмов (червей, жгутиковых и др.).

Если построить семейства ВСХ $w(v, \theta)$ в графической форме (рис. 8), а затем сравнить их с рассмотренными выше графиками семейства ЧСХ (рис. 5), то обнаружится их линейное подобие. Таким образом, онтогенетическая изменчивость ВСХ $w(v, \theta)$ примерно повторяет аналогичную изменчивость ЧСХ.

Как объяснить онтогенетическое подобие ВСХ и ЧСХ?

Необходимое объяснение такого подобия следует из определения скорости локомоторной волны: $w = \lambda f$, при соблюдении принципа постоянства длины волны, т.е. условия $\lambda = \text{const}$.

Графики скоростной и возрастной изменчивости длины волны $\lambda(v, \theta)$ приведены на рис. 9. Эти графики демонстрируют, с одной стороны, индивидуальную инвариантность длины волны – постоянство величины λ при разных скоростях локомоции у предличинок одного возраста; с другой стороны, в онтогенезе величина λ изменяется мало – для стадии жел-

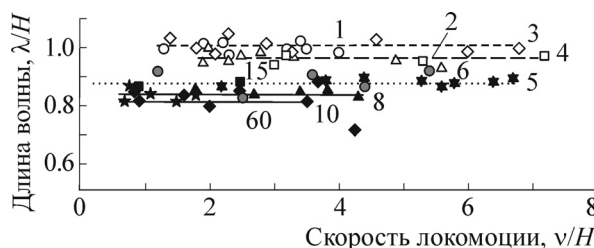


Рис. 9. Кинематическое семейство $\{\lambda(v, \theta)\}$ скоростных зависимостей длины волны (графическая легенда возрастных характеристик – как на рис. 5).

точного пузыря характерна величина $\lambda/H \approx 1$, т.е. $\lambda \approx H$, а после этой стадии проявляется тенденция $\lambda/H \approx 0,8$, т.е. $\lambda \approx H_0$.

Свойства возрастной изменчивости параметров кинематических характеристик обсуждаются ниже.

ОБСУЖДЕНИЕ

Математические формулы локомоторных характеристик – формулы (1)–(5) – представлены выше в двух форматах. Формулы первичного формата используют аппроксимационные параметры множества **A**, а формулы вторичного формата – характеристические параметры множества **B**, где

$$A \equiv \{f_0, f_1; w_0, w_1; a_1, a_0\},$$

$$B \equiv \{c_0, L_m/H; c_1, \chi_m; c_2, A_m/H\}.$$

Множества **A** и **B** математически эквивалентны: если известны все элементы одного из этих множеств, то вычислимы все элементы другого. Совместное сравнительное рассмотрение всех параметров этих множеств, конечно,

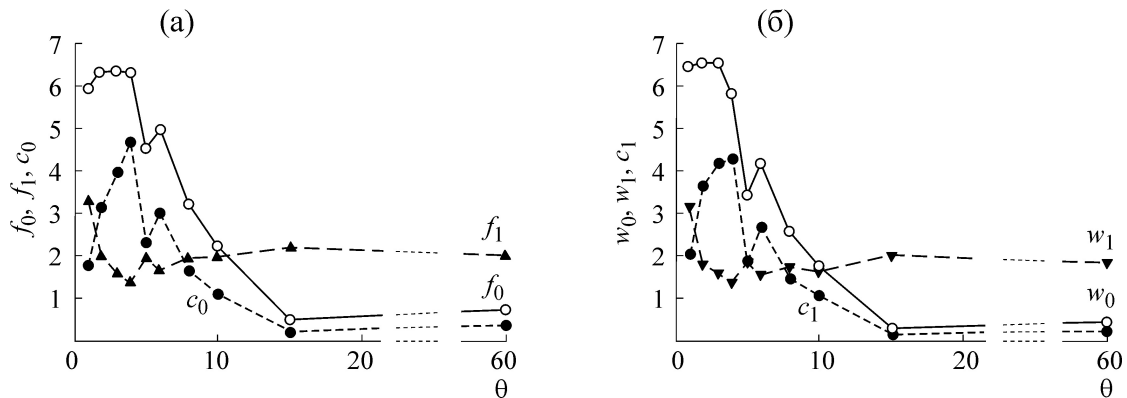


Рис. 10. Возрастная изменчивость параметров кинематических характеристик: (а) – параметры ЧСХ $\{f_0, f_1, c_0 = f_0/f_1\}$; (б) – параметры ВСХ $\{w_0, w_1, c_1 = w_0/w_1\}$.

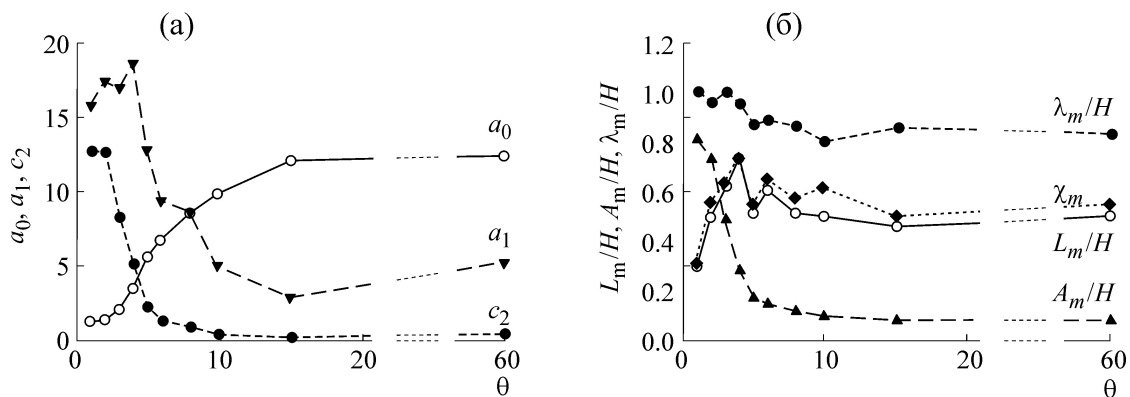


Рис. 11. Возрастная изменчивость параметров АСХ: (а) – $\{a_0, a_1, c_2 = a_1/a_0\}$; (б) – L_m – максимальная длина шага, A_m – максимальная амплитуда, λ_m – длина волны, χ_m – волновой фактор.

логически избыточно, но полезно для более наглядного выявления локомоторных синергий рыб [11].

Сводное резюме возрастной изменчивости двенадцати параметров множеств А и В дают графики, представленные на рис. 10 и 11.

Обратим сначала внимание на примерно одинаковые пары параметров ЧСХ и ВСХ (рис. 10а,б). Здесь важно, что равенство $f_0 \approx w_0$ имеет место в первые четверо суток, т.е. при наличии желточного мешка, когда $1 \leq \theta \leq 4$, и когда $f_0 \approx w_0 \approx 6$ Гц, а также в последующие сутки, когда $5 \leq \theta$, и при этом данные параметры монотонно убывают примерно до величины 0,4 Гц. Равенство второй пары $f_1 \approx w_1$ тоже соблюдается в течение всего периода наблюдений, несмотря на противоположную кинетику: в первые четверо суток эти параметры синхронно убывают – от уровня $f_1 \approx w_1 \approx 3$ до уровня $f_1 \approx w_1 \approx 1,5$, а в дальнейшем сохраняется уровень $f_1 \approx w_1 \approx 2$.

Понятно, что равенство третьей пары $c_0 = c_1$ обеспечивается первыми двумя, поэтому оно выполняется для всех $\theta \geq 1$. Далее мы будем это равенство интерпретировать как теоретически потребную локомоторную синергию и будем называть характеристическим, поскольку оно устанавливает связь двух локомоторных характеристик – ЧСХ и ВСХ. Теоретическая связь этих характеристик проявляется в общем кинематическом определении длины волны $\lambda \equiv w/f$, развернутая запись которого выражается формулой:

$$\frac{\lambda}{H} = \frac{w_0 + w_1 v/H}{f_0 + f_1 v/H} = \frac{\lambda_m}{H} \frac{c_1 + v/H}{c_0 + v/H}, \tag{6}$$

где $\lambda_m/H \equiv w_1/f_1$, $c_0 \equiv f_0/f_1$, $c_1 \equiv w_0/w_1$. В общем теоретическом случае, когда $c_0 \neq c_1$, длина волны $\lambda = \lambda(v, \theta)$ – зависит от скорости локомоции. Тогда она изменяется в пределах от начальной величины: $\lambda_0 = \lambda(v = 0; \theta) = \lambda_m c_1/c_0 = w_0/f_0$, до асимптотической величины $\lambda_\infty = \lambda(v = \infty;$

θ). Однако, в частном случае равенства $c_0 = c_1$ соблюдается принцип постоянства длины волны – согласно формуле (6):

$$c_0 = c_1 = c \rightarrow \lambda_0 = \lambda_m \rightarrow \lambda/H = \text{const} = \lambda_m/H. \quad (7)$$

Слабое онтогенетическое уменьшение λ_m/H – от уровня $\lambda_m/H = 1$, когда $1 \leq \theta \leq 4$, до уровня $\lambda_m/H \approx 0,83$, когда $5 \leq \theta$, демонстрирует соответствующий график (рис. 11б). Благодаря этому уменьшению длины волны λ_m/H происходит слабое увеличение волнового фактора $\chi_m = L_m/\lambda_m$ – в сравнении с длиной шага L_m/H (см. рис. 11б).

Теперь сравним параметры ЧСХ (рис. 10а) и АСХ (рис. 11а). Здесь следует сравнивать график $f_0(\theta)$ с графиком $a_1(\theta)$, а также $f_1(\theta)$ с $a_0(\theta)$. Хотя члены этих пар имеют общие свойства, мы на них не будем останавливаться. Более важная общность ЧСХ и АСХ выявляется в сравнении графиков $c_0(\theta)$ и $c_2(\theta)$: эти графики принципиально различны в период желточного мешка, но практически совпадают при его отсутствии. Онтогенетические отношения трех характеристических констант выразим кратко следующими импликациями:

$$1 \leq \theta \leq 4 \rightarrow c_0 = c_1 = c, \quad c_2 > c; \quad (8)$$

$$5 \leq \theta \rightarrow c_0 = c_1 = c_2 = c. \quad (9)$$

Случай равенства только двух характеристических параметров, т.е. вида (8), будем далее называть диадной синергией, а случай равенства трех характеристических параметров, т.е. вида (9), – триадной синергией. Эти случаи локомоторных синергий следует различать и выделять специальными терминами еще и потому, что они обнаруживаются у взрослых рыб [11]. Факт близости возрастных графиков трех характеристических параметров, т.е. случай (9), заслуживает отдельной иллюстрации (рис. 12), на которой общая константа определена как средняя величина: $c = (c_0 + c_1 + c_2)/3$.

Введем в рассмотрение величину $u = 4A/T = 4Af$, т.е. среднюю скорость поперечных перемещений хвостового плавника. Индикатором эффективности амплитудного управления может служить амплитудный фактор:

$$\gamma = \frac{v/H}{u/H} = \gamma_m \frac{c_2 + v/H}{c_0 + v/H} = \frac{L/H}{4A/H} \Rightarrow \gamma_m \equiv \frac{L_m}{4A_m}. \quad (10)$$

Этот фактор характеризует не только отношение скорости локомоции к поперечной скорости, $\gamma = v/u$, но и отношение длины шага L к учетверенной амплитуде $4A$ (величина $4A$ – это, так сказать, *поперечная длина шага* или расстояние, проходимое задней кромкой хво-

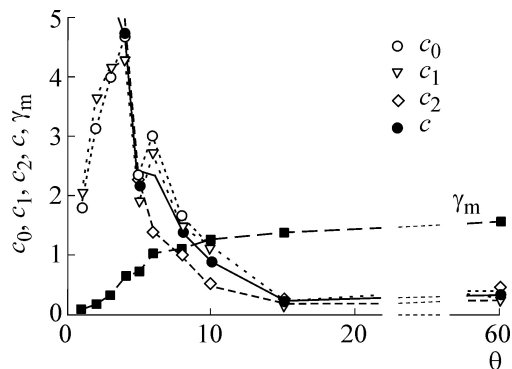


Рис. 12. Характеристические параметры $\{c_0, c_1, c_2, c\}$ и амплитудный фактор γ_m .

стового плавника за период колебаний). Из формулы (10) следует:

$$c_0 = c_2 \rightarrow \gamma = \text{const} = \gamma_m, \quad (11)$$

т.е. диадную синергию $c_0 = c_2$ допустимо интерпретировать как соблюдение принципа постоянства амплитудного фактора.

Таким образом, триадная синергия $c_0 = c_1 = c_2 = c$ – это результат соблюдения двух принципов: *принцип постоянства длины волны* обеспечивает равенство $c_0 = c_1$, а принцип постоянства амплитудного фактора – равенство $c_0 = c_2$.

Остается обсудить свойства возрастной изменчивости общей характеристической константы c . В работе [11] выявлен эталонный статус локомоторной кинематики взрослой форели, которая подчиняется триадной синергии вида:

$$c_0 = c_1 = c_2 = 1, \quad (12)$$

т.е. здесь общая константа $c = 1$ является унитарной. Учитывая этот факт, удобно называть гипофорелевыми варианты, в которых $c < 1$, а варианты $c > 1$ – гиперфорелевыми.

Если обратиться к графикам пар параметров $\{f_0, f_1\}$, $\{w_0, w_1\}$ и $\{a_0, a_1\}$, видно (рис. 10 и 11), что они пересекаются в интервале девятих суток, следовательно, именно в эти сутки предличинки себрюги достигают уровня форелевой кинематики (12), обладая до этого времени гиперфорелевой кинематикой. Любопытно, что после «дня форели» прогрессирует гипофорелевая кинематика, достигая уровня $c \approx 0,34$. На этом, видимо, заключительном этапе совершенствования себрюжьей кинематики немного увеличивается амплитудный фактор γ_m (рис. 12), а также, возможно, длина шага L_m/H и волновой фактор χ_m (см. рис. 11б).

Что касается максимальной амплитуды A_m/H , то она вначале весьма велика: $A_m/H \approx$

0,8 (см. рис. 11б), затем круто уменьшается в период желточного мешка, а далее более медленно, но неуклонно уменьшается, достигая уровня $A_m/H \approx 0,08$.

Итак, в процессе онтогенеза происходят, на первый взгляд, парадоксальные явления: на фоне прогрессивного убывания амплитуды и частоты колебаний кинематическая эффективность плавания не только не снижается, но, напротив, повышается с выравниванием по всему диапазону скоростей плавания. Поэтому динамическое обоснование этого парадокса – весьма актуальная фундаментальная задача.

В заключение следует отметить, что онтогенетическое формирование локомоторных синергий происходит синергично со структурно-функциональным формированием как нервной [5,8] – управляющей, так и мышечной [10,14] – исполнительской – систем. Нервно-мышечную идентификацию локомоторных синергий еще предстоит разработать, поскольку системные задачи для такого моделирования еще не поставлены.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. P. D. Nieuwkoop and J. Faber, *Normal tables of Xenopus Laevis (Daudin)* (North Holland Publ. Comp., Amsterdam, 1956).
2. L. Gallien and O. Bidaud, *Bull. Societe Zool. France* **84**, 22 (1959).
3. G. W. Piavis, in *The Biology of Lampreys* (Acad. Press, New York, 1971), Vol. 1, pp. 361–400.
4. G. M. Schreckenber and A. G. Jacobson, *Dev. Biol.* **42**, 391 (1975).
5. J. A. Kahn, A. Roberts, and S. M. Kashin, *J. Exp. Biol.* **99**, 175 (1982).
6. C. Proctor, P. R. L. Mosse, and R. C. L. Hudson, *J. Fish Biol.* **16**, 309 (1980).
7. R. Bainbridge, *J. Exp. Biol.* **35**, 109 (1958).
8. S. Grillner and S. Kashin, in *Neural Control of Locomotion* (Plenum Press, New York and London, 1976), pp. 181–201.
9. P. W. Webb, *Bull. Fish Res. Bd Can.* **190**, 1 (1975).
10. A. R. Blight, *Biol. Rev.* **52**, 181 (1977).
11. В. В. Смолянинов, *Биофизика* **62** (1), 93 (2017).
12. В. В. Смолянинов, *Биофизика* **46** (4), 746 (2001).
13. В. В. Смолянинов и С. М. Кашин, в кн. *Биология океана* (Наука, М., 1977), т. 1, сс. 40–53.
14. H. Kryvi, P. R. Flood, D. Gulyaev, *Cell Tissue Res.* **212**, 117 (1980).

Ontogeny of the Locomotor Wave of Sevruga

V.V. Smolyaninov* ** and D.V. Gulyaev***

*Blagonravov Institute of Machines Science, Russian Academy of Sciences,
Maly Kharitonyevsky per. 4, Moscow, 101990 Russia

**Institute of Theoretical and Experimental Biophysics, Russian Academy of Sciences,
ul. Institutskaya 3, Pushchino, Moscow Region, 142290 Russia

***Koltzov Institute of Developmental Biology, Russian Academy of Sciences, Moscow, ul. Vavilova 26, 119334 Russia

Since first day after creep out of the eggshell and within 15 next days regular filming of swimming movements of prelarvae of sevruga *Acipenser stellatus* Pall was made. These film shots were then used for identification of three characteristics of locomotion $\{f(v, \theta), A(v, \theta), w(v, \theta)\}$, where f is the frequency of transverse oscillation, A is the amplitude of the tail fin, w is the speed of the locomotor wave, v is the speed of locomotion, θ is the number of day of film recording. Furthermore, characteristics of the length of the step $L(v, \theta)$ and the length of wave $\lambda(v, \theta)$, where $L = vT$ is the distance floated by fish during $T = 1/f$, and $\lambda = wT$, are compared. The general conclusion drawn was that by the end of a two-week period which coincides with the beginning of transition to an external food, swimming movements of prelarvae get the carangiform mode, characteristic of the adult's sevruga. Here the frequency-speed characteristic is represented mathematically as the generalized law of Bainbridge: $f = f_0 + f_1 v/H$. This law contains one anatomic parameter of total length H and still pair of kinematic parameters f_0 and f_1 which are calculated by a method of linear approximation. Kinematic parameters change in early ontogeny when $1 \leq \theta \leq 15$, but then when $\theta \geq 15$, they are stabilized, i.e. keep the constant value which is also characteristic of adult fishes. Similar properties of variability and stabilization show kinematic parameters and other locomotion characteristics.

Key words: ontogenesis, sturgeon, carangiform locomotion, kinematic synergies