

ЛОКОМОТОРНЫЕ СИНЕРГИИ РЫБ

© 2017 г. В.В. Смолянинов* **

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

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

E-mail: smolian@mail.ru

Поступила в редакцию 19.06.16 г.

Локомоторные синергии плавания рыб первично представляются тремя кинематическими характеристиками $\{f(v), A(v), w(v)\}$, где f – частота поперечных колебаний, A – амплитуда хвостового плавника, w – скорость локомоторной волны, v – скорость локомоции. Дополнительно сравниваются характеристики длины шага $L(v)$ и длины волны $\lambda(v)$, где $L \equiv vT$ – расстояние, проплываемое рыбой за период $T \equiv 1/f$, а $\lambda \equiv wT$. Эти кинематические характеристики получены на основе кинорегистраций для шести видов рыб, три из которых относятся к угреформному типу и три – к карангиформному типу. Постоянство длины волны λ при всех скоростях v – общий признак этих двух форм. При этом угреиды реализуют однопараметрический вариант локомоторного управления – изменение скорости локомоции v достигается посредством изменения только скорости волны w при постоянстве амплитуды колебаний; карангииды используют двухпараметрический вариант управления – кроме скорости волны w изменяется и амплитуда колебаний тела и хвостового плавника.

Ключевые слова: локомоция рыб, изгибные колебания, бегущие волны, кинематические характеристики.

Понятие *синергии*, согласно известному определению Н.А. Бернштейна [1], относится к координационной организации двигательной активности организмов, т. е. посредством синергии достигается стандартная целенаправленная редукция избыточных свобод локомоторных и других произвольных движений. В целостном пространственно-временном образе локомоторного стереотипа следует различать, с одной стороны, структурные степени свободы, допускающие в разных типах движений реализации разных форм локомоторного органа, а с другой стороны, функциональные («параметрические») свободы, обеспечивающие реализации разных режимов перемещений, например, с разными скоростями.

В настоящей работе предлагается полная параметрическая классификация локомоторных движений рыб, основанная на выделении базовых кинематических характеристик. Тело рыбы, благодаря гибкости, допускает существование многих разных изгибных форм своего локомоторного органа – тела и хвостового плавника.

Редукция структурных свобод гибкого тела достигается у рыб посредством формирования бегущей волны поперечных колебаний – *локомоторной волны*. Наглядный образ кинематики локомоторной волны дают «*локомотограммы*» – последовательности средних линий тела рыбы (рис. 1), которые первично получают методом покадрового рисования этих линий по последовательным видеокдрам. Рис. 1 иллюстрирует два варианта локомотограммы:

1) представление в *акваториальной системе координат*, которая сначала необходима для построения оси локомоции с целью идентификации стационарных фрагментов локомоции, а затем для измерения длины шага L , периода T или частоты $f = 1/T$, а также скорости локомоции $v = L/T = Lf$;

2) представление в *локомоторной системе координат*, она необходима для измерения скорости волны w , длины волны $\lambda = wT = wf$, для построения огибающих и определения либо амплитудного угла α , либо амплитуды A хвостового плавника, $A/H \approx \operatorname{tg}\alpha$, здесь и далее H – длина рыбы.

Функциональные свободы управления скоростью локомоции обеспечиваются переменными параметрами локомоторной волны, такими как частота, амплитуда и скорость волны. То-

Сокращения: ЧСХ – частотно-скоростная характеристика, АСХ – амплитудно-скоростная характеристика, ВСХ – волновая скоростная характеристика, ППАФ – принцип постоянства амплитудного фактора, ППДВ – принцип постоянства длины волны.

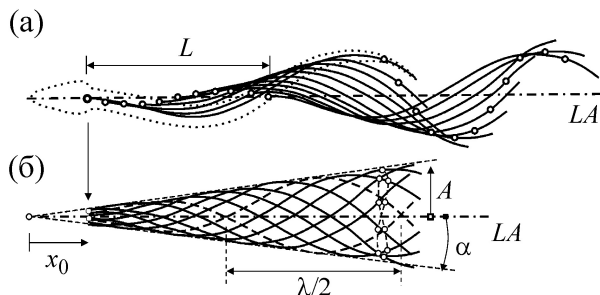


Рис. 1. Локомоторные диаграммы бегущей изгибающей волны тела рыбы: (а) – акваториальная («абсолютная») система координат, (б) – локомоторная («относительная») система координат. Обозначения: LA – ось локомоции, L – длина шага, λ – длина волны, A – амплитуда, α – амплитудный угол линейных огибающих.

гда локомоторные синергии представляются базовыми кинематическими характеристиками $\{f(v), A(v), w(v)\}$, которые определяют зависимости частоты поперечных колебаний f , амплитуды хвостового плавника A и скорости локомоторной волны w от скорости локомоции v . Базовые характеристики имеют фиксированную функциональную форму: $f(v)$ и $w(v)$ – линейные формы, а $A(v)$ – гиперболическая форма, порождая инверсной линейной формой (см. ниже). Поэтому вариации базовых характеристик обеспечивают соответствующие пары коэффициентов форм: $\{f(v; f_0, f_1), A(v; a_0, a_1), w(v; w_0, w_1)\}$, которые являются характеристическими параметрами в задаче классификации локомоторных синергий.

ЗАКОНЫ БЕЙНБРИДЖА

Зоологическую классификацию локомоторных систем рыб ввел Ч. Бредер в 1926 г. [2], а в 1933 году Дж. Грей, исходя из этой классификации, начал сравнительные исследования локомоций рыб с помощью кино съемки (см. [3]). Согласно классификации Бредера, все рыбы являются либо «угреоидами» – плавают посредством волнообразных колебаний круглого гибкого тела, либо «карангиоидами» – кроме уплощенного гибкого тела имеют хорошо развитый хвостовой плавник, либо «острагиоидами» – используют для локомоции только хвостовой плавник.

В сравнительных исследованиях плавательных движений рыб Грей ограничился одиночными кино съемками проплывов разных рыб в неподвижной воде аквариума на фоне координатной сетки. Измеряя скорость локомоции v (относительно дна аквариума) и скорость w локомоторной волны (относительно тела) пяти рыб – двух угреоидов (угорь и маслюк) и трех

карангиоидов (акула, налим, мерланг), Грей обратил внимание на корреляцию величин этих скоростей. Величина отношения v/w , интерпретируемая как фактор проскальзывания локомоторной волны относительно воды, оказалась примерно постоянной: $v/w \approx 0,6 \pm 0,1$. Поскольку Грей не исследовал скоростные зависимости характеристик плавания индивидуальных рыб, вопрос о свойствах зависимости $w(v)$ долго оставался открытым.

Кинематические свойства стационарной локомоции трех видов карангиоидов (форель, елец, карась) разной длины H (от 4 до 30 см) – в виде зависимости скорости плавания v от частоты f , т.е. зависимости $v(f)$, экспериментально исследовал Р. Бейнбридж в 1958 г. [4]. На основе полученных количественных данных Бейнбридж выделил следующие биомеханические свойства карангиоидной локомоции:

1. Закон масштабного подобия: при нормировке скоростей и амплитуд на длину тела H кинематические характеристики карангиоидов совмещаются.

2. Средняя нормированная частотно-скоростная характеристика (ЧСХ) описывается математически линейной функцией:

$$v/H = {}^3/4 f - 1 \Leftrightarrow f = {}^4/3 (1 + v/H). \quad (1)$$

Если длина рыбы H выражается в см, то размерность скорости v – соответственно в см/с, а размерность частоты f – в с^{-1} или в Гц. Левая и правая формулы в выражении (1) представляют взаимно обратные функции ЧСХ.

3. Амплитудно-частотная характеристика: амплитуда A/H увеличивается с ростом частоты и достигает максимума $A_m/H \approx 0,1$ при $f \geq 5$ Гц; эта максимальная величина практически одинакова у трех видов исследованных карангиоидных рыб.

Замечание. Следует отметить, что Бейнбридж, как и Грей (см. работу [3]), называет «амплитудой» полный размах поперечных колебаний хвостового плавника – расстояние между его крайними латеральными позициями. Размах соответствует величине удвоенной амплитуды, если термин амплитуда понимать в традиционном общефизическом смысле (рис. 1). В работе [4] для максимальной нормированной амплитуды приводится число 0,2 – это в два раза больше той оценки для форели, которая приводится в настоящей работе (см. ниже).

4. «Длина шага» $L \equiv v/f \equiv vT$ – расстояние, проплываемое рыбой за период T локомоторного цикла. Длина шага пропорциональна амплитуде, ее максимальная величина $L_m/H \approx 0,6$.

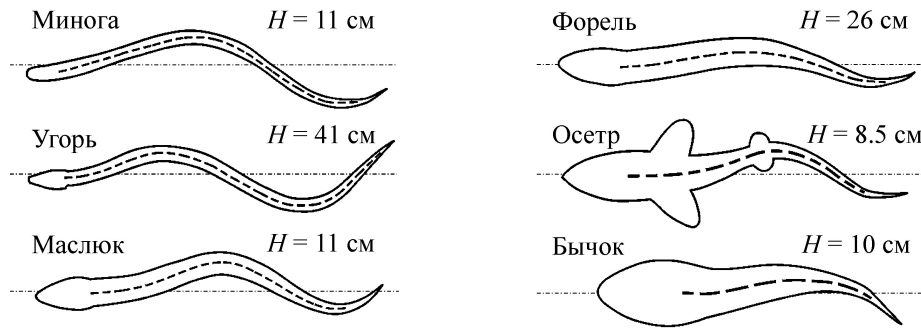


Рис. 2. Локомоторные dorso-ventральные профили шести видов рыб с указанием общей длины H : минога (*Lampetra fluviatilis*); угорь (*Anguilla vulgaris*); маслюк (*Centronotus gunnelus*); форель (*Salmo irideus*); осетр (*Acipenser oxyrhynchus*); морской бычок (*Cottus*).

Кинематический «закон Бейнбриджа» (см. свойство № 2), постулирующий линейность ЧСХ, был впоследствии подтвержден для многих видов карангиоидов [5–7]. При этом в обобщенной формуле $v/H = af + b$ разными авторами для разных видов рыб были выявлены вариации в величинах эмпирических констант a и b , сравнительный список которых имеется в обзорной работе П. Уэбба [7]. Однако вопрос о том, как параметрически трансформируется закон Бейнбриджа в случаях угревидных локомоций, остался открытым, поскольку Уэбб ограничился примерами одиночных кинорегистраций плавания угря, выполненных ранее Греем (см. работу [3]).

Располагая собственными экспериментальными данными для шести видов рыб (рис. 2), я сравнил законы локомоторных движений двух форм – карангиоидов (форель, осетр, морской бычок), а также угреоидов (угорь, маслюк, минога) – и обнаружил принципиальные различия в законах Бейнбриджа, присущих этим двум формам рыб. Ниже основное внимание уделяется параметрическим различиям именно этих двух форм. Кроме того, сравнительный анализ трех локомоторных характеристик – *частотно-скоростной характеристики, амплитудно-скоростной характеристики (АСХ) и волновой скоростной характеристики (ВСХ)* – позволяет выделить дополнительные количественные критерии для параметрической классификации локомоторных синергий карангиоидов.

ЧАСТОТНО-СКОРОСТНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Представим обобщенный закон Бейнбриджа линейной двухпараметрической формулой:

$$f = f_0 + f_1 v/H = (c_0 + v/H)/(L_m/H) \Rightarrow c_0 = f_0/f_1, \quad (2)$$

$$L_m/H = 1/f_1.$$

В этой формуле аддитивный параметр f_0 имеет размерность частоты, его кинематический смысл очевиден – это «начальная частота локомоции»: $f = f_0$ при $v = 0$. Второй мультипликативный параметр f_1 является безразмерным, его очевидный формальный смысл – наклон ЧСХ, но его дополнительная кинематическая интерпретация проявляется при рассмотрении длины шага (см. ниже). Параметрическое своеобразие оригинального закона Бейнбриджа (1) выражает *численное равенство* параметров f_0 и f_1 . Чтобы кратко выразить это своеобразие мы можем, конечно, использовать формальную формульную запись $f_0 = f_1$, но принимая ее только как *критерий численного равенства* параметров. Например, формула (1) – это частный случай формулы (2), когда

$$f_0 = f_1 = 1,33 = 4/3 \Rightarrow 1/f_1 = 0,75 = 3/4, \quad (3)$$

$$c_0 = f_0/f_1 = 1.$$

Обратная величина параметра f_1 и величина отношения c_0 представляют самостоятельный интерес для классификации локомоторных синергий (см. ниже).

Сравним теперь графики ЧСХ угреоидов и карангиоидов (рис. 3). Как видно, все ЧСХ являются линейными. При этом графики ЧСХ трех угреоидов имеют практически одинаковые наклоны f_1 и все проходят через начало координат, т.е. в формуле (2) им соответствует величина $f_0 = 0$ (величины параметров всех кинематических характеристик собраны в таблице). Напротив, для ЧСХ карангиоидов характерны ненулевые величины ($f_0 > 0$). Здесь для ЧСХ форели уместно обратить внимание, во-первых, на численное равенство параметров f_0 и f_1 , т.е. на равенство $c_0 = 1$; во-вторых, на близость их величины оценкам (3), полученным ранее Бейнбриджем для трех видов карангиоидов – форели, ельца, карася. С другой стороны, ЧСХ осетра и бычка не удовлетворяют крите-

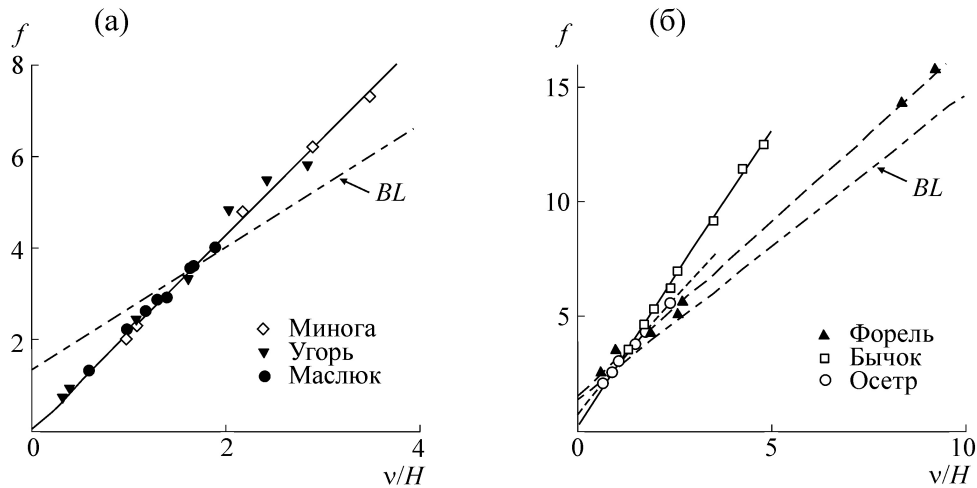


Рис. 3. Частотно-скоростные характеристики угреидов (а) и карангиидов (б); штрихпунктирная прямая BL представляет закон Бейнбриджа.

рию численного равенства параметров f_0 и f_1 , но в этом случае характерно условие $c_0 < 1$ (см. таблицу). Отсюда можно заключить, что исследованные Бейнбриджем карангииды относятся к одному кинематическому типу, а

именно к типу «форелеидов». Однако если использовать этот критерий численного равенства параметров f_0 и f_1 , или критерий $c_0 = 1$, то осетр и бычок демонстрируют локомоторные кинематики другого, а именно, «нефорелеид-

Параметры локомоторных характеристик

Параметр	Миного	Угорь	Маслюк	Осетр	Форель	Бычок
f_0	0	0	0	0,73	1,51	0,24
f_1	2,13	2,15	2,07	1,99	1,52	2,56
$L_m/H = 1/f_1$	0,47	0,46	0,48	0,50	0,66	0,39
a_0	8,27	11,95	7,07	12,45	10,73	3,79
a_1	0	0	0	5,18	13,34	7,84
$A_m/H = 1/a_0$	0,12	0,08	0,14	0,08	0,09	0,26
$g_0 = a_1/4f_0$?	?	?	1,77	2,21	8,17
$g_m = a_0/4f_1$	0,97	1,39	0,86	1,57	1,77	0,37
w_0	0	0	0	0,43	1,21	0,47
w_1	2,26	1,41	1,59	1,81	1,24	2,19
$c_m = 1/w_1$	0,44	0,71	0,63	0,55	0,81	0,46
$c_0 = f_0/f_1$	0	0	0	0,37	1,00	0,09
$c_1 = w_0/w_1$	0	0	0	0,24	0,98	0,21
$c_2 = a_1/a_0$	0	0	0	0,42	1,24	2,07
$l_0/H = w_0/f_0$?	?	?	0,59	0,80	1,97
$l_m/H = w_1/f_1$	1,06	0,66	0,77	0,91	0,82	0,86
$\dots \lambda/H$	1,03	0,66	0,75	0,83	0,81	0,90
$std(\lambda/H)$	0,03	0,04	0,01	0,04	0,03	0,03
$r_{01} = c_0/c_1$?	?	?	1,54	1,02	0,43
$r_{02} = c_0/c_2$?	?	?	0,88	0,81	0,04
q	?	?	?	-2,60	-0,08	0,06

Примечание. Знак вопроса соответствует неопределенному отношению 0/0.

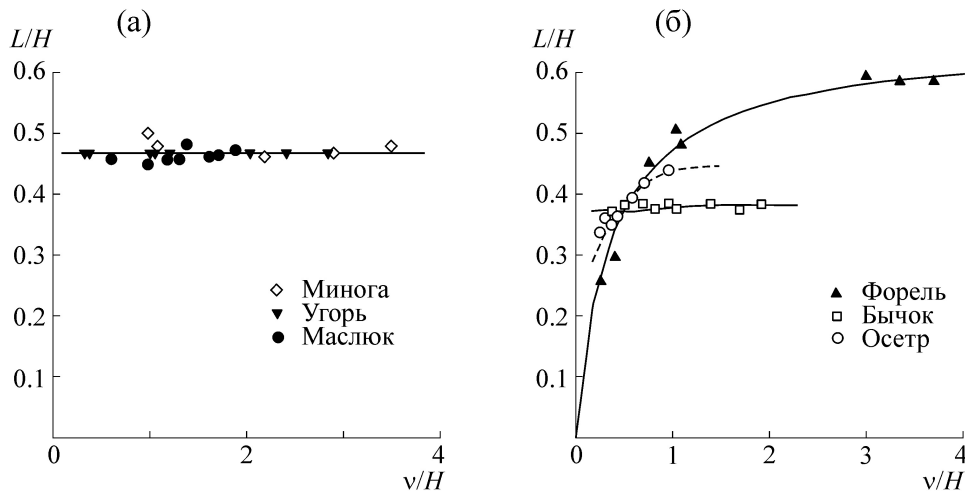


Рис. 4. Зависимости нормированной длины шага L/H от нормированной скорости локомоции v/H для угреидов (а) и карангиоидов (б).

ного» типа. Критерий $c_0 < 1$ назовем *гипофорелевым* вариантом, а вариант $c_0 > 1$ – *гиперфорелевым*.

Вывод 1. ЧСХ форелевидного типа удовлетворяют условию $c_0 = f_0/f_1 = 1$, а ЧСХ гипофорелевого типа, когда $c_0 < 1$, имеют и осетр ($c_0 \approx 0,37$), и бычок ($c_0 \approx 0,09$).

Далее обратим внимание на то, что выделенная Бейнбриджем дополнительная характеристика длины шага $L(v)$ (см. свойство № 4), не является независимой и следует из ЧСХ. Действительно, если в общем определении $L \equiv v/f$ заменить частоту f правой частью формулы (2), то получим кинематическую характеристику длины шага:

$$\frac{L}{H} = \frac{v/H}{f_0 + f_1 v/H} = \frac{L_m}{H} \frac{v/H}{c_0 + v/H} \quad (4)$$

Она исходно содержит «старые» параметры, определяющие ЧСХ (формула (2)), либо обратную величину параметра f_1 можно заменить безразмерной величиной L_m/H . Константа L_m здесь имеет размерность длины и ее можно интерпретировать как *максимальную длину шага*, теоретически достигаемую при $v \rightarrow \infty$. Теперь при $f_0 > 0$, т.е. для карангиоидов, из гиперболического закона (4) получается явная асимптотическая оценка длины шага: $L \rightarrow L_m$, когда скорость $v \rightarrow \infty$. Следовательно (см. рис. 4б), в случае карангиоидной локомоции функция (4) удовлетворительно описывает монотонное увеличение длины шага – от $L = 0$ до $L = L_m$, когда скорость изменяется от 0 до ∞ . При этом крутизна прироста длины шага с

ростом скорости определяется величиной параметра f_0 . Так как минимальную величину этого параметра демонстрирует бычок (см. таблицу), именно его характеристика длины шага ранее других приближается к асимптотическому уровню и в диапазоне зарегистрированных скоростей локомоции представляется практически постоянной величиной.

Понятно, что при $f_0 = 0$, т.е. в случае угревидной локомоции, формула (4) существенно упрощается и из нее следует постоянство длины шага, т.е. здесь при всех скоростях имеем $L/H = 1/f_1 = L_m/H \approx 0,47$ (см. рис. 4а).

Принцип постоянства длины шага. Длина шага – инвариант локомоции, т.е. не зависит от скорости локомоции.

Факт отличия от нуля константы f_0 в законе Бейнбриджа, выраженном формулой (2), можно назвать «парадоксом малых скоростей» локомоции карангиоидов. Этот парадокс ранее отмечался в работе [8]: если рассмотреть обратную зависимость $v = (f - f_0)L_m$, то из нее следует невозможность локомоторного перемещения рыбы при частотах $f \leq f_0$. Может быть, эту «невозможность» рыбы преодолевают, пользуясь другим локомоторным механизмом? Уэбб отмечает (см. работу [9]), что при малых скоростях $v/H \leq 0,2-0,3$ форель плавает с помощью гребных движений грудных плавников, либо с помощью волны малой амплитуды, проходящей вертикально и сверху вниз по хвостовому плавнику.

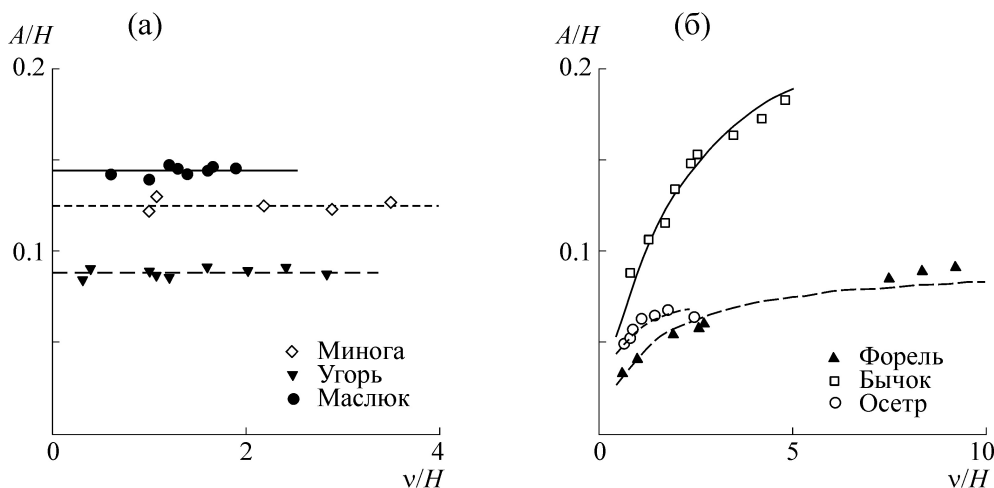


Рис. 5. Амплитудно-скоростные характеристики угреидов (а) и карангиоидов (б).

АМПЛИТУДНО-СКОРОСТНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Важный критерий кинематических различий локомоций угреидов и карангиоидов дают *амплитудно-скоростные характеристики*, представляющие зависимости нормированной амплитуды хвостового плавника A/H от нормированной скорости v/H .

Обобщенно АСХ описывается двухпараметрической гиперболой:

$$\frac{A}{H} = \frac{v/H}{a_1 + a_0 v/H} = \frac{A_m}{H} \frac{v/H}{c_2 + v/H}. \quad (5)$$

Эта нелинейная функция приводится к линейной форме, если рассматривать зависимость обратных величин и амплитуды, и скорости:

$$(A/H)^{-1} = a_0 + a_1 (v/H)^{-1} = a_0 (1 + c_2 (v/H)^{-1}).$$

Приведение к линейной форме естественно использовать с целью базовой аппроксимации, т.е. для вычисления коэффициентов линейной регрессии – параметров a_0 и a_1 . Затем для описания формы АСХ полезно выделять асимптотический параметр $A_m/H = 1/a_0$, определяющий нормированную величину максимальной амплитуды, а также характеристический параметр $c_2 = a_1/a_0$.

Гиперболическая аппроксимация АСХ вида (5), по-видимому, впервые рассматривалась в статье [8] – на основании количественных данных для форели, описанных в работе [10]. Дополнительные сравнительные кинорегистрации локомоций угря и форели в широком диапазоне скоростей были получены позже и частично отражены в работе [11].

Количественные данные, используемые в этой работе, позволяют построить графики АСХ для шести видов рыб (рис. 5). Эти графики, во-первых, иллюстрируют адекватность гиперболического закона (5) для локомоции карангиоидов (рис. 5б), во-вторых, они наглядно демонстрируют важное отличие угревидной локомоции – постоянство амплитуды при всех скоростях (рис. 5а). Существенно при этом, что константные АСХ угреидов можно интерпретировать как предельный частный случай закона (5), когда параметр $a_1 = 0$. Поэтому здесь, как и в случае длины шага (выражение (4)), возможно совмещенное описание двух типов АСХ – на основе общей формулы (5), что и реализовано в таблице.

Важная специфика АСХ карангиоидов – свойство *базальности*, т.е. прохождение функции (5) при $a_1 \neq 0$ через начало координат, т.е. в этом случае $A(v=0) = 0$. Сравнивая АСХ и ЧСХ, приведенные соответственно на рис. 5 и 3, постулируем *принцип базальных соответствий*: базальным АСХ карангиоидов соответствуют небазальные ЧСХ, тогда как небазальным АСХ угреидов соответствуют базальные ЧСХ.

Формулы двух характеристик (4) и (5) функционально подобны – они отличаются лишь величинами параметров аппроксимаций. Поэтому характеристики длины шага (рис. 4) подобны амплитудно-скоростным характеристикам (рис. 5) и в случае угреидов, и в случае карангиоидов, значит, они тоже подчиняются принципу базальных соответствий.

Вывод 2. Эмпирическая гипотеза Бейнбриджа о том, что локомоторные характеристики длины шага подобны АСХ (см. [4]), подтвер-

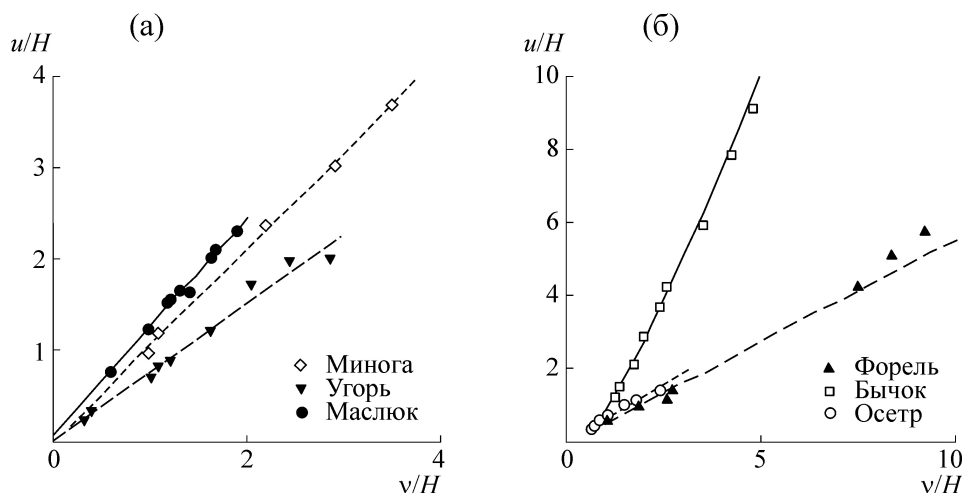


Рис. 6. Локомоторные характеристики поперечной скорости хвоста для угреоидов (а) и карангиоидов (б).

ждается математическими аппроксимациями, которым соответствуют формулы (4) и (5).

Амплитуда A есть расстояние, которое преодолевает хвостовой плавник за четверть периода, т.е. за время $T/4$, поэтому величина $u = 4A/T = 4Af$ есть средняя скорость поперечных перемещений этого плавника. Согласно определениям (2) и (5), локомоторная характеристика поперечной скорости $u(v)$ описывается нелинейной функцией:

$$\frac{u}{H} = 4 \frac{f_0 + f_1 v/H}{a_1 + a_0 v/H} \frac{v}{H} = 4 \frac{f_1}{a_0} \frac{c_0 + v/H}{c_2 + v/H} \frac{v}{H} \Rightarrow \quad (6)$$

$$\Rightarrow \frac{u}{H} = 4 \frac{f_1}{a_0} \frac{v}{H}.$$

Здесь стрелка символизирует преобразование карангиоидной характеристики в угреоидную, т.е. когда выполняются дополнительные условия: $f_0 = a_1 = 0$, нелинейная функция представляется линейной. Характеристики $u(v)$ и угреоидов, и карангиоидов являются базальными (рис. 6), при этом нелинейность карангиоидной характеристики в формуле (6) обеспечивается небазальным дробно-линейным множителем.

Для дальнейших сравнений более полезны графики амплитудного фактора $\gamma = v/u$, поскольку они представляют отношение длины шага L к амплитуде A :

$$\gamma = \frac{v/H}{u/H} = \frac{L_m}{4A_m} \frac{c_2 + v/H}{c_0 + v/H} = \frac{L/H}{4A/H} \Rightarrow \quad (7)$$

$$\Rightarrow \gamma = \gamma_m \equiv \frac{L_m}{4A_m}.$$

По-видимому, одна из амплитудных синергий проявляется в случаях постоянства амплитудного фактора, поэтому этот случай следует выделить как некоторый принцип.

Принцип постоянства амплитудного фактора (ППАФ). Амплитудный фактор $\gamma = v/u = L/4A$ – инвариант стационарной локомоции, т.е. условие $\gamma = \gamma_m = \text{const}$ выполняется при всех скоростях локомоции.

Амплитудные факторы угреоидов постоянны (рис. 7а) – они всегда удовлетворяют ППАФ, поскольку имеют место тривиальные равенства характеристических констант: $c_0 = c_2 = 0$. С другой стороны, непостоянные факторы карангиоидов представляются убывающими гиперболическими графиками (рис. 7б), так как их начальные ординаты $\gamma_0 = a_1/4f_0$ больше, чем асимптотические ординаты $\gamma_m = a_0/4f_1 = L_m/4A_m$ (см. таблицу).

Факторные неравенства $\gamma_0 > \gamma_m$ порождаются, конечно, характеристическими неравенствами $c_0 < c_2$, при этом слабым порождающим неравенствам соответствуют слабые результирующие неравенства. Характеристические неравенства в случаях форели и осетра вполне можно считать слабыми, т.е. здесь допустимо принять условие $c_0 \approx c_2$, обеспечивающее соблюдение ППАФ: $\gamma = \text{const} = \gamma_m$. Более корректно в таких случаях использовать метод усреднения характеристических констант. Если выполняется приближенное равенство $c_0 \approx c_2$, то каждую из этих констант в формуле (7) можно заменить средней величиной $c_{02} = (c_0 + c_2)/2$ и получить преобразование: $\gamma \rightarrow \gamma_m$.

Вывод 3. АСХ форели удовлетворяет условию $c_2 = a_1/a_0 \approx 1$; осетр ($c_2 \approx 0,42$) имеет АСХ

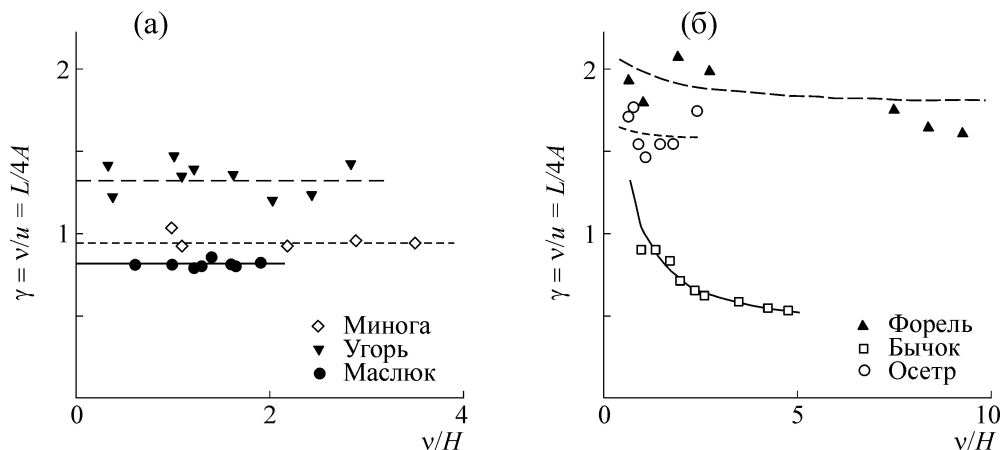


Рис. 7. Зависимости амплитудного фактора $\gamma = v/u$ от нормированной скорости локомоции v/H для угреидов (а) и карангиоидов (б).

гипофорелевого типа, когда $c_2 < 1$, а бычок ($c_2 \approx 2,07$) – гиперфорелевого типа, когда $c_2 > 1$.

Вывод 4. Связь между ЧСХ и АСХ в случае форели проявляется в условии $c_0 \approx c_2 \approx 1$, а в случае осетра – в условии $c_0 \approx c_2 \approx 0,4$; эти условия обеспечивают ППАФ и форели, и осетра. Напротив, для бычка характерно непостоянство амплитудного фактора: $\gamma_0 = 8,17 \gg \gamma_m = 0,37 \Leftarrow c_2 \approx 2,07 \gg c_0 \approx 0,09$.

ВОЛНОВАЯ СКОРОСТНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Для завершения сравнительного анализа двух форм локомоций рыб необходима еще зависимость $w(v)$ – волновая скоростная характеристика. Линейные графики шести ВСХ, которые демонстрирует рис. 8, обобщенно описываются линейной функцией:

$$w/H = w_0 + w_1 v/H = (c_1 + v/H)/\chi_m. \quad (8)$$

Величины коэффициентов $\{w_0, w_1, \chi_m, c_1\}$ даны в таблице. Вполне примечательно, что угреиды имеют базальные ВСХ, «начальная метаскорость» которых $w_0 = 0$, тогда как в случае карангиоидов $w_0 > 0$, т.е. они имеют небазальные ВСХ.

Как и в описаниях линейных ЧСХ, в математических описаниях линейных ВСХ полезно выделять асимптотический параметр $\chi_m = 1/w_1$, который в случае карангиоидной локомоции, определяет асимптотику волнового фактора (рис. 9):

$$c \equiv v/w = (v/H)/(w_0 + w_1 v/H) \Rightarrow \chi/\chi_m = 1/(1 + c_1/(v/H)). \quad (9)$$

Именно отсюда следует, что если $v \rightarrow \infty$, то $\chi \rightarrow \chi_m$, следовательно, $\chi_m = 1/w_1$. Умножая

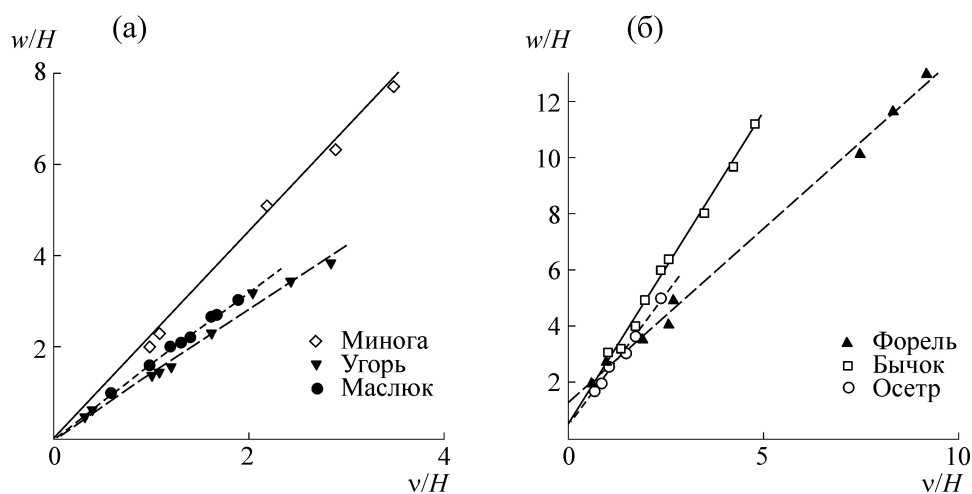


Рис. 8. Волновые скоростные характеристики угреидов (а) и карангиоидов (б).

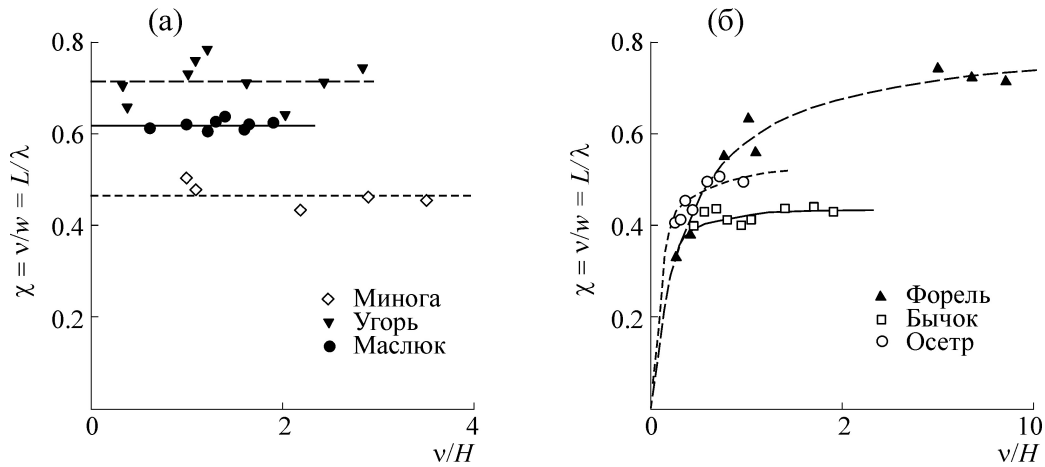


Рис. 9. Зависимости волнового фактора $\chi = v/w$ от нормированной скорости локомоции v/H для угреоидов (а) и карангиоидов (б).

и числитель, и знаменатель отношения скоростей v/w (9) на величину периода T , получим эквивалентное представление фактора χ в виде отношения длины шага L к длине волны λ :

$$\begin{aligned} c \equiv v/w &= (vT)/(wT) = & (10) \\ &= L/\lambda = (L/H)/(\lambda H) \Rightarrow \chi_m = L_m/\lambda_m. \end{aligned}$$

Опять, как и выше, здесь соблюдается принцип базальных соответствий, а именно базальность линейных ВСХ гарантирует для угреоидов небазальное постоянство фактора χ (рис. 9а), тогда как небазальные линейные ВСХ карангиоидов порождают базальные характеристики гиперболического роста фактора χ , ограниченно-го асимптотами χ_m (рис. 9б).

Если далее на основе экспериментальных данных построить скоростные характеристики

длины волны $\lambda(v)$, то выявляется общая тенденция постоянства длины локомоторной волны для двух форм локомоции (рис. 10). Аппроксимирующие горизонтальные прямые на приведенных графиках $\lambda(v)$ имеют ординаты, равные средним величинам $\langle \lambda H \rangle$, которые вычислены для данных экспериментальных точек (см. таблицу, где указаны и $std(\lambda H)$ – стандартные отклонения). Чтобы узаконить эти аппроксимации, введем соответствующий постулат.

Принцип постоянства длины волны (ППДВ). Длина локомоторной волны всякой рыбы является инвариантом локомоции, т.е. не зависит от скорости локомоции.

Этот ППДВ важен для нашей темы потому, что он накладывает ограничения и на ЧСХ (2), и на ВСХ (8). Действительно, используя общее

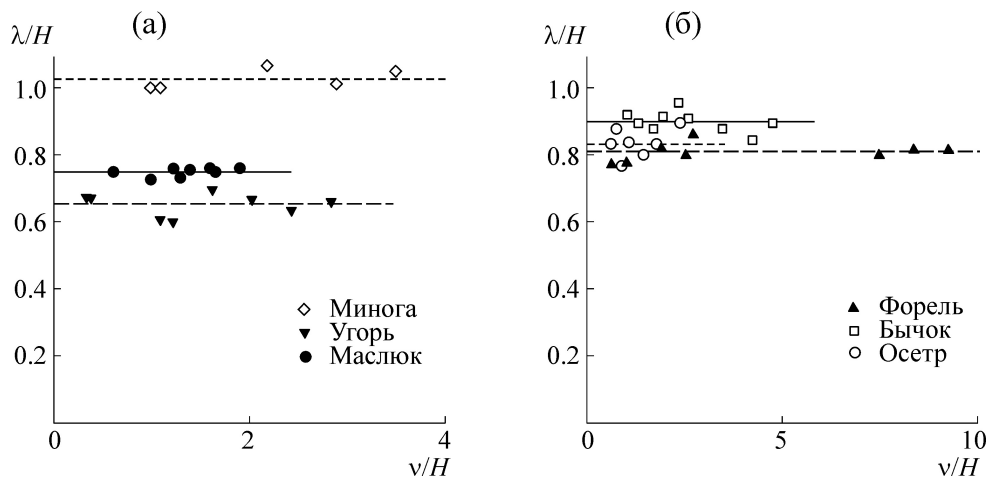


Рис. 10. Зависимости нормированной длины волны λ/H от нормированной скорости локомоции v/H для угреоидов (а) и карангиоидов (б).

кинематическое определение $\lambda \equiv w/f$, мы можем зависимость $\lambda(v)$ развернуто записать следующим образом:

$$\frac{\lambda}{H} = \frac{w_0 + w_1 v/H}{f_0 + f_1 v/H} = \frac{\lambda_m}{H} \frac{c_1 + v/H}{c_0 + v/H}, \quad (11)$$

где $\lambda_m/H \equiv w_1/f_1$, $c_0 \equiv f_0/f_1$, $c_1 \equiv w_0/w_1$. Если в этой формуле положить $v \rightarrow \infty$, то в пределе получим $\lambda = \lambda_m$. Если же положить $v = 0$, то получим, вообще говоря, другую величину: $\lambda = \lambda_m c_1/c_0 = w_0/f_0 \equiv \lambda_0$ – это, так сказать, начальная длина волны, тогда как λ_m – асимптотическая. Особая специфика дробно-линейной формулы (11) состоит в том, что она допускает постоянство длины волны при любых скоростях – для этого требуется выполнение условия равенства констант c_0 и c_1 :

$$v/H = \text{const} = \lambda_m/H \Rightarrow c_0 = c_1. \quad (12)$$

В этом особом случае величины λ_0 и λ_m тоже совпадают:

$$c_0 = c_1 \Rightarrow f_0/f_1 = w_0/w_1 \Rightarrow w_0/f_0 = w_1/f_1 \Rightarrow \lambda_0 = \lambda_m. \quad (13)$$

Для угревидной локомоции требуемое равенство выполняется, так как обе линейные характеристики – ЧСХ и ВСХ – являются базальными, поэтому $c_0 = c_1 = 0$.

Вывод 5. Равенство $c_0 = c_1 = c_2 = 0$ – характеристическое свойство локомоции угреидов, следовательно, эти виды рыб соблюдают и ППДВ, и ППАФ.

В случаях карангиоидной локомоции равенство констант c_0 и c_1 не очевидно априори. Особый вариант здесь представляют форелеиды, которые выделены выше по критерию численного равенства параметров ЧСХ, т.е. параметров f_0 и f_1 , который заменяется критерием $c_0 = 1$. Как следует из таблицы, аналогичное свойство численного равенства демонстрируют и параметры ВСХ форели, так как здесь $w_0 \approx w_1$. Значит, для форели тоже выполняется требуемое равенство (12), но теперь $c_0 = c_1 = 1$. Более того, АСХ форели тоже имеет примерно равные параметры a_0 и a_1 , поэтому их отношение $c_2 \approx 1$.

Вывод 6. Равенство $c_0 = c_1 = c_2 = 1$ можно принять за характеристическое свойство локомоции форелеидов и считать, что эти рыбы соблюдают ППДВ и ППАФ.

Параметры и ЧСХ, и ВСХ осетра демонстрируют, в отличие от форели, явно выраженные численные неравенства (см. таблицу): $f_0 < f_1$ и $w_0 < w_1$, т.е. здесь $c_0 < 1$ и $c_1 < 1$. Существенно, что входящие в эти неравенства

числа имеют близкие величины, поэтому получаются приблизительно равные константы c_0 и c_1 , величины которых примерно равны величине c_2 . Следовательно, в качестве общей корректирующей меры, по-видимому, допустимо выбрать среднюю величину $c = (c_0 + c_1 + c_2)/3 = 0,34$.

Вывод 7. Карангиоидная локомоция осетра соблюдает ППДВ и ППАФ, она характеризуется условием $c_0 = c_1 = c_2 = 0,34$.

Параметры ЧСХ и ВСХ бычка демонстрируют более выраженные численные неравенства, чем в случае осетра (см. таблицу), здесь $c_{01} = (c_0 + c_1)/2 \approx 0,15$.

Вывод 8. Карангиоидная локомоция бычка соблюдает ППДВ и характеризуется условием $c_0 = c_1 = 0,15$, но не соблюдает ППАФ, так как $c_2 \approx 2,07$ (см. вывод 4).

Ранее вопрос о постоянстве длины волны у форели рассматривал Уэбб [9]. Для решения этого вопроса он использовал закон (1), т.е. ЧСХ Бейнбриджа, а вместо ВСХ – гипотезу о существовании максимальной спринтерской скорости v_m , которая определяется теоретическим условием: если $v \rightarrow v_m$, то фактор $\chi \equiv v/w \rightarrow 1$. Однако, как показано выше, вопрос постоянства длины λ решается формулой (11), с использованием двух, вообще говоря, независимых характеристик – ЧСХ и ВСХ. При этом гипотеза Уэбба не представляется реалистичной, поскольку асимптотику фактора χ определяет ВСХ и она ограничена величиной χ_m , которая меньше единицы (см. таблицу).

Новый общий результат настоящей работы сводится к выводу о том, что теоретически независимые характеристики карангиоидов ЧСХ и ВСХ оказываются практически зависимыми: они являются не только линейно-подобными, но еще гомотетичными. Математическая связь ВСХ с ЧСХ определяется одним дополнительным множителем:

$$f = f_1(c + v/H) \Rightarrow \quad (14) \\ \Rightarrow w/H = w_1(c + v/H) = (\lambda_m/H) f_1(c + v/H).$$

Вывод 9. Если известна ЧСХ, то для построения соответствующей ВСХ необходимо и достаточно определить только один дополнительный параметр – нормированную длину волны.

Алгебраическое определение преобразования (14) дополним геометрическим. Рассмотрим множество прямых линий $f = f(v/H; c_0 = f_0/f_1, f_1)$, представляющее параметрическое семейство ЧСХ, удовлетворяющее двум условиям: $c_0 = \text{const}$ и $f_1 = \text{var}$, т.е. здесь фиксирован параметр c_0 и варьируется параметр f_1 . Очевидно, что

все эти прямые образуют пучок прямых – они вращаются вокруг общего центра гомотетии, который находится на оси абсцисс в точке $v/H = -c_0$. Следовательно, согласно (14), ЧСХ и ВСХ принадлежат общему пучку и имеют общий центр в точке $v/H = -c$. Поэтому описанные выше коррекции начальных параметров ЧСХ и ВСХ (см. выводы 7 и 8) можно геометрически интерпретировать как процедуры *гомотетичной центрификации*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сделанные выше выводы представляют не все кинематические аспекты нового метода классификации локомоторных синергий рыб, основанного на совместном использовании трех базовых характеристик – ЧСХ, АСХ и ВСХ, а также двух принципов – ППАФ и ППДВ – в качестве определяющих постулатов. Ниже рассматриваются и другие темы.

Первично бипараметрические базовые характеристики определяются независимо – парами параметров линейных аппроксимаций (при этом для АСХ используется инверсное представление, см. выше); эти пары, совокупно характеризуя единый локомоторный объект, образуют *множество аппроксимационных параметров*:

$$\text{МАП} \equiv \{f_0, f_1; w_0, w_1; a_1, a_0\}.$$

Описательная полезность множества аппроксимационных параметров – триадный критерий угревидной кинематики:

$$f_0 = w_0 = a_1 = 0. \quad (15)$$

Однако для классификации карангиоидных кинематик требуются другие параметры, образующие *множество характеристических параметров*:

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

Конструктивное содержание множества характеристических параметров проявляется в идентификации связей между базовыми характеристиками. В мире ихтиоидов, по-видимому, популярна «триадная синергия», выражаемая триадным равенством характеристических параметров:

$$c_0 = c_1 = c_2 = c. \quad (16)$$

Здесь равенство $c_0 = c_1$ обеспечивает соблюдение ППДВ, а равенство $c_0 = c_2$ – выполнение ППАФ. Общая константа c может в общем случае принимать разные неотрицательные значения. Понятно, что случай $c = 0$ эквивалентен условию (15), следовательно, угре-

видная кинематика – частный, так сказать, «вырожденный» вариант карангивидной.

Особый невырожденный вариант триадной синергии (16) представляет *эталонная* локомоция форели, так как она определяется константой $c = 1$. Закон Бейнбриджа (см. (1) и (3)), определяет только первое звено эталонной триады форели, а именно условие $c_0 = 1$. Но Бейнбридж, что замечательно, исследовал, кроме форели (*Salmo irideus*), еще рыб двух других видов – ельца (*Leuciscus leuciscus*) и карася (*Carrasius auratus*). При этом оказалось, что все эти «карангиодиды Бейнбриджа» имеют одинаковые ЧСХ форелевого типа. Теперь естественно выделить вопрос: можно ли считать, что и другие локомоторные характеристики ельца и карася, т.е. их ВСХ и АСХ, тоже являются эталонными и удовлетворяют триаде (16) при $c = 1$?

Мы, конечно, сможем утвердительно ответить на этот вопрос, если сможем доказать справедливость следующей «теоремы».

«Теорема» о триадном эталоне. Если $c_0 = 1$, то $c_1 = c_2 = 1$.

Эта теорема представляет частный аспект общей проблемы взаимосвязи локомоторных синергий, включающей как форелевый, так и нефорелевые варианты. Простейший нефорелевый вариант представляет следующая теорема.

«Теорема» об угреоидной триаде. Если $c_0 = 0$, то $c_1 = c_2 = 0$.

Переход от выводов к теоремам – это переход от описательного знания к доказательному познанию. Такой переход всегда необходим в естествознании, но не всегда возможен из-за недостаточности либо экспериментальных данных, либо теоретических ресурсов. Метод трех базовых характеристик, изложенный выше в виде выводов, обеспечивает и доказательный подход, что иллюстрируют выделенные теоремы. Что касается доказательства двух выделенных «теорем», то они являются непосредственным следствием ППДВ и ППАФ. Если постулировать соблюдение ППДВ и ППАФ, то справедливость этих «теорем» очевидна. Более того, тогда истинна и более общая импликация:

$$c_0 = c \ \& \ c \geq 0 \rightarrow c_1 = c_2 = c.$$

Вывод 10. Однородная триадная синергия (16) обеспечивается соблюдением двух принципов – ППДВ и ППАФ.

Чтобы отмечать отклонения от форелевого эталона, выше предложено называть *гипофорелевыми* варианты с $c < 1$ и, соответственно, *гиперфорелевыми* варианты с $c > 1$. Пока известен только один пример гипофорелевой

триады – это описанная выше кинематика осетра, для которой $c \approx 0,34$.

В.Е. Пятецкий [5,6] получил общую ЧСХ для трех видов морских рыб – пелагиды (*Sarda sarda*), кефали (*Mugil cephalus*) и луфаря (*Pomatomus saltatrix*). Эта ЧСХ имеет следующие параметры: $f_0 = 0,8$, $f_1 = 1,39$, $c_0 = 0,58$. Хотя Пятецкий не определяет ВСХ явным образом, но информация о ней содержится неявно в приводимых характеристиках величины $\eta = (1 + v/w)/2$, которую автор интерпретирует как «механический коэффициент полезного действия». Используя эти данные, я получил следующие приближенные оценки параметров ВСХ: $w_0 = 0,63$, $w_1 = 1,04$, $c_1 = 0,6$. Отсюда можно заключить: «карангиоиды Пятецкого» имеют диадную синергию гипофорелевого типа: $c_0 \approx c_1 \approx 0,6 < 1$, которая обеспечивает соблюдение ППДВ: $\lambda/H = 0,75$. Что касается формы АСХ и возможной триадной синергии, то этот вопрос остается открытым, поскольку в работе [5] «график» АСХ представляется весьма рыхлым множеством точек в полосе $0,1 < A/H < 0,12$. Но допуская триадную синергию и выбирая $A_m/H = 0,12$, получим следующую АСХ: $a_0 = 8,33$, $a_1 = 5$, $c_2 = 0,6$.

Описанная выше локомоция бычка особенно интересна тем, что она не соответствует однородной триадной модели (16). Здесь диадное равенство: $c_0 \approx c_1 \approx 0,15$, которое обеспечивает соблюдение ППДВ, является гипофорелевым, а амплитудный критерий дает гиперфорелевый вариант $c_2 \approx 2$.

Неоднородная триадная синергия, пример которой демонстрирует локомоция бычка, тоже обеспечивается двумя принципами – это, во-первых, ППДВ, поэтому выполняется приближенная импликация: $c_0 = 0,15 \rightarrow c_1 \approx 0,15$. А на роль второго определяющего принципа здесь претендует принцип постоянства длины шага (см. рис. 4б).

Характеристика длины шага $L(v)$, АСХ $A(v)$ и характеристика волнового фактора $\chi(v)$ аппроксимируются одинаковыми гиперболическими функциями (4), (5) и (9) соответственно. Эти функции, исключая скорость v , можно преобразовать в реляционные карты $L(A; r_{02})$ и $L(\chi; r_{01})$, определяющие однопараметрические связи пар линейно-подобных характеристик:

$$\frac{L}{L_m} = \frac{A/A_m}{r_{02} + (1 - r_{02})A/A_m} = \frac{\chi/\chi_m}{r_{01} + (1 - r_{01})\chi/\chi_m}, \quad (17)$$

где $r_{01} = c_0/c_1$ и $r_{02} = c_0/c_2$. Реляционные карты демонстрируют (рис. 11а,б) распределения экспериментальных точек вдоль изолиний фиксирован-

ных параметров, величины которых даны в таблице. Например, из первой формулы (17) следует: если $r_{02} = 0$, то $L/L_m = 1$ – инвариант локомоции, которой приближенно соответствует кинематика бычка, так как здесь $r_{02} = 0,04$. Если же $r_{02} = 1$, то изолинией служит диагональ квадрата и тогда $L/L_m = A/A_m$ – характеристика длины шага совпадает с АСХ, а к этой ситуации близки кинематики и форели, и осетра. Аналогичным образом расшифровывается и вторая карта, т.е. связь длины шага L/L_m с фактором χ/χ_m по параметру r_{01} . Например, если $r_{01} = 1$, то $L/L_m = \chi/\chi_m$ – совпадают нормированные характеристики длины шага и волнового фактора.

На обеих картах изолинии форели практически совпадают с диагональю, что подтверждает эталонный статус ее локомоторных синергий – при учете условия $c_0 = 1$. В общем случае всякая однородная триадная синергия представляется парой диагональных изолиний двух реляционных карт:

$$r_{01} = r_{02} = 1 \ \& \ c_0 = c \rightarrow c_0 = c_1 = c_2 = c.$$

Вывод 11. Характеристическое свойство однородной триадной синергии – совпадение трех гиперболических характеристик: $L/L_m = A/A_m = \chi/\chi_m$.

Следует еще обратить внимание на связь бипараметрических характеристик – длины волны (11) и амплитудного фактора (7), так как они структурно подобны:

$$\frac{\lambda}{\lambda_m} = \frac{c_1 + v/H}{c_0 + v/H}, \quad \frac{\gamma}{\gamma_m} = \frac{c_2 + v/H}{c_0 + v/H}. \quad (18)$$

Исключая из формул (18) общий аргумент – скорость локомоции v/H , обнаруживаем обобщенную линейную и однопараметрическую связь двух характеристик:

$$\frac{\lambda}{\lambda_m} = 1 + q \left(\frac{\gamma}{\gamma_m} - 1 \right), \quad q = \frac{c_1 - c_0}{c_2 - c_0}. \quad (19)$$

Третья реляционная карта (19) имеет особую точку: $\lambda/\lambda_m = \gamma/\gamma_m = 1$ – это реляционный центр, через который проходят все прямые изолинии $q = \text{const}$. Сводный график этой карты (рис. 11в) иллюстрирует как распределения экспериментальных точек для трех карангиоидов – форели, осетра и бычка, так и соответствующие им теоретические изолинии. Все величины параметров $\{c_0, c_1, c_2\}$, которые необходимы и достаточны для вычисления константы q , содержатся в таблице.

Резюмируем предыдущие сравнения *угреодной формы локомоции* (УФЛ) и *карангиоидной*

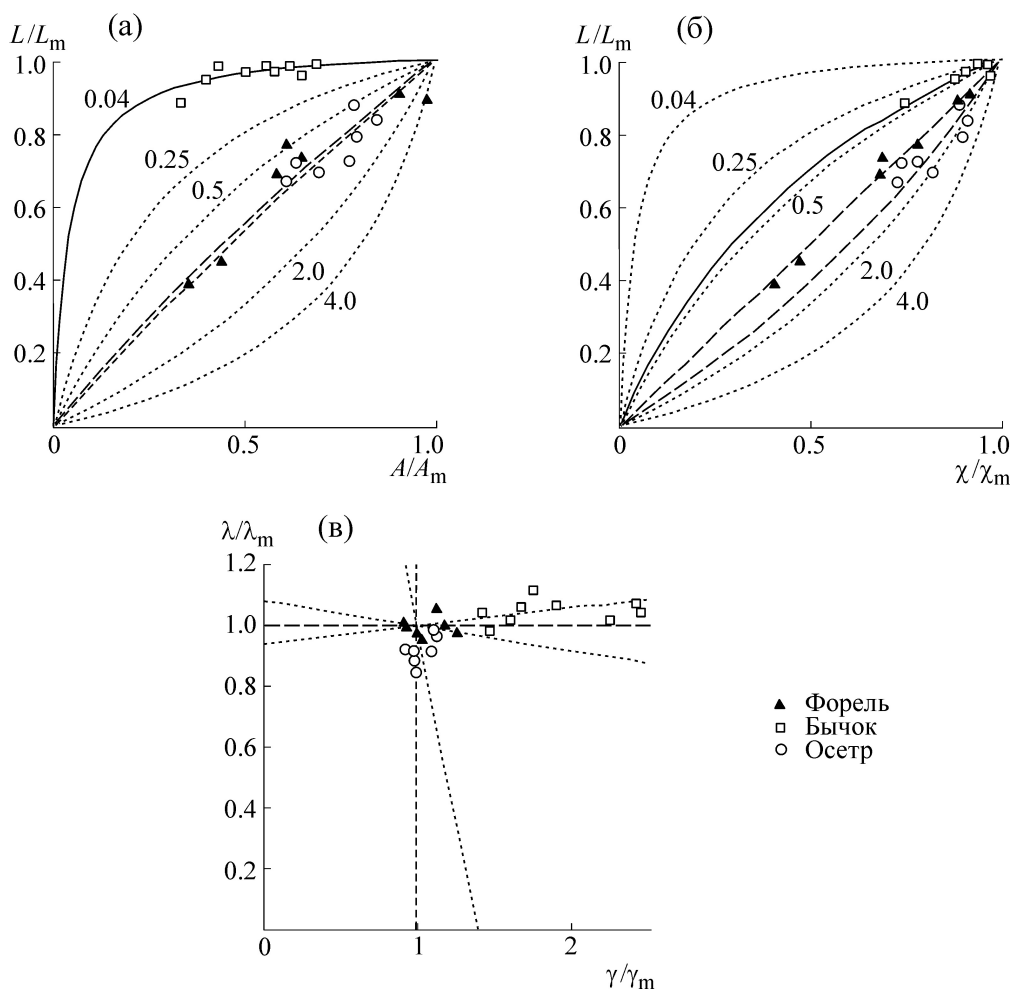


Рис. 11. Реляционные карты пар локомоторных характеристик. (а) – Зависимость длины шага L/L_m от амплитуды A/A_m и параметра $r_{02} = c_0/c_2$; дополнительные точечные изолинии вычислены по формуле (17) для четырех параметров $r_{02} = \{0,25; 0,5; 2; 4\}$; остальные три линии аппроксимируют экспериментальные точки бычка ($r_{02} = 0,04$), форели ($r_{02} = 0,81$) и осетра ($r_{02} = 0,88$). (б) – Зависимость длины шага L/L_m от фактора χ/χ_m и параметра $r_{01} = c_0/c_1$; дополнительные изолинии соответствуют параметрам $r_{01} = \{0,04; 0,25; 0,5; 2; 4\}$, а аппроксимирующие изолинии – параметрам $r_{01} = 0,43$ (бычок), $r_{01} = 1,02$ (форель), $r_{01} = 1,54$ (осетр). (в) – Зависимость длины волны λ/λ_m от фактора γ/γ_m и параметра $q = (c_1 - c_0)/(c_2 - c_0)$; аппроксимирующие прямые изолинии соответствуют параметрам $q = 0,06$ (бычок), $q = -0,08$ (форель), $q = -2,6$ (осетр).

формы локомоции (КФЛ) двумя списками «ин-вариантов» и «вариантов»:

$$\begin{aligned} \text{УФЛ} &\cong \{ \lambda = \text{const}, L = \text{const}, A = \text{const}, \\ &\quad \chi = \text{const}, f = \text{var}, w = \text{var} \}; \\ \text{КФЛ} &\cong \{ \lambda = \text{const}, L = \text{var}, A = \text{var}, \\ &\quad \chi = \text{var}, f = \text{var}, w = \text{var} \}. \end{aligned}$$

В эти списки не вошли две величины – поперечная скорость $u = 4Af$ и амплитудный фактор $\gamma = v/u = L/4A$, поскольку они не служат дискриминаторами угреоидной и карангиоидной форм локомоции.

Переход от угреоидной локомоции к карангиоидной порождается тремя преобразованиями трех базовых кинематических характеристик: ли-

нейные и базальные ЧСХ и ВСХ заменяются тоже линейными, но небазальными аналогами; кроме того, изометричная АСХ, когда $A = \text{const}$, заменяется переменной АСХ (5). Что касается преобразования ЧСХ, то изометричная по длине шага локомоция угреоидов, когда $L = \text{const}$, преобразуется в локомоцию с переменной длиной шага карангиоидов. Аналогичным образом преобразование ВСХ порождает замену постоянного волнового фактора χ переменным.

Угреоиды реализуют простейший однопараметрический метод локомоторного управления – по скорости локомоторной волны, тогда как карангиоиды являются более совершенными пловцами и способны достигать более высоких скоростей локомоции благодаря использованию

двухпараметрического управления – и по скорости, и по амплитуде локомоторной волны.

Угревидную локомоцию можно обобщенно характеризовать как локомоцию, которая соответствует стробоскопической («кинографической») метафоре, поскольку здесь постоянны, т.е. инвариантны, все пространственные величины $\{L, A, \lambda\}$, а также волновой фактор $\chi = L/\lambda$. Эту метафору ввел Э. Марей в своих пионерских исследованиях кинематики и динамики шагательных движений человека и лошади [12]. Однако, как показали наши биомеханические измерения [13], кинематики педатарных локомоций человека и животных не соответствуют стробоскопической метафоре. Тем не менее эта метафора имеет фундаментальное значение для кинематик машин и механизмов, в частности для «локомоций» машин колесного и гусеничного транспорта. Локомоторные аппараты рыб и других организмов являются машинами, поэтому вопрос сходства, а также отличий, между биомашинами и техномашинами заслуживает пристального внимания.

С гидродинамической точки зрения локомоторные волны угреоидов и карангиоидов можно считать подобными или даже одинаковыми, поскольку они подчиняются общему принципу фокальной оптимизации [14]. Но с кинематической точки зрения, как показано в этой работе, локомоторным синергиям угреоидов и карангиоидов присущи принципиальные различия. Динамическое обоснование кинематических законов локомоторных движений

рыб – это очевидная очередная задача «ихтиомеханики», решение которой необходимо, по моему, связать с волновым принципом оптимальности [15].

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Н. А. Бернштейн, *Очерки по физиологии движений и физиологии активности* (Медицина, М., 1966).
2. С. М. Breder, *Zoologica* **4**, 159 (1926).
3. Дж. Грэй, *Передвижение животных* (НИЦ РХД, М.-Ижевск, 2011).
4. R. Bainbridge, *J. Exp. Biol.* **35**, 109 (1958).
5. В. Е. Пятецкий, *Бионика*, № 4, 11 (1970).
6. В. Е. Пятецкий, *Бионика*, № 4, 20 (1970).
7. P. W. Webb, *Bull. Fisheries Res. Board of Canada* **190**, 1 (1975).
8. P. W. Webb, *J. Exp. Biol.* **55**, 489 (1971).
9. В. В. Смолянинов и С. М. Кашин, в кн. *Биология океана* (Наука, М., 1977), т. 1, сс. 40–53.
10. S. Grillner and S. Kashin, in *Neural Control of Locomotion* (Plenum Press, New York and London, 1976), pp. 181–201.
11. T. L. Williams, S. Grillner, V. V. Smoljaninov, et al., *J. Exp. Biol.* **143**, 559 (1989).
12. Э. Марей, *Механика животного организма. Передвижение по земле и воздуху* («Знание», С.-Пб.: 1875).
13. В. В. Смолянинов, *Успехи физ. наук* **170** (10), 1063 (2000).
14. В. В. Смолянинов, *Биофизика* **46** (4), 746 (2001).
15. В. В. Смолянинов, *Биофизика* **54** (1), 126 (2009).

Locomotor Synergies in Fish

V.V. Smolyaninov* **

*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

Locomotor synergies underlying swimming in fishes are initially represented by three kinematic characteristics $\{f(v), A(v), w(v)\}$, where f is the frequency of lateral undulations, A is the amplitude of a tail beat, w is the speed of locomotory wave, v is the speed of locomotion. In addition, characteristics of step length $L(v)$ and wave length $\lambda(v)$ are compared, where $L = vT$, the distance covered by fish for $T = 1/f$, and $\lambda \equiv wT$. These kinematic characteristics are obtained using cinematic records for six fish species: three of these species belong to the eelform type and the other three ones refer to the carangiform type. The constancy of wave length λ at all speeds v is a common feature for these two forms. Eeloids perform one-parametric locomotive swimming: the change of locomotion speed v occurs through only a change in a wave speed w at the constancy of the undulatory amplitude; however carangioids utilize a two-parametric locomotive swimming: with the change in a wave speed w the undulatory amplitude of a body and a tail fin also changes.

Key words: fish locomotion, bending undulation, propagated waves, kinematic characteristics