

Полученные уравнения показывают распределение количества экземпляров жуков в зависимости от концентрации ионов в почве. Для данных уравнений были рассчитаны коэффициенты множественной корреляции ($k_I=0,65$; $k_{II}=0,52$; $k_{III}=0,69$), которые являются наивысшими относительно ранее полученных парных коэффициентов и показывают наличие зависимости между количеством экземпляров жуков и всеми остальными параметрами.

Очевидно, что с увеличением количества изучаемых факторов возрастает коэффициент корреляции, что говорит о преимущественном влиянии комплекса факторов на распределение педобионтов, нежели каждого отдельно взятого фактора.

Summary

There was adduced a density comparison of the representatives of the beetles families Carabidae, Histeridae, Elateridae, Tenebrionidae, Chrysomelidae, Curculionidae with the maintenance of the Ca^{2+} , Mg^{2+} , $Na^+ + K^+$, SO_4^{2-} , HCO_3^- , Cl^- ions in soil. The twin coefficients of correlations considering the dependence between the quantity of specimens of the beetles and the maintenance of the ions under study in soil were determined. No link was found between any of the considered figures. The calculation of the regression equations parametres was also carried out. For the equations obtained coefficients of multicorrelations were calculated, which show the presence of the dependence of the density of the beetles and all the parametres under study. Thus, it seems, likely that the density of the beetles depends on the total ions concentration in soil rather than on any of them in particular.

Литература

- Аринушкина Е. В. Руководство по химическому анализу почв. М., 1970. 478 с. — Ашмарин И. П., Васильев Н. Н., Амбросов В. А. Быстрые методы статистической обработки и планирование экспериментов. Л., 1975, с. 33—49. — Бушева А. В. Влияние концентрации и состава солей почвенного раствора на поведение педобионтов. — В кн.: Проблемы почвенной зоологии. Материалы III Всесоюз. совещ. М., 1969, с. 28—29. — Гиляров М. С. Методы количественного учета почвенной фауны. — Почвоведение, 1941, № 4, с. 48—77. — Гиляров М. С. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. М.: Л., 1949. 279 с. — Методы почвенно-зоологических исследований / Под ред. М. С. Гилярова. М., 1975. 275 с. — Лавров М. Т. Влияние типов леса и связанных с ним механического и химического состава почв на распределение западного и восточного майского хрущей в области контакта их ареалов. — В кн.: IV съезд Всесоюз. энтомол. о-ва, вып. 2. М.; Л., 1960, с. 128. — Принц Я. И. К методике экологических исследований. — Защита растений, 1935, № 3, с. 23—24. — Принц Я. И. Влияние кислотности почвы на распределение в ней личинок хрущей майского, июньского, мраморного жука и проволочника *Agriotes obscurus*. — В кн.: Итоги научно-исследовательских работ ВИЗРа за 1936 год. ч. 1. Л., 1937, с. 208—211. — Mertens J. L'influence du facteur pH sur le comportement de *Orchesella villosa* (Collembola, Insecta). — Ann. Soc. r. Zool. Belg., 1975, vol. 105, N 1—2, с. 45—52.

Статья поступила в редакцию 4 декабря 1980 г.

УДК 595.7 : 591.174

А. К. Бродский

АЭРОДИНАМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПОЛЕТА НАСЕКОМЫХ. IV. МАТЕРИАЛЫ ПО ПОЛЕТУ ПОДЕНКИ *EPHEMERA VULGATA* L.*

За последние годы в изучении аэродинамических основ полета насекомых сделан существенный шаг вперед. На смену попыткам объяснить полет насекомых с позиций стационарной аэродинамики пришло углубленное изучение нестационарных явлений в их полете.

* Продолжение. Начало см.: Вестн. Ленингр. ун-та, 1973, № 15, с. 17—20; 1974, № 3, с. 16—20; 1975, № 3, с. 7—10.

В 1973 г. Вейс-Фо [Weis-Fogh T., 1973] наглядно продемонстрировал вовлечение нестационарных эффектов в генерацию подъемной силы. Стала очевидной сложная, во многом еще непонятная картина взаимодействия потока воздуха с крыльями летящего насекомого, что делает особенно перспективным функциональный анализ структур, обеспечивающих полет. Здесь уместно процитировать одного из ведущих исследователей полета насекомых Вейс-Фо [Weis-Fogh T., 1975]: «Использование принципов нестационарной аэродинамики делает возможным бесчисленное количество модификаций полетного механизма и формы крыла — это совершенно необходимо принимать во внимание при обсуждении функции и эволюции крылатых насекомых» (р. 759). Как минимум, два нестационарных явления привлекают сейчас внимание исследователей. Первое из них — гистерезис подъемной силы, т. е. изменение коэффициента подъемной силы при быстром возрастании или уменьшении угла атаки крыла [Bennett L., 1966, 1970]. Второе связано с образованием вихрей при ускорении, торможении крыла, а также резком изменении его ориентации.

Динамика образования вихрей за плоской жесткой пластинкой бесконечного размаха, расположенной под углом 60° к набегающему потоку, прослежена Сэвиджем с соавторами [Savage e. a., 1979]. При числе Рейнольдса, равном 700, за пластинкой формируется интенсивный вихрь, характеризующийся высокой устойчивостью. Его присутствие ведет к большим скоростям и низкому давлению над пластинкой, в результате чего на пластинку действует нормальная сила. В том случае, когда число Рейнольдса возрастает до 8100, т. е. почти на порядок, образовавшийся вихрь быстро срывается, образуя над пластинкой завихренное течение, аэродинамический эффект которого рассматривается авторами как несущественный. С. М. Белоцерковский с соавторами [1974], напротив, показали, что наибольший эффект может быть получен при отрывном режиме обтекания с передней кромки, когда с крыла сходит вихревая пелена. Решение той же задачи с учетом вязкости покажет, какая из ситуаций — отрывное или безотрывное обтекание с образованием вихря раздела — предпочтительнее для генерации нормальной силы. Следует отметить, что нами еще в 1974 г. было показано, что вихри, образующиеся как за телом насекомого [Бродский А. К., Иванов В. П., 1974], так и над его крылом [Бродский А. К., Иванов В. П., 1975], обладают большой устойчивостью и весьма точно приурочены к определенному участку крыла или тела. Таким образом, по крайней мере для некоторых насекомых, при рассмотрении нестационарных явлений следует учитывать роль «долгоживущих» вихрей.

Используя изложенные выше теоретические соображения, а также привлекая данные по кинематике крыльев, можно попытаться оценить аэродинамические особенности полета поденки *Ephemera vulgata* L. Методика анализа кинематики крыльев этого насекомого в условиях фиксированного полета в аэродинамической трубе уже описывалась нами ранее [Бродский А. К., 1975]. Имеющиеся данные были дополнены специальным анализом пронации и супинации — моментов взмаха, когда нестационарные эффекты проявляются наиболее значительно.

Кинематика крыла. Для описания движения крыла поденки можно обратиться к рис. 1, на котором изображена кривая, соединяющая последовательные положения вершины переднего крыла. Принимая во внимание различную скорость движения крыла, а также положение его вершины и характер деформации, представляется целесообразным выделить пять основных фаз: пронацию, удар вниз, торможение, супинацию и удар вверх. Существенно, что вращение крыла (пронация и супинация) доминирует в цикле взмаха. Так, пронация составляет 0,22

времени всего цикла и 0,43 нисходящей части траектории; супинация — 0,17 и 0,36 соответственно. На рис. 2 изображены профили переднего крыла в различные моменты взмаха. Профили крыла показаны на траектории, наклон которой к горизонтали составляет 70° .

Пронация (рис. 3). Достигнув крайней верхней точки, крыло резко вращается вокруг переднего края; при этом его задний край поднимается приблизительно на 60° . После этого крылья начинают опускаться в пронированном состоянии. Одновременно каждое крыло перегибается продольно, образуя Г-образный профиль. Линия перегиба (пронация) проходит по выпуклой (верхней) жилке МА (рис. 4). В результате перегиба угол атаки уменьшается. В кубитальном поле, пересекая жилки, впадающие в задний край крыла, формируется желоб. Он начинается в основании кубитальной жилки и достигает наружного края крыла у CuA .

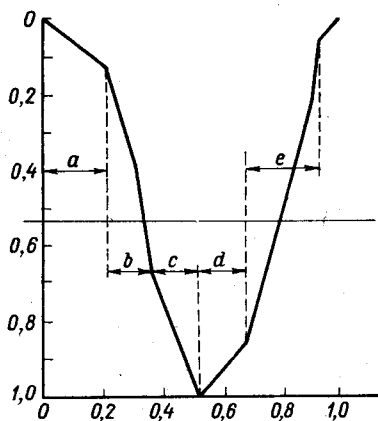


Рис. 1. Изменение положения вершины крыла (ордината) за время одного взмаха (абсцисса).

Фазы взмаха: *a* — пронация, *b* — удар вниз, *c* — торможение, *d* — супинация, *e* — удар вверх. Сплошная горизонтальная линия — след сечения сагиттальной плоскости фронтальной.

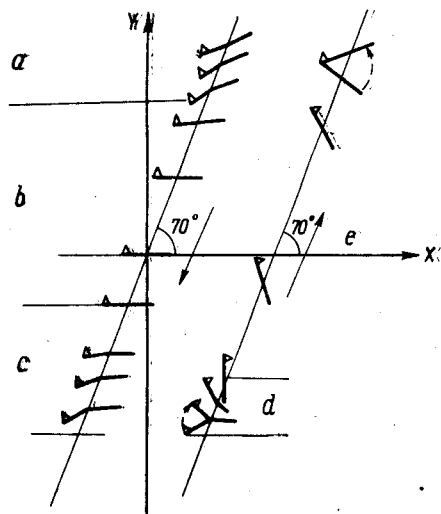


Рис. 2. Схематическое изображение траектории вершины крыла.

Треугольники обозначают верхнюю поверхность переднего края крыла. Обозначение фаз взмаха — на рис. 1.

Если бы крыло представляло собой жесткую пластинку, то в этой фазе из-за резкого вращения вокруг ведущего края следовало бы ожидать формирования на нижней поверхности крыла вихря раздела и генерацию негативной подъемной силы. Однако в действительности крыло гибкое; его профиль выгнут вверх, вследствие чего под действием сопротивления воздуха задний край крыла отгибается, что препятствует образованию вихря. Вместе с тем подобный способ пронации может иметь существенное значение для последующей фазы движения — от характера пронации зависит локализация вихря на поверхности крыла во время удара вниз.

Удар вниз. Эта фаза протекает с наиболее высокой скоростью и может быть подразделена на два этапа: разгон, т. е. переход от пронации к движению с максимальной и равномерной скоростью, и само это движение. При переходе от пронации к удару вниз быстро увеличивается угол атаки, поэтому за счет явления гистерезиса можно ожидать значительный рост подъемной силы. Крыло деформировано сла-

бо, желоб в кубитальном поле исчезает, а угол атаки постоянен и велик. Его значение растет от основания крыла к вершине в связи с закономерным изменением результирующей скорости обтекания крыла. Существование, что увеличению углов атаки по длине крыла не противодействует его крутка — крыло равномерно наклонено к траектории взмаха. Из предыдущей работы [Бродский А. К., Иванов В. П.,

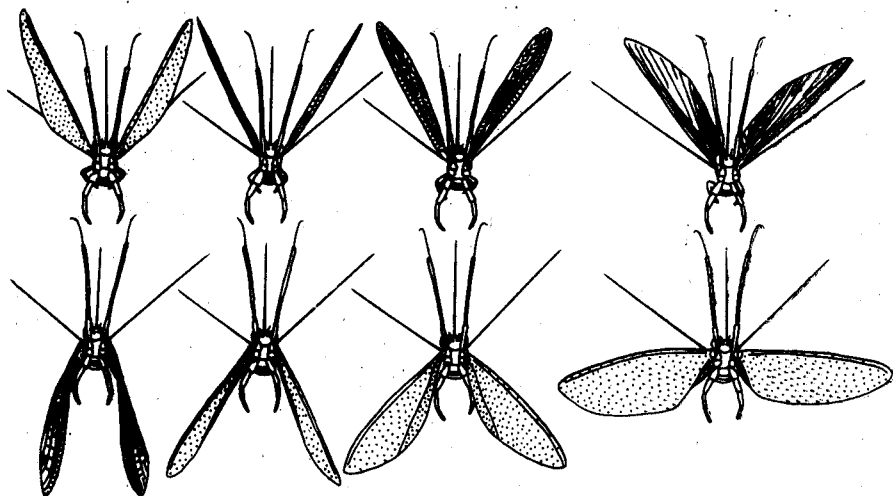


Рис. 3. Отдельные моменты взмаха.

Верхний ряд — пронация, нижний — супинация и начало удара вверх. Нижняя поверхность крыльев затенена.

1975] известно, что уже при угле атаки, равном 25° , на верхней поверхности крыла образуется вихрь раздела. Можно думать, что этот вихрь, обладающий большой устойчивостью, будет способствовать подсосу и генерации подъемной силы. Так бы оно и было, будь крыло плоской жесткой пластинкой. На реальном крыле вихрь локализуется в строго определенном месте и только при очень больших значениях угла атаки распространяется на всю поверхность. При умеренно больших углах атаки (около 40°) часть потока воздуха, набегающего на крыло, гофрировкой направляется в обход вихря и стекает по каналам гофра. Более того, поляра крыла поденки [Бродский А. К., 1970] не показала «необычного» роста подъемной силы, хотя значительный коэффициент подъемной силы отмечен при угле атаки 30° . В реальной ситуации, когда крыло испытывает градиент угла атаки и скорости набегающего потока по размаху, трудно отдать предпочтение какому-либо из способов генерации подъемной силы. Не исключено, что одновременно «работают» вихрь и часть крыла, свободная от него. Так или иначе, но именно в этой фазе создается максимум подъемной силы [Бродский А. К., 1975], что способствует стабильности полета, так как здесь крылья двигаются близко к телу, пересекая фронтальную плоскость.

Торможение. В последней трети нисходящей части траектории крыло начинает, вначале незначительно, тормозиться. Одновременно оно перегибается по МА так, что передняя часть крыла наклоняется, вследствие чего угол атаки снова уменьшается. Поскольку МА образует с передним краем крыла угол, расширяющийся к вершине, перегибание крыла по этой жилке приводит к закрутке крыла, которая увеличивается по мере приближения крыла к нижней точке траекто-

рии. Иными словами, угол атаки поддерживается одинаковым по размаху. Это, в свою очередь, создает условия для генерации нормальной силы (силы тяги) классическим способом, когда крыло движется с докритическим углом атаки, и вокруг него устанавливается циркуляция. Вихрь, образованный в фазе скоростного спуска, остается за крылом в спутной струе.

Супинация (см. рис. 3). Движение крыла вверх начинается с резкого поворота из пронированного состояния. Крыло резко останавливается и начинает супинировать: сначала передняя кромка крыла, вызывая перегиб крыла по вогнутой (нижней) жилке RS_5 , поднимается, затем перегиб перемещается на другую нижнюю жилку MP_1 , далее на MP_2 , и, наконец, остается лишь одна линия перегиба — вогнутая жилка CuP . Она сохраняется до конца фазы, когда крыло становится вертикально с передним краем, ориентированным вверх. Все движение имеет очень сложный характер, так как одновременно с супинацией крыло движется вверх. Быстрое вращение ведущего края относительно CuP должно привести к формированию на нижней поверхности интенсивного вихря. Одновременно с этим с крыла сходит тормозной вихрь и параллельно с разворотом крыла — разгонный. Таким образом, наиболее вероятно, что в начале удара вверх вихри будут сброшены в спутную струю, а вокруг крыла установится циркуляция против часовой стрелки. Это, в свою очередь, позволит развить нормальную силу в самом начале движения вверх.

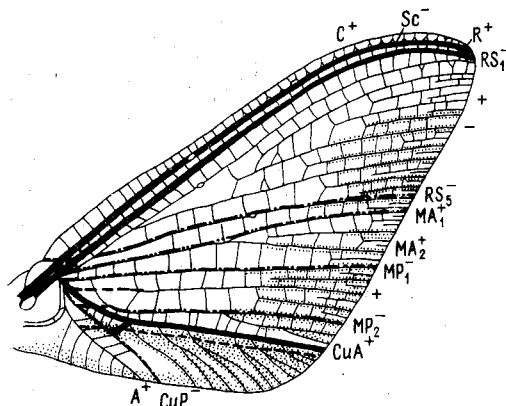


Рис. 4. Схематическое изображение переднего крыла поденки с обозначением основных функциональных элементов.

Обозначения жилок обычные. Знаками «+» и «-» обозначены выпуклые и вогнутые жилки соответственно. Опорные (механические) элементы выделены жирной линией; «буллы» — кружками; линии супинации — штрихом с точкой; линия пронации — штрихом с двумя точками; прочие линии деформации — пунктирной линией; части крыла, участвующие в управлении потоком, затенены.

Удар вверх. Движение крыла вверх происходит с постепенно возрастающим углом атаки, однако в начале подъема значение угла атаки благоприятно для создания классическим способом нормальной силы, которая в этом случае будет силой тяги. На всем протяжении фазы крыло супинировано по CuP . Этот перегиб резко увеличивается к концу движения вверх, поэтому поперечная жилка, расположенная между CuP и верхней жилкой CuA , разворачивается и приподнимается, вызывая натяжение мембраны, что, видимо, препятствует развитию желоба (см. рис. 4). В средней части подъема вершинная часть крыла винтообразно отгибается. Подобное скручивание становится возможным благодаря своеобразным шарнирам (так называемым буллам) на вогнутых жилках Sc , RS_1 и RS_5 . В противном случае сильно гофрированная передняя часть крыла препятствовала бы деформации в направлении, перпендикулярном складкам гофра.

Функция элементов крыла. В предпринятом анализе возможной картины создания аэродинамических сил в полете поденки мы учитывали, насколько возможно, активную роль различных частей крыла. Прежде всего обращает на себя внимание то обстоятельство, что основная складка (жилка) пронации всегда свободна от вихря (если

угол атаки, конечно, не слишком велик) [Бродский А. К., Иванов В. П., 1975] и служит как бы границей между передней частью крыла, которая активно приводится в движение субкостальным и радиальным стволами, и задней, более или менее пассивно двигающейся частью. Последняя имеет опорный элемент в виде верхней жилки CuA . Линий супинации, как уже указывалось, несколько; все они проходят по вогнутым жилкам. Главная линия супинации проходит по CuP , как и у некоторых других насекомых, например веснянок. Кроме этих линий — пронации и супинации — имеются иные линии деформации, по которым происходит перегиб пластинки крыла (см. рис. 4). Поперечная жилка между CuA и CuP , пересекаемая одной из линий деформации, становится сильно выпуклой в середине удара вверх. Часть элементов крыла играет определенную роль в распределении потоков воздуха на его поверхности. Такова наиболее вероятная функция каналов, образованных нижними жилками гофра, а также вставочными краевыми жилками. Формирование желоба в кубитальном поле уже отмечалось. К этому надо добавить, что жилки этого поля, выходящие на задний край крыла, образуют многочисленные желобки в фазе торможения, т. е. поток воздуха в одном и том же месте крыла по-разному направляется в различные моменты взмаха.

Заключение. Из проведенного анализа легко увидеть, что в полете поденки преобладают нестационарные эффекты. Это связано, во-первых, с большой долей времени, падающей на вращение крыла (пронация и супинация), и, во-вторых, с тем, что максимум подъемной силы приходится на фазу взмаха, когда из-за большого угла атаки на передней кромке формируется вихрь. Этот вихрь доминирует в обтекании крыла, но не исключает установления циркуляции в его вершинной части. Часть цикла взмаха, когда могут проявляться закономерности установившегося потока, невелика — нижняя треть обеих траекторий за вычетом супинации. Здесь создается сила тяги. На вершине взмаха крылья не соприкасаются дорзальными сторонами, т. е. механизм «хлопка» Вейс-Фо [Weis-Fogh T., 1973] в установившемся горизонтальном полете поденки не используется, хотя при полете с тангажом нами было отмечено схлопывание крыльев над спинкой.

И, наконец, отметим, что аналогичные материалы имеются и для субимаго поденки. Деформация крыльев субимаго в полете оказалась столь сильной и необычной, а также столь значительно отличающейся от имаго, что анализ пришлось отложить до получения дополнительных данных.

Summary

On the basis of detailed wing-kinematic data the flight aerodynamics of mayfly *Ephemera vulgata* L. is analyzed. The assumption is made that non-steady effects are of special importance for the flight. A role of certain wing elements in management of the air flow streaming the wing is examined.

Литература

- Белоцерковский С. М., Гуляев В. В., Ништ М. И. К изучению полета насекомых и птиц. — Докл. АН СССР, 1974, т. 219, № 3, с. 567—570. — Бродский А. К. О роли гофрировки крыльев насекомых. — Журн. эволюц. биохим. и физиол., 1970, т. 6, с. 470—471. — Бродский А. К., Иванов В. П. Аэродинамические особенности полета насекомых. II. Спектры обтекания. — Вестн. Ленингр. ун-та, 1974, № 3, с. 16—20. — Бродский А. К. Кинематика крыльев поденок и анализ механизма регуляции мощности, развиваемой в полете. — Зоол. журн., 1975, т. 54, вып. 2, с. 209—220. — Бродский А. К., Иванов В. П. Аэродинамические особенности полета насекомых. III. Обтекание крыльев поденки *Ephemera vulgata* L. (Ephemeroptera). — Вестн. Ленингр. ун-та, 1975, № 3, с. 7—10. — Bennett L. Insect aerodynamics: vertical sustaining force in near-hovering flight. — Science, 1966, vol. 152, N 3726, p. 1263—1262. — Bennett L. Insect flight: lift and rate of change of inci-

dence. — Science, 1970, vol. 167, N 3915, p. 177—179. — Savage S. B., Newman B. G., Wong D. T.-M. The role of vortices and unsteady effects during the hovering flight of dragonflies. — J. Exp. Biol., 1979, vol. 83, p. 59—77. — Weis-Fogh T. Quick estimates of flight fitness in hovering animals, including novel mechanisms for lift production. — J. Exp. Biol., 1973, vol. 59, p. 169—230. — Weis-Fogh T. Flapping flight and power in birds and insects, conventional and novel mechanisms. — In: Swimming and flying in nature. Vol. 2, New York; London, 1975, p. 729—762.

Статья поступила в редакцию 4 декабря 1980 г.

УДК 594.1 : 551.468.4(571.63)

О. Н. Мандрыка

ИССЛЕДОВАНИЕ ПОПУЛЯЦИИ ДВУСТВОРЧАТОГО МОЛЛЮСКА *CORBICULA JAPONICA PRIME* ИЗ СОЛОНОВАТЫХ ОЗЕР ПОБЕРЕЖЬЯ ЯПОНСКОГО МОРЯ

Corbicula japonica Prime принадлежит к тропической группе моллюсков [Лихарев И. М., 1953]. Ареал р. *Corbicula* ограничен восточным полушарием, ископаемые остатки встречаются в третичных отложениях Европы и в миоцене Камчатки. Ледниковый период и похолодание в миоцене привели к исчезновению р. *Corbicula* в Европе. Более плавный темп изменения климата и близость моря позволили сохраниться тропическим моллюскам — реликтам палеогена — в Приморье. В настоящее время ареал *C. japonica* охватывает континентальное побережье Японского моря к югу от устья р. Амур, юг Сахалина и Курильских островов, Японию [Курсалова В. И., Старобогатов Я. И., 1971].

Имеются сведения по адаптации *C. japonica* к различной солености воды. Так, И. М. Лихарев [1962] отмечал *C. japonica* в реликтовом озере у Залива Владимира при солености 3,82‰, а также в речной воде. Он считал, что в распределении *C. japonica* наблюдается тенденция к переходу в пресные воды и на сушу.

Кадо и Мацусима [Kado Y., Matsushima O., 1976] при сравнении активности ферментов пищеварительной железы у двух видов р. *Corbicula* — пресноводного *C. leana* и солоноватоводного *C. japonica* — указывают на доминирование активности щелочной фосфатазы А над щелочной фосфатазой Б у пресноводных моллюсков и обратную картину у солоноватоводных. Кадо и Мурата [Kado Y., Murata H., 1974] приводят как наивысший предел адаптации к солености для *C. japonica* 70%-ную воду, что соответствует примерно 25‰. Эти авторы считают морских моллюсков пойкилоосмотическими, а солоноватоводных — гиперосмотическими.

Основной целью данного исследования являлось сравнительное изучение размерно-возрастной структуры популяций *C. japonica*, обитающих в солоноватых озерах побережья Японского моря. Задача сводилась к установлению различий в линейном росте и развитии моллюсков под воздействием биотических и абиотических факторов среды на уровне популяций и субпопуляций. Сопоставление размерно-возрастной структуры и других статистических характеристик живой и мертвой частей каждого из скоплений *C. japonica* дает возможность изучить их развитие и оценить посмертную утрату информации в тафоценозах.

Характеристика станций. В сентябре 1978 г. нами при обследовании солоноватых озер побережья Японского моря вблизи пос. Пластун обнаружены две популяции моллюска *C. japonica*. Популяция I обитает в оз. Мраморном и захватывает часть оз. Духовского. Озера об-