

ЭКОЛОГИЯ МОРЯ



12

1983

Л. С. СВЕТИЧНЫЙ, Б. В. КУРБАТОВ

ЭФФЕКТИВНОСТЬ ЛОКОМОЦИИ *CALANUS HELGOLANDICUS*
ПРИ ПЛАВАНИИ СКАЧКАМИ

Вопрос об активном обмене копепод, несмотря на большой интерес, проявляемый к нему гидробиологами [3—7, 11, 12, 19], до сих пор остается открытым из-за отсутствия надежных методов его экспериментального определения. Поэтому в последние годы для приближенных оценок активного обмена некоторые исследователи используют теоретические расчеты механической энергии, затрачиваемой на активное движение [5, 11, 12], с применением коэффициента полезного действия, который характеризует эффективность локомоции организмов.

Полный коэффициент полезного действия разделяют на биологический (η_6) и гидромеханический (η_r). Общие закономерности механики и эффективности мышечного сокращения, определяющие η_6 , изложены в работах [2, 9] и, по-видимому, в первом приближении могут быть использованы применительно к копеподам. Детальные исследования гидромеханического η_r , за исключением общих теоретических оценок [4, 12], не проводились.

В настоящей работе приводится анализ зависимости коэффициента полезного действия двигательной системы копепод от скорости плавания и размеров тела при скачкообразном движении.

При анализе использованы результаты гидродинамических испытаний увеличенной модели ноги, наиболее крупной пары торакальных конечностей (P4) *Calanus helgolandicus* на специальном стенде с применением тензометрии [6]. Конструкция стенда позволила исследовать сопротивление модели при вращательном движении. Модель выполнена из органического стекла и пластмасс с полной детализацией строения члеников и опушающих щетинок.

Для достижения гидродинамического подобия в качестве рабочих жидкостей применялись глицерин, автомобильное масло и вода, что позволило исследовать сопротивление модели в диапазоне $0,1 \leq Re \leq 1000$. На основании этих результатов найдена зависимость силы полного гидродинамического сопротивления ноги от принимаемой ею формы, скорости движения и относительных размеров (рис. 1).

При имитации рабочей фазы локомоции модель располагалась плоскостью симметрии перпендикулярно вектору движения. Для моделирования возвратного движения ног подвижные членики модели ноги сгибали, а щетинки прижимали одна к другой так, как это происходит у живых рачков.

При равномерном прямолинейном движении рачка гидродинамический коэффициент полезного действия [1]

$$\eta_r = \frac{v_r R_r}{v_p R_p + v_b R_b + v_a R_a + v_r R_r}, \quad (1)$$

где v_r — скорость движения рачка, R_r — сила гидродинамического сопротивления его тела, v_p и R_p — скорость и сила сопротивления плавательных конечностей при рабочем движении, v_b и R_b — при возвратном, v_a и R_a — скорость и сила сопротивления абдомена, компенсирующего вращающий момент от реакции воды на работу конечностей. Силу сопротивления тела рачка рассчитывали по данным модельных испытаний, проведенных нами ранее [11, 13]. Ее зависимость от размеров и скорости движения рачка показана на рис. 1. Используя эти эмпирические зависимости и задавая определенные скорости движения

рачка и соответствующие им силы сопротивления, при условии, что равнодействующая сил рабочего и возвратного движения всех ног уравновешивается силой гидродинамического сопротивления тела, можно подобрать соответствующие скорость и силу сопротивления конечностей.

В действительности скачкообразное движение не является равномерным. По данным С. Стриклера [19], скачок состоит из фаз ускорения и торможения, причем ускорение составляет примерно 0,3

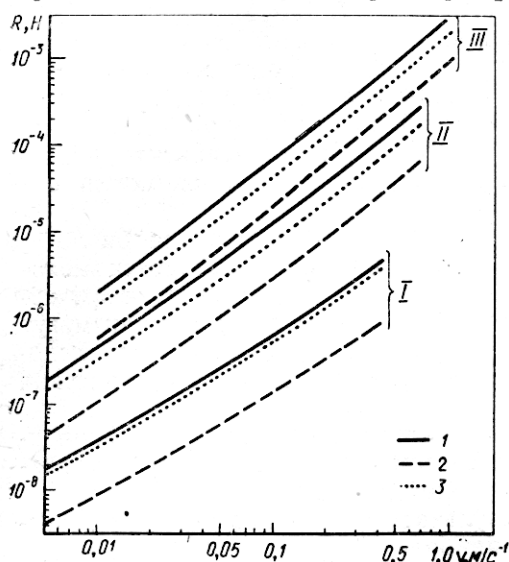


Рис. 1. Зависимость силы полного гидродинамического сопротивления плавательной ноги у рачков, подобных *C. helgolandicus*, при рабочем (I) и возвратном (2) движениях, а также тела рачков (3) от скорости и размеров, см, тела:

I — 0,044; II — 0,35; III — 1,05.

ла и конечностей относительно воды, равное 2,4. Анализ примененных формул показал, что это обусловлено одинаковым для ног и тела относительным изменением коэффициента гидродинамического сопротивления ξ в зависимости от числа Рейнольдса.

Рассчитаем общее расстояние, на которое рачок переместится при одном бросковом движении. Участок пути, где он движется активно, можно оценить по соотношению скоростей конечностей и тела. Путь точки приложения равнодействующей силы к ноге (для рачка длиной 0,35 см) равен приблизительно 0,08 см. Следовательно, участок активного движения в скачке составит всего около 0,19 см. Рассчитаем также расстояние, преодолеваемое рачком по инерции, когда его максимальная скорость равна 15 см·с⁻¹. Воспользуемся для этого известными зависимостями

$$a = R/m, \quad a = dv/dt, \quad S = \int_{v_0}^v v dv, \quad (3)$$

где a — ускорение рачка, m — масса, рассчитанная по его объему [14] при плотности тела 1,05 г·см⁻³ [11], v — скорость, t — время движения, S — путь. Рассчитаем короткие интервалы скоростей, учитывая изменение силы сопротивления в [5]. Получаем, что при 15 см·с⁻¹ $S=0,2$ см в течение 55 мс. Однако максимальная скорость рачков в фазе активного движения может быть намного больше (по данным С. Стриклера [19] 50 см·с⁻¹). Но даже если мы возьмем в расчетах такую скорость, то окажется, что за один скачок *C. helgolandicus* раз-

рывается, причем ускорение составляет примерно 0,3 времени торможения и длится около 10 мс. За такое время измерить ускорение рачков очень трудно, поэтому в наших вычислениях были использованы интегральные величины.

Рассмотрим одноразовый цикл движения плавательных конечностей рачка [8, 16, 17], соответствующий одному скачку. В этом случае возвратным движением ног можно пренебречь, так как оно происходит со значительно меньшей скоростью и в конце фазы торможения. Тогда η_r можно найти по формуле

$$\eta_r = \frac{v_r R_r}{1,28 u R_p}, \quad (2)$$

из которой следует, что $\eta_r=0,55$ и не зависит ни от скорости движения рачка, ни от его размеров. При одиночном скачке постоянно также отношение скорости те-

мером 0,35 см преодолевает не более 2—3 длин своего тела. Следовательно, для преодоления расстояния 15 см за 1 с, как это отмечает Е. В. Павлова [7], он должен совершить не меньше 20 бросковых движений. Это не вызывает сомнений, так как даже сравнительно крупный рак *Orconectes virilis* длиной 8,3 см, в движении которого инерционные эффекты играют несравнимо большую роль, во время скачка перемещается примерно на одну длину тела [21]. Поэтому для быстрого относительно продолжительного перемещения он бьет абдоменом с частотой 8—15 Гц [20].

По данным С. Стриклера [19], пульсация скорости копепода может достигать 40—60 Гц. Если это соответствует количеству локомоторных циклов, то такая высокая их частота может достигаться только сокращением относительного времени возвратного движения конечностей. Но при увеличении скорости возвратного движения ног изменяется не только частота скачков, но и общая эффективность движения.

Коэффициент полезного действия при скачке с учетом возвратного движения ног рассчитаем по формуле

$$\eta_r = \frac{v_r(R_p - R_b)}{u \left[R_p 1,28 + R_b \left(\frac{1}{\alpha\beta} - \gamma \right) \right]}, \quad (4)$$

где α — отношение скоростей рабочего и возвратного движения ног; β — отношение плеч сил ног при рабочем и возвратном движениях, равное 1,4; γ — отношение плеч сил абдомена и ног, равное 0,28; u — угловая скорость рабочего движения ног.

При относительно большой скорости возвратного движения конечностей η_r оказывается в зависимости от скорости движения, размеров организма и, особенно, от величины отношения угловых скоростей рабочего и возвратного движений ног u_b/u_p (рис. 2). Так, в пределах $0 \leq \frac{u_b}{u_p} \leq 1$ η_r рачка размером 0,35 см изменяется от 0,55 до 0,017. Влияние на η_r средней скорости движения рачка и размеров его тела возрастает при увеличении $\frac{u_b}{u_p}$ и в пределах исследованных средних скоростей и размеров (соответственно 0,5—16,0 см·с⁻¹ и 0,044—1,05 см) составит примерно 3 раза (рис. 2). Таким образом, даже приближительная оценка η_r без знания величины $\frac{u_b}{u_p}$ оказывается бесполезной.

Однако данных о скоростях движения конечностей у попопод в известной нам литературе нет. Даже для высших ракообразных, являющихся более удобными объектами исследования, работа П. Уэбба [21] служит пока единственным примером изучения кинематики движения конечностей в эксперименте. Согласно этим данным, отношение времени

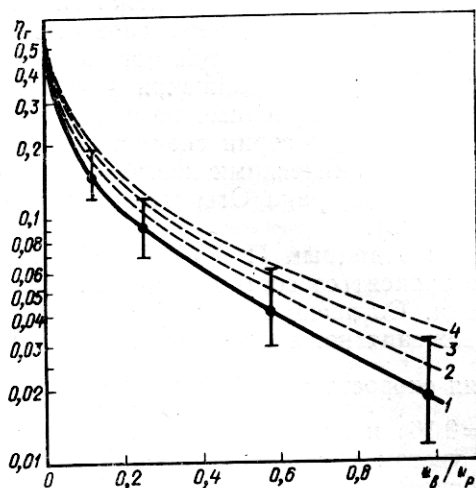


Рис. 2. Зависимость гидродинамического коэффициента полезного действия η_r от отношения скоростей возвратного и рабочего движений конечностей u_b/u_p , размеров и скорости тела, см·с⁻¹:

1 — 16,0; 2 — 4,0; 3 — 1,0; 4 — 0,5. Вертикальные линии показывают пределы изменения η_r в зависимости от размеров тела.

силового удара и разгибания брюшка равно 0,25 при отрыве от грунта и 0,39 — при плавании рака в толще воды. Мы рассчитали вероятное отношение угловых скоростей возвратного и рабочего движений торакальных ног калануса размером 0,35 см при частоте скачков около 40 Гц [19] и средней скорости 15 см·с⁻¹. Это отношение оказалось равным 0,16—0,20, чему соответствует $\eta_r=0,14$. При таком соотношении угловых скоростей ног возможное влияние размеров и скорости поступательного движения рачка на η_r не превысит 1,5 раза.

Итак, полученные нами величины η_r (0,55 для одиночного скачка и 0,14 — для серии скачков с частотой 40 Гц) сопоставимы с известными механическими коэффициентами полезного действия водных членистоногих, рака *Orconectes virilis* — 0,68 [21] и *Nymphon gracili* — 0,59 [18].

По данным П. Узбба [21], как скорость, так и дистанция скачка не зависят от соотношения скоростей сгибания и разгибания abdomena рака. Согласно нашим расчетам, одной и той же скорости рабочего движения ног относительно воды, равной 14 см·с⁻¹, соответствует средняя скорость тела 16 см·с⁻¹ при серии скачкообразных движений ($\frac{u_v}{u_r} = 0,16$) и 32 см·с⁻¹ — для активной фазы одиночного скачка. Однако с учетом инерционного пробега средняя скорость полного цикла одиночного скачка оказывается близкой к 15 см·с⁻¹. По-видимому, в обоих случаях в фазе рабочего движения ног затрачивается одинаковая энергия, соответствующая максимальной мощности мышц. Как мы знаем, максимальная энергия может затрачиваться при определенных, характеристических для мышц параметрах скорости сокращения и нагрузки [9]. Примерно этим же условиям соответствует наибольший η_6 мышечного сокращения, достигающий 0,35 [2]. С учетом этой величины полный коэффициент полезного действия η_n для одного скачка равен 0,19, а для серии скачков с частотой 40 Гц — 0,049.

В приведенных выше расчетах не учтено взаимодействие конечностей, в результате которого совокупная тяга ног рачка может оказаться не равной простой сумме сопротивлений отдельных конечностей. Однако без специального экспериментального исследования оценить взаимное влияние ног трудно. Можно предположить, что по аналогии с взаимодействием сферических частиц [15] их тяга будет меньше. Например, сопротивление каждой из двух равных сфер, удаленных на два диаметра, уменьшается примерно на 20%. Сопротивление ансамбля из четырех жестко закрепленных частиц, удаленных друг от друга подобно дистальным концам двух пар ног, в условиях ползущих течений на 15% меньше суммы сопротивлений такого же числа отдельных частиц, а при числах Рейнольдса, соответствующих движению ног ($Re \approx 10$), эти эффекты должны уменьшиться из-за резкого уменьшения сдвиговой деформации воды на расстоянии от ноги. При возвратном движении дистальные концы соседних пар ног соприкасаются, и расположенные на них членики и щетинки скорее всего перемещаются слитно, тем самым уменьшая суммарное сопротивление ног. Учет всех этих, а возможно, и других факторов может существенно уточнить наши расчеты, однако не должен повлиять на установленную тенденцию изменения гидродинамического η_r в зависимости от скорости и размеров рачков, что являлось основной целью настоящего исследования.

1. Александр Р. Биомеханика. — М.: Мир, 1970. — 339 с.
2. Бендолл Дж. Мышцы, молекулы и движение. — М.: Мир, 1970. — 256 с.
3. Виленкин Б. Я., Виленкина М. Н. Дыхание водных беспозвоночных. — М., 1979. — 343 с. (Итоги науки и техники). ВИНТИ. Сер. Зоология беспозвоночных. Т. 6.
4. Кляшторин Л. Б. Оценка энергетических затрат на активное плавание и вертикальные миграции у планктонных ракообразных. — Океанология, 1978, 18, № 1, с. 143—148.

5. Кляшторин Л. Б., Яржомбек А. А. Об энергетических затратах на активное движение планктонных организмов. — Океанология, 1973, 13, № 4, с. 697—703.
6. Курбатов Б. В., Светличный Л. С. Стенды для экспериментальных исследований гидродинамики зоопланктона на моделях. — Гидробиол. журн., 1981, № 1, с. 86—87.
7. Павлова Е. В., Царева Л. В. Влияние размера сосуда на двигательную активность *Calanus helgolandicus* и *Pleurobrachia rhodopsis* Chum. — Биология моря, Киев, 1976, вып. 37, с. 61—68.
8. Петина Т. С. О способах движения и захвата пищи у *Calanus helgolandicus* (Claus). — В кн.: Биология и распределение планктона южных морей. М.: Наука, 1967, с. 109—124.
9. Проссер Л. Мышцы. — В кн.: Сравнительная физиология животных. М.: Мир, 1977, т. 3, с. 164—286.
10. Светличный Л. С. О некоторых динамических параметрах пассивного погружения тропических копепод. — Экология моря, 1980, вып. 2, с. 28—32.
11. Светличный Л. С., Загородняя Ю. А., Степанов В. Н. Биоэнергетика веслоногого рачка *Pseudocalanus elongatus* в период миграции. — Биология моря, Владивосток, 1978, № 6, с. 41—43.
12. Светличный Л. С., Степанов В. Н. Энергетика движения морских каланид. — Биология моря, Киев, 1978, вып. 47, с. 58—69.
13. Степанов В. Н., Светличный Л. С. Результаты исследования на моделях гидродинамического сопротивления некоторых видов Copepoda. — Биология моря, Киев, 1976, вып. 39, с. 42—46.
14. Степанов В. Н., Светличный Л. С. Методы определения объема планктонных организмов. — Биология моря, Киев, 1976, вып. 39, с. 46—51.
15. Хэппель Дж., Бреннер Г. Гидродинамика при малых числах Рейнольдса. — М.: Мир, 1976. — 630 с.
16. Dietrich W. Die Metamorphose der freilebenden Süßwasser Copepoden. 1. — Z. wiss. Zoologie, 1915, 113, S. 252—324.
17. Storch O. Die Schwimmbewegung der Copepoden, auf Grund von Mikro Zeitlupenauthamen analysiert. — Verh. Dtsch. zool. Ges., 1929, 33, S. 157—166.
18. Morgan E. The swimming of *Nimphon gracile* (Pachygonida). The energetics of swimming at constant depth. — J. Exp. Biol., 1977, 71, p. 205—211.
19. Strickler S. R. Observation of swimming performances of planktonic Copepods. — Limnology and Oceanography, 1977, 22, N 1, p. 165—170.
20. Wardle C. S. Limit of fish swimming speed. — Nature, 1975, 225, p. 725—727.
21. Webb P. W. Mechanics of escape responses in crayfish (*Orconectes virilis*). — J. Exp. Biol., 1979, 79, p. 245—263.

Институт биологии южных морей
им. А. О. Ковалевского АН УССР

Поступила в редколлегию
19.06.81

L. S. SVETLICHNY, B. V. KURBATOV

EFFICIENCY OF *CALANUS HELGOLANDICUS* LOCOMOTION IN SWIMMING BY JUMPS

Summary

The dependence of hydromechanic efficiency in jump-like swimming of *Calanus helgolandicus* on the velocity, body sizes and a relative velocity of the operating and reciprocal motion of the legs has been studied by hydrodynamic tests of an augmented model of the fourth pair leg of thoracic limbs in the copepod.

УДК 591.524.13

С. М. ИГНАТЬЕВ

НЕКОТОРЫЕ ГИДРОДИНАМИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ МОРФОЛОГИИ КРАБА-ПЛАВУНЦА *MACROPUS HOLSATUS FABRICIUS* (DECAPODA)

Гидродинамические аспекты функциональной морфологии и особенности локомоции морских беспозвоночных изучены еще недостаточно. Среди высших ракообразных (Malacostraca) особое место занимают приспособившиеся к активному плаванию в толще воды крабы-плавунцы из семейства Portunidae, дающие весь спектр перехода от типично бентосных форм (роды *Carcinus*, *Xaiva*, *Portumnus* и др.) до форм, в