

ЭКОЛОГИЯ МОРЯ



27
—
1987

1. Аболмасова Г. И. Скорость энергетического обмена кальмара *Sthenoteuthis pteropus* St. из Атлантического океана в экспериментальных условиях // Экология моря. — 1984. — Вып. 18. — С. 67—70.
2. Аболмасова Г. И. Скорость энергетического обмена и некоторые элементы баланса энергии кальмара *Sthenoteuthis oualaniensis* (Lesson) из Индийского океана // Там же. — 1985. — Вып. 19. — С. 104—110.
3. Белокопытин Ю. С. Методы определения и способы обработки данных по основному и активному обмену у рыб // Бионика. — 1977. — Вып. 10. — С. 57—59.
4. Белокопытин Ю. С. Зависимость общего и активного обмена от размеров и скорости движения // Элементы физиологии и биохимии общего и активного обмена у рыб. — М.: Наука, 1978. — С. 52—63.
5. Белокопытин Ю. С. Изучение скорости потребления кислорода у кальмара тропической зоны Атлантического океана // Экология моря. — 1982. — Вып. 10. — С. 82—87.
6. Винберг Г. Г. Температурный коэффициент Вант-Гоффа и уравнение Аррениуса в биологии // Журн. общ. биологии. — 1983. — 44, № 1. — С. 31—42.
7. Шульман Г. Е., Аболмасова Г. И., Муравская З. А. Физиолого-биохимические принципы исследования особенностей кальмаров эпипелагиали Мирового океана (на примере рода *Sthenoteuthis*) // Там же. — 1984. — 45, № 5. — С. 631—652.
8. DeMont M. E. The effects of activity temperature and mass on the metabolism of the squid *Illex illecebrosus*: M. Sc. Thesis. // Dalhousie Univ. Halifax. — Nova Scotia, Canada, 1981. — 83 p.
9. DeMont M. E., O'Dor R. K. The effects of activity, temperature and mass on the respiratory metabolism of the squid *Illex illecebrosus* // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. — 1984. — 64, N 3. — P. 535—543.
10. Hirtle R. W. M., DeMont M. E., O'Dor R. K. Feeding, growth and metabolic rates in captive short-finned squid *Illex illecebrosus*, in relation to the natural population // J. Shellfish res. — 1981. — 1, N 2. — P. 187—192.
11. Kao M. Studies on respiration of the Ommastrephid squid *Illex illecebrosus*: M. Sc. Thesis, Memor. Univ. Newfoundland. — Canada, 1970. — 52 p.
12. Macy W. K. The ecology of the common squid *Loligo pealei* (Lesueur) in Rhode Island Waters: Thesis, Univ. Rhode Island. — Kingston, U. S. A. — 1980. — 236 p.
13. Maginnis L., A., Wells M. J. The oxygen consumption of *Octopus cynea* // J. Exp. Biol. — 1969. — 51. — P. 607—613.
14. O'Dor R. K. Respiratory metabolism and swimming performance of the squid *Loligo opalescens* // Can. J. Fish. and aquat. Sci. — 1982. — 39, N 4. — P. 580—587.
15. Redmont J. R., Bourne G. B., Johansen K. Oxygen uptake by *Nautilus pompilius* // J. Exp. Zool. — 1978. — 205, N 1. — P. 45—50.

Ин-т биологии юж. морей
им. А. О. Ковалевского АН УССР
Севастополь

Получено
18.02.86

G. I. ABOLMASOVA, Yu. S. BELOKOPYTIN

STUDY OF ENERGY METABOLISM IN EPIPELAGIC STHENOTEUTHIS PTEROPUS ST. WITH DIFFERENT RATES OF SWIMMING UNDER EXPERIMENTAL CONDITIONS

Summary

The rate of total energy metabolism in *St. pteropus* with different rates of swimming has been studied. Equations of basal, total and active metabolism are calculated. The values of total metabolism with different relative rate (lengths of the body in seconds) of swimming are obtained. It is shown that the rate of 1.5 L/s is optimal and energy losses with this rate reflect most completely metabolism of *St. pteropus* under natural conditions.

УДК 595.2.34:591.173:577.475.260

Л. С. СВЕТЛИЧНЫЙ, Б. В. КУРБАТОВ

ВЛИЯНИЕ РАЗМЕРОВ ТЕЛА НА ПРОСТРАНСТВЕННО- ВРЕМЕННЫЕ И ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ ВЕРТИКАЛЬНОГО ПЕРЕДВИЖЕНИЯ КОПЕПОД

Для организмов, обитающих в условиях пелагиали, наиболее характерно формирование комплекса приспособлений к пассивному и активному вертикальному перемещению. Исследование такого комп-

лекса с позиции биомеханики представляет возможность математического моделирования суточных миграций и распределения организмов по глубине моря в зависимости от размерного и качественного состава.

В задачу настоящего исследования входило обобщение полученных ранее материалов по биомеханическим свойствам копепод [1, 7, 9] с целью выявления общих зависимостей между величиной тела и скоростями пассивного и активного вертикального плавания рачков, а также затратами энергии на сохранение глубины обитания и вертикальные миграции.

Скорость пассивного погружения. Как было экспериментально показано [9], равномерное погружение копепод в воде под действием собственной силы тяжести происходит в строгом соответствии со вторым законом Ньютона и может быть описано формулой

$$V_{\pi} = \sqrt[2-n]{\frac{8gK_w L d^n (\rho_0 - \rho_w)}{C \rho_w v^n \pi}}, \quad (1)$$

где V — скорость опускания, $\text{см} \cdot \text{с}^{-1}$; g — гравитационная постоянная, $\text{см} \cdot \text{с}^{-2}$; L — длина тела, см ; d — его наибольшая ширина, см ; ρ_0 — средняя плотность тела, $\text{г} \cdot \text{см}^{-3}$; ρ_w — плотность морской воды, $\text{г} \cdot \text{см}^{-3}$; v — коэффициент кинематической вязкости морской воды, $\text{см}^2 \cdot \text{с}^{-1}$; $c(Re)$ — показатель гидродинамического сопротивления; $n(Re)$ — коэффициент; Re — число Рейнольдса, $Re = \frac{Vd}{v}$.

Рассмотрим зависимость $V_{\pi}(L)$ у копепод каляноидного типа с учетом вариаций остальных членов уравнения (1). Согласно имеющимся данным [9], $(\rho_0 - \rho_w) = \Delta\rho$ изменяется у большинства рачков, имеющих отрицательную плавучесть, от 0,01 до 0,06 $\text{г} \cdot \text{см}^{-3}$; $C(Re)$ и $n(Re)$ возьмем по данным, описывающим изменение этих коэффициентов у анестезированных рачков [7], $K_w = 0,48$ [9], а средняя величина $v = 0,01 \text{ см}^2 \cdot \text{с}^{-1}$.

На рис. 1 показана зависимость $V_{\pi}(L)$ при крайних и среднем значениях $\Delta\rho$. В отличие от установленного Ю. М. Рудяковым и В. Б. Цейтлиным [6] соотношения $V_{\pi} = 4L$, связь этих параметров нелинейна, в результате чего скорость опускания самых мелких рачков оказывается в пределах 0,05—0,50 L , а самых крупных — 1,0—4,0 L .

В качестве первого приближения для расчета средних скоростей зависимость $V_{\pi}(L)$ может быть выражена формулой

$$V_{\pi} = 2,7 L^{1,5}.$$

Рассмотрим эту зависимость в свете последней концепции суточных вертикальных миграций копепод, в которой большое значение отводится пассивному гравитационному опусканию рачков.

Средний размах миграций большинства видов копепод составляет 100 м [5]. Легко рассчитать, что для особей, длина тела которых не превышает 0,15 см, скорости пассивного погружения явно недостаточны для преодоления такого миграционного пути. С другой стороны, скорости опускания крупных рачков, приближаясь к средним скоростям их активного плавания, вполне удовлетворяют этой концепции, даже в самых «трудных случаях», когда миграционный путь рачков достигает 300 и даже 500 м. Согласно формуле (1) для пассивного опускания на такие глубины 0,5-сантиметровому рачку потребуется от 8 до 10 ч. Примерно столько же времени затрачивает *Euchaeta acuta* на миграционный путь, составляющий 350 м [14].

Скорость равномерного активного плавания. Связь скорости активного плавания с размерами тела установлена для многих групп водных животных: от инфузорий и ракообразных до рыб и морских млекопитающих. Обычно у относительно мелких особей одной группы организмов скорости плавания больше зависят от величины тела, чем у крупных, поэтому часто зависимости $V_A(L)$ принимают вид асимптотиче-

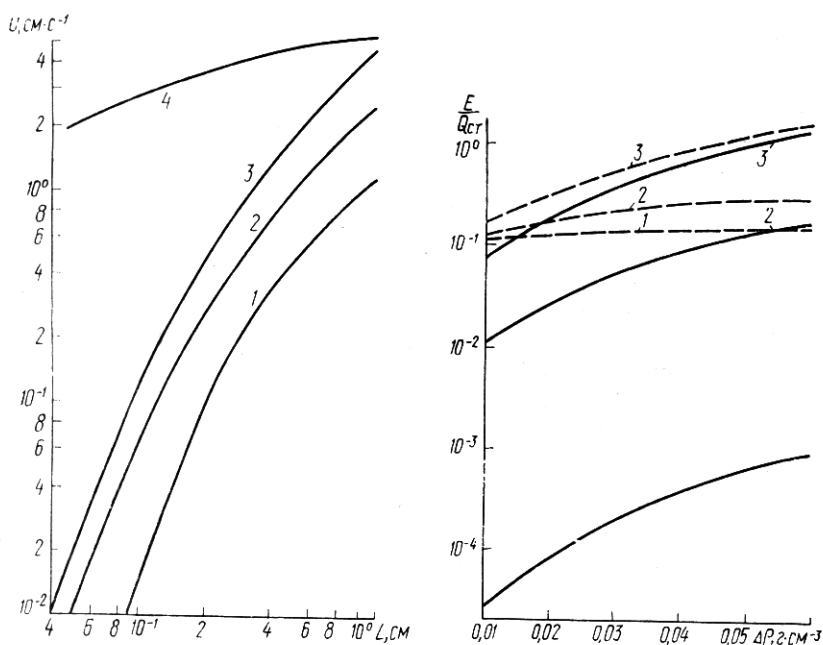


Рис. 1. График зависимости скорости пассивного гравитационного падения при $\Delta\rho$ 0,01 (1), 0,03 (2), 0,06 (3) г·см⁻³ и равномерного плавания («скольжение») (4) от длины тела рачков

Рис. 2. Относительные затраты энергии на преодоление силы тяжести во время нахождения на постоянной глубине (сплошная линия) и вертикальные миграции с амплитудой 100 м (пунктирная линия) у рачков с различной остаточной плотностью тела ($\Delta\rho$) и длиной, равной 0,44 см (1), 0,35 (2) и 1,05 см (3)

ских кривых. Именно такая зависимость, без указания на способ передвижения, отмечена у копепод В. С. Лукьяновой [10].

Несмотря на эти данные, вопрос о связи скорости с размерами тела копепод требует уточнения, и так как для рачков наиболее типичны два способа передвижения («скольжение» и «скачки»), важно определить зависимость $V_A(L)$ при каждом из них.

Рассмотрим равномерное «скольжение» копепод при помощи вторых антенн. По данным киносъемки равномерного плавания *Calanus helgolandicus* величиной 3,5 мм [2, 3, 4] максимальная скорость «скольжения» этих рачков равна примерно 4 см·с⁻¹. Согласно построенной нами полуэмпирической модели «скольжения» калянуса [8] развиваемая при этом мощность равна 11 эрг·с⁻¹, а сумма сил, действующих на тело и конечности, равна 4,6 дин. Поскольку сила мышц, движущих конечностями (F), пропорциональна площади их поперечного сечения (этот факт в настоящее время доказан для многих групп животных [13]), можно предполагать, что по крайней мере в ряду симилметричных калянусу рачков справедливо равенство $F \approx \left(\frac{L_c}{L}\right)^2$, где L_c — длина

тела калянуса. Следовательно, мы можем определить силы, действующие на тело и конечности рачков размером 0,04 см и 1,00 см (величины, экстремальные для копепод). Они будут соответственно равны 0,07 и 41,00 дин, а скорости, рассчитанные в соответствии с моделью скользящего движения рачков, составят 1,9 и 5,0 см·с⁻¹. Таким образом, при увеличении размеров тела рачков в 25 раз скорость скольжения должна возрасти примерно в 2,5 раза (рис. 1), а частота биений антенн уменьшится согласно теоретическим оценкам с 80 до 10 Гц. Не располагая сравнительными данными о скоростях «скольжения» копепод, которые могли бы подтвердить или опровергнуть расчеты, со-

поставим полученные величины максимальной частоты вибрации конечностей с известными нам литературными данными.

По результатам прямых измерений частота вибрации вторых антенн *Acartia clausi* ($L=0,10$ см) равна 60 Гц [17], у *Pseudocalanus elongatus* ($L=0,12$ см) ротовые конечности бьют с частотой 31—43 Гц [18], у *C. helgolandicus* она равна 20 Гц [15], а у *Eucalanus pileatus* [16] — 17 Гц. Расчетные значения для рачков такой величины оказались равны примерно 55, 50, 27 и 22 Гц соответственно.

Следовательно, несмотря на существенное систематическое различие этих видов, теоретическая оценка частоты биения их антенн показала довольно близкие результаты, что вполне можно рассматривать как косвенное подтверждение установленной нами зависимости $V_A(L)$ при «скольжении» (см. рис. 1).

Затраты энергии на сохранение постоянной глубины обитания. Задерживаясь на определенных глубинах, рачки с отрицательной плавучестью (а таких большинство) вынуждены тратить энергию, величина которой прямо пропорциональна силе тяжести их тел в воде.

Наиболее характерным типом локомоции при преодолении копеподами силы тяжести является «скольжение». Мощность, затрачиваемая при этом, может быть рассчитана по формуле

$$N_T = 0,239 \cdot 10^{-7} (\rho_0 - \rho_B) W g V \eta_n, \quad (2)$$

где W — объем тела, η_n — коэффициент полезного действия при «скольжении», зависящий от величины рачков, абсолютной скорости их движения и отношения между максимальной скоростью, которую они способны развить ($V_{\max}$) и абсолютной, равной в случае сохранения постоянной глубины скорости пассивного опускания, т. е. $\eta \sim \frac{V_{\max}}{V_u}$ [8].

Результаты расчетов мощности, отнесенной к стандартному обмену за секунду при 20 °С, для гидродинамически «средних» рачков показаны на рис. 2. При наиболее типичной величине $\Delta\rho$ 0,03 г·см⁻³ относительная мощность возрастает в рассмотренном диапазоне размеров 0,04—1,00 см от 0,02 до 60% стандартного обмена. Следовательно, в отличие от мелких особей у крупных копепод затраты на преодоление гравитационного притяжения земли могут составлять значительную часть энергии метаболизма, в связи с чем, по крайней мере, у видов, долго находящихся на постоянных глубинах, следует ожидать увеличения плавучести тела. В этом аспекте показательно, что при 60%-ном уровне активного обмена, которого самым крупным особям со средней плавучестью хватило бы только на то, чтобы не утонуть, самым мелким рачкам достаточно для плавания со скоростью около 1 см·с⁻¹, что в 40—100 раз больше скорости их гравитационного опускания.

В отличие от рассмотренного выше примера с неподвижными относительно воды рачками, копеподы, задерживаясь на глубине, могут чередовать кратковременное всплывание с пассивным опусканием. Такой тип движения получил название „hop and sink“ [15]. Его энергетическая оценка представляет интерес в связи с предположением о том, что благодаря такому поведению копеподы способны уменьшить затраты энергии на сохранение глубины обитания [12].

Так как среднее положение относительно воды при движении „hop and sink“ остается постоянным, расстояние, пройденное рачками вверх (ΔZ_A) и вниз (ΔZ_n), должно быть равно и в соответствии с определением $\Delta Z = Vt$ должно соблюдаться равенство

$$V_A t_A = V_n t_n. \quad (3)$$

Всплывая вверх, рачок совершает работу по преодолению сопротивления воды, которая может быть рассчитана как

$$E_{CA} = A C_A V_A^{2-n} V_A t_A \eta_A, \quad (4)$$

где $A = \frac{1}{8} \pi \nu^n \rho d^{2-n}$, а также работу по преодолению силы тяжести тела в воде E_{TA} , которая может быть найдена по формуле

$$E_{TA} = AC_{\Pi} V_{\Pi}^{2-n} (V_{\Pi} + V_A) t_A \eta_A. \quad (5)$$

Общие затраты энергии при всплывании $E_B = E_{CA} + E_{TA}$. Сравним их с затратами при зависании за время $t_{\Pi} + t_A$, когда энергия расходуется только на преодоление тяжести тела:

$$E_{T\Pi} = AC_{\Pi} V_{\Pi}^{2-n} V_{\Pi} (t_{\Pi} + t_A) \eta_{\Pi}. \quad (6)$$

В соответствии с (4) — (6) соотношение энергии возвратно-поступательного движения E_B и зависания $E_{T\Pi}$ имеет следующий вид:

$$\frac{E_B}{E_{T\Pi}} = \frac{t_A [C_A V_A^{3-n} + C_{\Pi} V_{\Pi}^{2-n} (V_{\Pi} + V_A)] \eta_A}{(t_A - t_{\Pi}) C_{\Pi} V_{\Pi}^{3-n} \eta_{\Pi}}. \quad (7)$$

Заменяя в (7) время на скорость в соответствии с (3), получаем

$$\frac{E_B}{E_{T\Pi}} = \frac{\eta_A}{\eta_{\Pi}} \left[\frac{C_A V_A^{3-n}}{C_{\Pi} V_{\Pi}^{3-n}} \frac{V_{\Pi}}{(V_{\Pi} + V_A)} + 1 \right]. \quad (8)$$

Расчеты, произведенные по этой формуле, позволили установить, что в случае «скользящего», равномерного плавления, когда $C_A = C_{\Pi}$, возвратно-поступательное движение требует намного большей энергии, чем «зависание», у мелких особей — более чем в 100 раз (рис. 3).

При скачкообразном движении $\frac{C_A}{C_{\Pi}} \approx 0,5$ и полученные нами соотношения $\frac{E_B}{E_{T\Pi}}$ могут быть в 2 раза меньше, но и это не позволяет согласиться с выводом Л. Хори и Д. Вейса [12] о способности копепода экономить энергию благодаря чередованию кратковременного всплывания с пассивным опусканием. Причиной такой оценки $\frac{E_B}{E_{T\Pi}}$ явилось взятые этими авторами неоправданно большое различие (до 10 раз) между коэффициентами C_A и C_{Π} , характеризующими коэффициенты гидродинамического сопротивления тела копепода при активном и пассивном движении.

Возрастание энергетических затрат при увеличении скорости активного периодического плавления относительно скорости гравитационного падения в равной мере справедливо и для миграций копепода, которые можно рассматривать как сильно растянутое во времени возвратно-поступательное перемещение относительно средней глубины обитания.

Величина тела и затраты на миграции. Чтобы оценить энергетическую стоимость миграций, необходимо знать их амплитуду и скорости. В отношении связи амплитуды миграций с величиной рачков нет однозначных указаний, поэтому мы, вслед за Ю. А. Рудяковым и В. Б. Цейтлиным [5], принимаем среднюю амплитуду миграций рачков равной 100 м независимо от их размеров. Предположим, что за сутки рачки совершают один спуск и один подъем. Во время спуска они чередуют активное скачкооб-

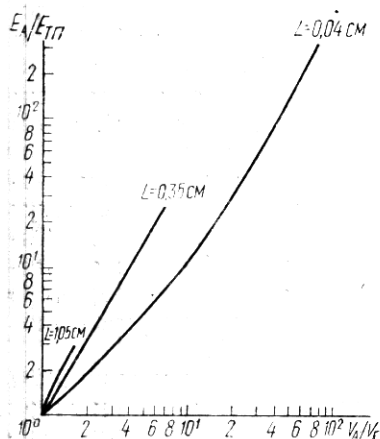


Рис. 3. Зависимость отношения между энергией, затрачиваемой на возвратно-поступательное движение (E_A) и зависание ($E_{T\Pi}$) на фиксированной глубине от соотношения скоростей активного всплывания (V_A) и пассивного падения (V_{Π})

разное плавание с пассивным погружением. Такой тип движения наблюдали А. Харди и Р. Бейнбридж [11] в «планктическом колесе». Т. С. Петипа [4], изучавшая скачкообразное плавание калянуса при помощи высокоскоростной киносъемки, указывает, что максимальное число последовательных скачков у него не превышает семи, после чего наступает фаза отдыха, во время которой благодаря расправляемому на головном конце тела антеннулам происходит пассивная переориентация рачка [12]. По мнению этих авторов, такое положение рачков является исходным для новых бросков вниз, а фаза ориентирования необходима для поддержания направления движения.

Нами было установлено, что за один из серии скачков рачки независимо от их величины преодолевают расстояние, равное примерно 1,2 длины тела, а во время ориентации из положения головой вниз в положение головой вверх они пассивно опускаются на две длины тела.

Следовательно, продолжительность активной фазы $t_A = \frac{8,4L}{V_A}$, а пас-

сивной $t_P = \frac{2L}{V_P}$.

Расчеты мощности при опускании выполним в соответствии с установленной ранее зависимостью пассивного и скачкообразного движения от величины тела [9], а при всплывании — в соответствии с аналогичной зависимостью максимальных скоростей «скольжения» (см. рис. 1) по формуле

$$N = 0,239 \cdot 10^{-7} \frac{1}{8} \pi \rho v^n C d^{2-n} \bar{V}_A^{3-n} \eta_{\text{АП}}, \quad (9)$$

где $\bar{V}_A$ — средняя скорость активного плавания; η_A — полный коэффициент полезного действия, равный примерно 13% при скачкообразном движении и изменяющийся от 0,8 до 2,5% при «скольжении», в зависимости от величины рачков [8].

Общий суточный расход энергии при миграции на 100 м с максимальными скоростями и с учетом затрат энергии на сохранение глубины обитания в оставшееся время суток не превысил 1,5 стандартного обмена (см. рис. 2). Это может показаться неожиданным, так как энергия расходуемых при миграции калянуса липидов, углеводов и белков в десятки раз превышает стандартный обмен [4].

В связи с этим рассмотрим более подробно ход вычислений на примере миграции рачка *C. helgolandicus* размером 0,3 см. Максимальная скорость, которую он развивает в одном скачке, по данным киносъемки [4], равна $30 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$, а средняя — около $18 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$. Вероятно, эти скорости близки максимально возможным, так как даже в момент избегания опасности (действие электрического тока) мгновенная (за 0,015 с) скорость рачка не превышала $43 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$ [4]. Согласно данным этого автора, продолжительность «комплексного акта гребли», состоящего из семи скачков, равна 0,14 с, а преодолеваемое расстояние $S = 7,0 \cdot 1,2 L$. Общая продолжительность одного комплексного акта движения с учетом остановки и ориентации, при которой калянус с $\Delta\rho = 0,03 \text{ г} \cdot \text{см}^{-3}$ опускается со скоростью $0,6 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$, $t = \frac{8,4L}{V_A} + \frac{2L}{V_P} = 1,14 \text{ с}$,

а пройденное расстояние составляет 3,12 см. Следовательно, средняя расчетная скорость миграции вниз с учетом остановки равна $2,74 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$, что, во-первых, соответствует наиболее предпочитаемым скоростям плавания калянусов, а во-вторых — средним скоростям их активных миграций [4]. Полные затраты энергии за один скачок при максимальной эффективности мышечного сокращения (0,35) равны примерно $1,2 \cdot 10^{-7}$ кал. Так как для преодоления миграционного пути в 100 м рачку необходимо совершить 22436 скачков, израсходованная на это энергия составит $2,7 \cdot 10^{-3}$ кал, или 70% стандартного обмена за время:

миграции вниз. Интересно, что если эту энергию представить в виде капельного жира калорийностью $9500 \text{ кал} \cdot \text{г}^{-1}$, который, по мнению Т. С. Петипа [4], расходуется на активное движение, то его масса должна быть равна всего $2,8 \cdot 10^{-4} \text{ мг}$, что на два порядка меньше расхода, установленного этим автором. Парадоксальность этого различия, в отличие от «парадокса Грея», согласно которому реальная мощность дельфина оказывается на порядок меньше мощности, необходимой для его плавания по гидродинамическим оценкам, заключается в том, что плавание калянуса по гидродинамической оценке не требует больших затрат энергии даже в случае стремительных миграций.

Рассмотрим теперь затраты на всплытие рачка. Даже если он будет всплывать с максимальной скоростью $4 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$, общие затраты на преодоление силы тяжести (при $\Delta\rho = 0,03 \text{ г} \cdot \text{см}^{-3}$) и гидродинамического сопротивления за время движения не превысят примерно $7,0 \times 10^{-3} \text{ кал}$, или 250% стандартного обмена. Считаем, что в остальное время рачок тратит энергию на сохранение глубины обитания. Тогда суточный ее расход у мигрирующего на 100 м калянуса, без учета энергии, расходуемой на питание, будет равен $1,4 \cdot 10^{-7} \text{ кал}$, или 15% стандартного обмена.

На основании рис. 2, иллюстрирующего зависимость активного обмена от остаточной плотности и размеров рачков, может сложиться впечатление о том, что у рачков с нулевой плавучестью затраты энергии будут минимальными. Предположим, что ориентация в пространстве и сохранение направления движения у рачков с нейтральной плавучестью не требуют дополнительных затрат энергии. Тогда при спуске на 100 м такому калянусу по сравнению с «тяжелым» придется совершить дополнительно 5342 скачка и, несмотря на то что при всплывании у него расход энергии будет меньше, в целом стоимость такой миграции окажется на 10% больше. Но самое главное заключается в том, что рачок с нейтральной плавучестью лишен возможности «спокойного» пассивного спуска и весь миграционный путь вынужден преодолевать активно. Тогда как калянусы с отрицательной плавучестью, благодаря полностью пассивному опусканию могут уменьшить расход энергии на миграцию еще в 1,3 раза, затрачивая на спуск от 2,8 до 10,0 ч, в зависимости от $\Delta\rho$.

Выводы. 1. Оценка передвижения копепоид по биомеханическим параметрам позволила установить характер соотношения между скоростями их пассивного погружения и активного плавания в зависимости от величин тела. У наименьших копепоид скорость равномерного плавания может в 40—100 раз превышать скорость пассивного опускания, у наиболее крупных — всего в 2—3 раза. 2. Минимальные затраты энергии на сохранение постоянной глубины обитания изменяются прямо пропорционально величине тела, примерно от 0,02 до 60% стандартного обмена. 3. Затраты на вертикальные миграции также зависят от величины тела. Максимальный суточный расход энергии у мигрирующих на 100 м копепоид без затрат на питание находится в пределах 13—120% стандартного обмена. Минимальный расход на миграцию у рачков с отрицательной плавучестью может быть в 1,5 раза меньше, чем у копепоид с нейтральной плавучестью.

1. Курбатов Б. В., Светличный Л. С. Показатели гидродинамического сопротивления органов локомоции *Calanus helgolandicus* // Океанология. 1981. — 21, вып. 6. — С. 1092—1097.
2. Павлова Е. В., Царева Л. В. Движение *Calanus helgolandicus* (Claus) по данным киносъемки // Биология моря. — 1975. — Вып. 33. — С. 64—68.
3. Петипа Т. С. О способах движения и захвата пищи у *Calanus helgolandicus* (Claus) // Биология и распределение планктона южных морей. — М.: Наука, 1967. — С. 37—57.
4. Петипа Т. С. Трофодинамика копепоид в морских планктонных сообществах. — Киев: Наук. думка, 1981. — 242 с.
5. Рудяков Ю. А., Цейтлин В. Б. Характеристика суточных вертикальных миграций

пелагической фауны в районе Канарских островов // Океанология. — 1976. — 16, вып. 2. — С. 829—836.

6. Рудяков Ю. А., Цейтлин В. Б. Скорости пассивного погружения планктонных организмов // Там же. — 1980. — 20, вып. 5. — С. 931—936.
7. Светличный Л. С. Гидродинамическое сопротивление обездвиженных копепоид при пассивном опускании в воде // Там же. — 1983. — 23, вып. 1. — С. 139—144.
8. Светличный Л. С., Курбатов Б. В. Эффективность локомоции копепоид при движении с помощью антенн // Там же. — 1981. — 21, вып. 3. — С. 538—544.
9. Степанов В. Н., Светличный Л. С. Исследования гидромеханических характеристик планктонных копепоид. — Киев: Наук. думка, 1981. — 126 с.
10. Шулейкин В. В., Лукьянова В. С., Стась Н. Н. Сравнительная динамика морских животных // Докл. АН СССР. — 1939. — 22, № 7. — С. 424—429.
11. Hardy A. S., Bainbridge R. Experimental observations on the vertical migrations animals // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. — 1954. — 31, N 1. — P. 409—448.
12. Haury L., Weihs D. Energetically offocut swimming behaviour of negatively buoyant zooplankton // Limnol. and Oceanogr. — 1976. — 21, N 6. — P. 797—803.
13. Hill A. V. Dimension of animals and muscle dynamics // Sci. Progr. London. — 1950. — 38, N 150. — P. 209—230.
14. Hure J., Scotto di Carlo B. New patterus of diurnal vertical migration of some deepwater copepods in the Tyrrhanian and Adriatic Seas // Mar. Biol. — 1974. — 28, N 3. — P. 179—184.
15. Lowndes A. G. The swimming and feeding of certain calanoid copepods // Proc. Zool. Soc. London. — 1935. — N 3. — P. 687—725.
16. Paffenhöfer G.-A., Strickler J. R., Alcaraz M. Suspension — Feeding by Herbivorous Calanoid Copepods: A cinematographie Study // Mar. Biol. — 1982. — 67, N 2. — P. 193—199.
17. Rosenberg G. G. Filmed observations of folter feeding in the marine planktonic copepod *Acartia clausi* // Limnol. and Oceanogr. — 1980. — 25, N 4. — P. 738—743.
18. Urry D. L. Observations ion the relationship between the food and survival of *Pseudocalanus elongatus* in the laboratory // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. — 1965. — 45, N 2. — P. 49—58.

Ин-т биологии юж. морей
им. А. О. Ковалевского АН УССР,
Севастополь

Получено
10.10.85

L. S. SVETLICHNY, B. V. KURBATOV

EFFECT OF THE BODY SIZES ON SPATIAL-TIME AND ENERGY PARAMETERS OF THE VERTICAL MIGRATION OF COPEPODS

Summary

A dependence of the rates of uniform active swimming and passive submergence, energy losses per diurnal vertical migrations and retention of the habitation depth on the body size of planktonic copepods is considered. In the smallest copepods the uniform swimming rates may be 40-100 times as high as the rates of gravitational passive submergence, in the largest ones — only 2-3 times. Within the size range of 0.04-1.0 cm minimal energy losses per retention of the constant habitation depth vary directly as the body size of copepods approximately from 0.02 to 60% of the standard metabolism. Maximal diurnal energy loss in copepods migrating per 100 m is within the limits of 13-120% of the standard metabolism.

УДК 595.234:591.17:531.6

Л. С. СВЕТЛИЧНЫЙ, Б. В. КУРБАТОВ

ПРИМЕНИМОСТЬ ДАННЫХ ГИДРОДИНАМИЧЕСКОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ ДВИЖЕНИЯ КОПЕПОД ДЛЯ ОПИСАНИЯ СКАЧКООБРАЗНЫХ РЕЖИМОВ ИХ ПЛАВАНИЯ

До сих пор применение физического моделирования движения копепоид [8] для биогидродинамического и энергетического описания плавания живых особей встречало трудности из-за невозможности их инструментальной проверки, обусловленной отсутствием надежных данных о механизме локомоции рачков.