

ЭКОЛОГИЯ МОРЯ



27
—
1987

- 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 копепод при пассивном опускании в воде // Там же. — 1983. — 23, вып. 1. — С. 139—144.
 8. Светличный Л. С., Курбатов Б. В. Эффективность локомоции копепод 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 копепод. — 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. Haurv L., Weihs D. Energetically officicut swimming behaviour of negatively buoyaut 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. — 85, 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

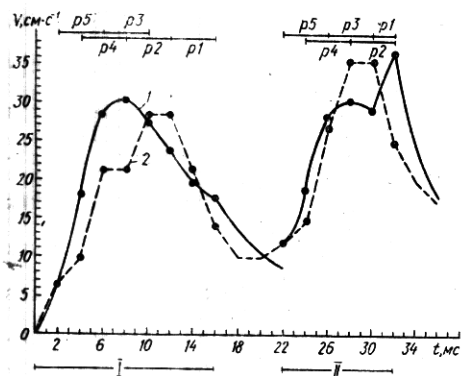
A dependence of the rates of uniform active swimming and passive submergence, energy losses per diurnal vertical migrations and retention of the habitation depth on the body size of planktonic copepods is considered. In the smallest copepods the uniform swimming rates may be 40-100 times as high as the 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. СВЕТИЧНЫЙ, Б. В. КУРБАТОВ

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

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



Изменение скорости при скачкообразном плавании *C. helgolandicus*:

1 — вычисленная скорость, 2 — данные кино съемки [6]; I — первый скачок, II — второй скачок. p5—p1 — условные обозначения пятой — первой пар ног. Время действия каждой пары ног отмечено точками на кривой скорости и линиями в верхней части рисунка

гребками составляли $0,002 \div 0,004$ с (рисунок). Каждый скачок состоял из фаз равноускоренного движения и торможения. Прямолинейность движения тела обеспечивалась компенсирующими гребками абдомена. Необходимые для расчетов данные морфометрических измерений тела и конечностей в этой работе не представлены, однако из другой статьи этого автора [5] следует, что длина (L) пятого копеподита калянуса равна 0,28 см. Эта величина очень близка размерам, снятым с масштабных фотографий скачущего рачка [6]. Дополнительные обмеры нескольких зафиксированных в формалине калянусов таких размеров показали следующее. Наибольшая ширина тела (d) в среднем составляет у них 0,063 см, а длина ног (l_n) равна: p1 — 0,072 см, p2 — 0,085 см, p3 — 0,092 см, p4 — 0,097 см, p5 — 0,075 см. Массу тела определили по его объему $W = 0,55 L d^2$ и средней плотности, равной $1,036 \text{ г} \cdot \text{см}^{-3}$ [8].

Методика. Опишем энергетику фазы ускорения рачка, используя закон сохранения энергии при равноускоренном прямолинейном движении тела в воде:

$$E_n = E_t + \frac{m(V_{\text{тк}}^2 - V_{\text{тн}}^2)}{2}, \quad (1)$$

где E_n — работа по преодолению сопротивления ног; E_t — работа по преодолению сопротивления тела; $V_{\text{тн}}$ и $V_{\text{тк}}$ — начальная и конечная скорости движения тела; m — масса тела.

Второй член правой части уравнения (1) характеризует изменение кинетической энергии тела. В левой его части должно находиться выражение изменения кинетической энергии конечностей, которым, однако, мы можем пренебречь из-за незначительной их массы. По той же причине мы пренебрегаем присоединенной массой воды.

Представим формулу (1) выражением, учитывающим основные внешние силы, действующие на рачка:

$$R_n \bar{V}_n = R_t \bar{V}_t + m a \bar{V}_t, \quad (2)$$

где R_n — сила гидродинамического сопротивления ног; R_t — сила сопротивления тела; $\bar{V}_n$ — средняя скорость конечностей относительно воды; $\bar{V}_t$ — средняя скорость тела; a — ускорение тела.

Использование результатов высокоскоростной кино съемки скачкообразного плавания черноморского рачка *Calanus helgolandicus* [6] совместно с результатами гидродинамических испытаний тела и ног этого рачка [3, 8] позволяет выполнить теоретическую модель движения, сравнение которой с регистрируемым перемещением живого калянуса может явиться критерием оценки исходных данных.

По результатам кино съемки [6], *C. helgolandicus* V. копеподитной стадии развития совершил два последовательных скачка благодаря поочередным гребковым движениям антеннул и пяти пар грудных ног, расположенных с вентральной стороны тела. Продолжительность гребков (t) каждой пары ног равнялась 0,004 с, а интервалы между

Таблица 1. Коэффициенты пропорциональности между силой сопротивления и скоростью тела и торакальных ног *C. helgolandicus*

Коэффициент	Тело	Ноги				
		p1	p2	p3	p4	p5
a'	0,0175	0,0124	0,0167	0,0182	0,020	0,0141
b	1,5	1,6	1,6	1,6	1,6	1,6

Силы сопротивления ног и тела найдем по формуле $R = a'V^b$, удовлетворительно описывающей их эмпирические зависимости от скорости [3, 8]. Коэффициенты a' и b этой формулы, вычисленные для калянуса размером 0,28 см, приведены в табл. 1.

Согласно данным киносъемки [6], конечности рачка при гребке описывают дугу центрального угла, равного примерно 160° . Тогда расстояние, пройденное точкой приложения силы к конечности (S_n), определяется выражением $S_n = \pi l_n \theta$, 0,89, где h_n — плечо приведенной силы, равное $l_n/1,56$ [8], а линейная скорость этой точки относительно тела $V_w = 1,8 l_n \dot{\theta}$, где l_n — длина ноги до окончания экзоподита. Средние скорости $\bar{V}_n$ и $\bar{V}_t$ находили для полуцикла каждой пары ног (0,002 с)

по равенству $V_w = \sqrt{\bar{V}_n^2 + \bar{V}_t^2} + 2 V_n V_t \cos 40^\circ$, вытекающему из теоремы косинусов, подбирая величины скоростей такими, чтобы решалось уравнение (2). В случае одновременной работы смежных пар ног R_n рассчитывалась как сумма сил каждой пары с учетом их индивидуальных V_w и V_n . Плечо приведенной силы живота принималось равным его длине без опущенных щетин фурки.

Скорости инерционного движения рачка (V_n) определяли по графической зависимости $V_n(t)$, построенной через 0,002 с, интервалы по закону импульса силы:

$$R_n t = m (V_{tn} - V_{tk}), \quad (3)$$

где $R_n = da'V_n^b$, а $V_n = \frac{V_{tn} + V_{tk}}{2}$. Считалось, что энергия, расходуемая

при движении живота, затрачивалась на компенсацию вращающего момента, возникающего при работе ног. Соотношение средних сил тяги ног и живота равно примерно 0,25 [8].

Результаты расчетов и обсуждение. Результаты вычислений скорости и затрат механической энергии калянусом при движении представлены в табл. 2. Рассмотрим движение рачка в фазе ускорения. По данным киносъемки, в первом скачке, к моменту удара ногами он имел уже скорость $V_{tn} = 6,5 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$ благодаря гребковым движениям антенул [6]. Дальнейшее нарастание скорости за счет последовательных гребков ногами оказалось близким расчетному (см. рисунок). Во втором скачке начальная скорость оказалась вдвое большей ($V_{tn} = 12 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$), тем не менее как расчетная, так и действительная скорости, в целом совпадая, оказались лишь немного выше, чем при первом скачке, благодаря большей частоте гребков ногами. Анализ соотношения между мгновенной скоростью ног и тела рачка показывает, что при постоянной угловой скорости конечностей, обусловленной одинаковой продолжительностью их действия [6] и возрастающей скоростью тела, только три пары ног могут эффективно придавать ему ускорение. Очевидно, максимальная скорость рачка при продолжительности гребков 0,004 с и интервалах между ними 0,002—0,004 с не превысит примерно $30 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$ независимо от начальной скорости его движения, так как не только не может превышать круговую скорость ног, достигающую $44 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$ у самой длинной пары, но из-за потерь энергии на ускорение тела оказывается меньше. Поэтому даже при совместном ударе тремя

Таблица 2. Энергия ($E \times 10^{-8}$ Дж), расходуемая рачком *Calanus helgolandicus* и возвратном ($E_{\text{нв}}$) движениях, сопротивление тела ($E_{\text{т}}$),

Номер пар ног	Показатель	1—2	3—4	5—6	7—8	9—10
p5	$\Delta V_{\text{т}}$	0—	6,5—	18,5—	28,5—	30,5—
	$V_{\text{т}}$	6,5	18,5	28,5	30,5	27,5
	$V_{\text{н}}$	3,3	12,5	23,5	29,5	29,0
p4	$E_{\text{н}}$		24,4	16,0		
	$V_{\text{н}}$		1,1	0,4		
p3	$E_{\text{н}}$			26,0	21,4	
	$V_{\text{н}}$			1,9	1,2	
p2	$E_{\text{н}}$				18,4	19,0
	$V_{\text{н}}$				0,7	0,8
p1	$E_{\text{н}}$					16,0
	$V_{\text{н}}$					0,4
	$\Sigma E_{\text{н}}$	0,1	1,1	2,3	1,9	1,2
	$E_{\text{т}}$	0,01	0,3	1,0	1,6	1,6
	$E_{\text{у}}$	0,1	0,8	1,3	0,3	0,4
	$E_{\text{нв}}$					
	$E_{\text{а}}$			0,3	0,3	0,3
	$E_{\text{общ}}$	0,2	2,2	4,9	4,1	2,7

парами ног, как это отмечено для реакции избегания опасности стимулированных электрическим током рачков [6], максимальная скорость у них достигала лишь $43 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$. Поскольку более быстрые гребки не наблюдались, есть основание считать такие скорости максимальными в интервале $0,002 \text{ с}$. Это вполне совпадает с выводом Д. Стриклера [10] о том, что максимальные скорости копепод не превышают $50 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$. В связи с этим рассмотрим предположение Т. С. Петипа [6] о возможности достижения каланусом скорости $120 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$. Совершенно очевидно, что при такой скорости тела скорость конечностей должна быть не меньше. Расчеты показали, что она должна достигать $180 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$. При этом частота гребков будет равна 1250 Гц , а продолжительность гребка одной пары ног — $0,0008 \text{ с}$, что намного меньше продолжительности сокращения самых быстрых мышц у животных [7], включая комара [9] и насекомое *Encarsia formosa* размером меньше миллиметра, частота взмахов крыльев которого равна 403 Гц [11].

Рассмотрим фазу торможения, в которой движущийся по инерции рачок подтягивает конечности в исходное положение, готовясь к очередному скачку. Как видно из рисунка, скорости, рассчитанные в соответствии с формулой (3), справедливой для инерционного движения жесткого тела, оказались близки действительным. Этот факт свидетельствует о слабом влиянии возвращаемых конечностей на общее сопротивление, несмотря на их действие во встречном потоке воды. В противном случае, если рассчитывать сопротивление тела с учетом влияния на конечности встречного потока, рачок не только должен был остановиться сразу после скачка, но был бы отброшен назад, как это происходит у *Cyclops scutifer* при плавании с невысокими скоростями [10].

Слабый гидродинамический эффект возвратного движения ног может быть обусловлен как способом их возвращения, так и особенностями гидродинамического обтекания тела. Так, для уменьшения сопротивления ноги рачка возвращаются слитно и в согнутом состоянии. При этом сила их сопротивления оказывается намного меньше суммы сил каждой изолированной пары конечностей. Кроме того, находясь в пограничном слое, они действуют в менее скоростном потоке воды. При этом определенную роль могут играть особенности ламинарного отрыва пограничного слоя. В результате всего этого уменьшаются затраты энергии на подготовку к новому скачку и увеличивается общая

в первом скачке на преодоление сопротивления ног при рабочем (E_n) ускорение тела (E_y) и сопротивление живота (E_a), 1—22 — время, мс

11—12	13—14	15—16	17—18	19—20	21—22
27,5— 24,0 25,8	24,0— 20,0 22,0	20,0— 18,0 19,0	18,0— 14,0 16	14,0— 11,0 12,5	11,0— 9,0 10,0
18,3 0,6	15,1 0,3	17,5 0,4			
0,6 1,2 0,6	0,3 0,8 0,5	0,4 0,5 0,2			
0,3 1,5	0,1 0,3 1,0	0,1 0,3 1,2	0,1 0,1	0,1 0,1	0,1 0,1

эффективность движения. Например, коэффициент полезного действия (η), вычисленный по формуле

$$\eta = \frac{\Sigma R_T V_T + \Sigma m a V_T}{\Sigma R_H V_H + \Sigma R_{HB} V_{HB} + \Sigma 0,25 R_H V_A + \Sigma m a V_T + \Sigma R_T V_T}, \quad (4)$$

где R_{HB} — сила возвратного движения ног; V_{HB} — скорость ног, равная линейной скорости относительно тела; V_A — скорость живота, оказалась равной 0,42. Это очень большая величина, принимая во внимание, что максимальный КПД весельного движителя не может превышать 0,5 [8].

Рассмотрев отдельно фазы ускорения и торможения при одном полном локомоторном цикле, мы можем оценить общую энергетическую эффективность движения калынуса размером 0,28 см.

Суммарная механическая работа, совершенная мышцами торакальной части его тела при одном (первом) скачке, равна $1,8 \cdot 10^{-7}$ Дж. С учетом биологической эффективности мышечного сокращения, равной примерно 0,35 [7], это будет в 15 раз больше стандартного обмена такого рачка при 15 °С. Примечательно, что среди самых различных групп животных среднее отношение максимального и стандартного обменов равно $9,8 \pm 0,4$, а максимальное не превышает 20 [1].

Механическая мощность рачка в первом скачке равна $8,5 \cdot 10^{-6}$ Вт. Если принять массу мышц, находящихся в его торакальной части, равной примерно 15% массы тела [8], то удельная мощность на 1 кг массы мышц при скоростях, достигающих в интервале 0,002 с 34 см $\times$ $\times$ с $^{-1}$, составит 110 Вт, тогда как у насекомых одинаковой с калынусом величины соответствующее максимальное значение достигает 200 Вт [4]. Так как при движении со скоростью 120 см $\cdot$ с $^{-1}$ [6] удельная мощность мышц рачка должна более чем на порядок превышать эту критическую, составляя примерно 3000 Вт/кг, что превышает удельную мощность даже птиц и самолетов [2], мы вынуждены констатировать, что и по энергетическому критерию передвижение калынуса со скоростями около 100 см $\cdot$ с $^{-1}$ оказывается невозможным.

Выводы. 1. Совпадение расчетных и действительных скоростей плавания калынуса подтверждает возможность применения результатов исследования гидродинамического сопротивления тела и конечностей копепод на их увеличенных моделях для построения теоретических

моделей нестационарного движения. 2. Плаванию калянуса размером 0,28 см с крейсерскими скоростями 20—30 см·с⁻¹ соответствуют близкие предельно допустимым для летающих и плавающих животных величины скорости сокращения мышц, их удельной мощности и относительного активного обмена.

1. Донцова Т. В., Зотин А. И. Зависимость максимального дыхания животных от веса тела и уровня стандартного обмена // Термодинамика и кинетика биологических процессов. — М.: Наука, 1980. — С. 282—295.
2. Кокшайский Н. В. Об энергетической эффективности полета животных // Проблемы бионики. — М.: Наука, 1973. — С. 423—439.
3. Курбатов В. Б., Светличный Л. С. Показатели гидродинамического сопротивления органов локомоции // Океанология. — 1981. — 21, вып. 6. — С. 1092—1097.
4. Лайтхилл Дж. Аэродинамические аспекты полета животных // Биогидродинамика плавания и полета. — М.: Мир, 1980. — С. 9—78.
5. Петипа Т. С. О среднем весе основных форм зоопланктона Черного моря // Тр. Севастоп. биол. станции. — 1957. — 9. — С. 39—57.
6. Петипа Т. С. Трофодинамика копепод в морских планктонных сообществах. — Киев: Наук. думка, 1981. — 242 с.
7. Проссер Л. Мышцы // Сравнительная физиология животных. — М.: Мир, 1978. — Т. 3. — С. 164—286.
8. Степанов В. Н., Светличный Л. С. Исследования гидромеханических характеристик планктонных копепод. — Киев: Наук. думка, 1981. — 126 с.
9. Шмидт-Нюельсен К. Физиология животных: Приспособление и среды. — М.: Мир, 1982. — 800 с.
10. Strickler J. R. Observation of swimming performances of planctonic copepods // Limnol. and Oceanogr. — 1977. — 22, N 1. — P. 165—170.
11. Weis-Fogh T. Quick estimates of fithness in hovering animals, including novel mechanisms for lift production // J. Exp. Biol. — 1973. — 59. — P. 169—230.

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

Получено
10.10.85

L. S. SVETLICHNY, B. V. KURBATOV

APPLICABILITY OF THE DATA ON HYDRODYNAMIC MODELING OF THE COPEPOD MOTION TO DESCRIBE SPASMODIC CONDITIONS OF THEIR SWIMMING

Summary

A model of the motion of *Calanus helgolandicus* in accordance with the law of conservation of the body energy moving in water by the stroke way is developed resting on the data available in literature on the rates of strokes by thoracic legs in *Calanus helgolandicus* as well as on results from hydrodynamic tests of the increased models of its body and extremities. The calculated instantaneous rates of the copepod swimming coincided with the rates registered by means of high-speed filming. Analysis of the model shows that in case of metachronic rhythm of the work of thoracic legs being 90-180-deg out of phase and duration of the stroke for each pair of legs amounting to 0.004 s the maximal instantaneous rate of the copepod body does not exceed 30 cm·s⁻¹ and the average rate of jump — 15-20 cm·s⁻¹. Mechanical work expended for one such jump is 1.8·10⁻⁷ J and coefficient of its application for migration equals 0.42.