

УДК 577.475

Л. С. СВЕТИЧНЫЙ, Б. В. КУРБАТОВ

ЭФФЕКТИВНОСТЬ ЛОКОМОЦИИ КОПЕПОД ПРИ ДВИЖЕНИИ
С ПОМОЩЬЮ АНТЕНН

Исследована зависимость силы сопротивления антенны *Calanus helgolandicus* от угловой скорости при рабочем и возвратном движении. Получена зависимость гидромеханического коэффициента полезного действия η_t от скорости, относительных размеров антенн и вязкости воды. При увеличении скорости и размеров рачков η_t уменьшается. Диапазон изменения η_t для вероятных условий движения копепод составляет приблизительно 2—9%. Рассчитаны полные коэффициенты полезного действия η_n , которые при увеличении скорости возрастают, несмотря на уменьшение η_t . Для рачка размером 0,35 см при увеличении скорости в 4 раза от 0,25 ее максимальной величины η_t возрастает от 0,57 до 1,2%.

Широко известны многочисленные гидродинамические исследования нектона [1, 2, 12], в то же время локомоция и энергетика планктонных организмов изучается не так интенсивно [11, 13—15, 17, 18]. До настоящего времени нет инструментальных измерений, позволяющих оценить коэффициент полезного действия движительной системы копепод. А этот показатель является одним из основных в расчетах энерготрат организмов на движение, при биомеханических и продукционных определениях.

В связи с этим в настоящей работе на основании экспериментальных данных с использованием результатов наблюдений и литературных сведений произведена оценка эффективности антенн *Calanus helgolandicus* как движителя и найдены зависимости показателя их эффективности от таких основных физических параметров, как размеры и скорость движителя, температура среды и др.

Эффективность движения животных принято оценивать по коэффициенту полезного действия (η), характеризующегося величиной отношения полезной, необходимой для передвижения работы к общим энергозатратам организма на движение. Синхронные измерения интенсивности обмена, совершаемой работы и величины полезных энергозатрат весьма затруднительны, а в случае с планктонными животными осложняются их малыми размерами. Экспериментальные определения активного обмена копепод по интенсивности дыхания, как нам известно, до настоящего времени не выполнялись [6]. В нашем исследовании эффективность антенн как движителя оценивалась при помощи моделирования процессов локомоции.

На основании модельных испытаний находилась функциональная зависимость коэффициента гидродинамического сопротивления модели (ξ) от числа Рейнольдса (Re). Вычислялась сила полного гидродинамического сопротивления и по литературным данным — животного в целом. Находился гидродинамический η_t , величина которого исследовалась в зависимости от размеров организмов, относительных размеров антенн, скорости движения рачков и температуры среды. Кроме того, с использованием литературных данных о биологическом η_b определялись суммарный η_n и зависимость его величины от некоторых физических параметров.

Расчеты выполнялись с учетом следующих допущений. Движение рачка равномерное и происходит только за счет работы антенн. Антенны перемещаются по эллиптическим траекториям. При таких условиях задача сводится к определению силы полного сопротивления тела и антенн при рабочем и возвратном их движении. Общее гидродинамическое сопротивление тела рачка принято по результатам исследования моделей *Calanus helgolandicus* [19].

Для определения сопротивления антенн была изготовлена модель из органического стекла и пластмасс с точным соблюдением всех пропорций и особенностей строения оригинала. Буксировочные испытания проводились на специально построенном стенде, состоящем из прямоугольной емкости $45 \times 45 \times 35$ см, рычажно-измерительной системы, обеспечивающей исследование эллиптического движения модели, и усиленно-регистрирующей аппаратуры. В качестве рабочих жидкостей использовались глицерин, автомобильное масло и вода. Подбор вязкости жидкости и соответствующих скоростей движения модели позволили добиться полного гидродинамического подобия с процессами локомоции живых рачков. Во время испытаний сопротивление модели измерялось в двух положениях: рабочем и возвратном.

При моделировании работы антенн мы руководствовались материалами собственных наблюдений, фотокиносъемок, измерений и сведениями из публикаций, касающихся локомоции копепод, которые можно свести к следующему. Плавное продвижение рачков вперед сопровождается метакхронным движением антенн, мандибул и максилл с частотой около 600 ударов в минуту [21]. По-видимому, антенны выполняют главенствующую роль в продвижении рачка вперед, так как их относительная величина и амплитуда движений больше, чем у других ротовых конечностей [9]. Движение конечностей наружу и назад, по мнению Кеннона [20], ускоренное и заканчивается более медленным возвращением их в исходное положение. При этом эффективность гребка достигается изменением положения ветвей конечности и их опущения при рабочем и возвратном движениях [8, 19]. По мнению Петипа [15], вращение ротовых конечностей происходит снаружи и спереди к телу рачка. Лаундес [24], не обнаружив метакхронного ритма, отмечает способность левой и правой антенн при вращении находиться в разных фазах. По его наблюдениям частота биения антенн достигает 1200 ударов в минуту. Очевидно, это не предельная величина, так как, по данным Ури [25], антенны *Pseudocalanus elongatus* вибрируют с частотой 1890—2580 циклов в минуту. Вслед за Кенноном [20] многие авторы признают, что антенны совершают движения по эллиптическим траекториям. По мнению Лаундеса [24], антенны совершают колебательные «пропеллеровидные» движения, при этом протоподит поворачивается на 90° относительно тела, а дистальный членик экзоподита — почти на 180° . Голд [22] считает, что во время эффективного толчка эндоподита экзоподит совершает возвратный удар, чем достигается непрерывное поступательное движение. Это согласуется с данными Лаундеса, так как совершенно очевидно, что при повороте протоподита вокруг оси ветви антенны переместятся относительно тела в разных направлениях. Однако в таком случае как прямое, так и возвратное движение члеников антенны должно происходить с одной скоростью, что противоречит наблюдениям Кеннона. По-видимому, движение антенн многообразно, что связано с изменчивостью режима движения рачка. При этом максимальная функциональная эффективность антенн достигается изменением их положения относительно тела, траектории и амплитуды движения их члеников. В связи с этим следует иметь в виду, что предпринятое нами моделирование работы антенн является лишь грубым приближением, однако это не является препятствием для выявления общих закономерностей изменения эффективности антенн при различных режимах движения.

На рис. 1 показана зависимость силы гидродинамического сопротивления тела и антенн *C. helgolandicus* при рабочем и возвратном движении от числа Рейнольдса. Эти данные использованы для расчета коэффициента полезного действия антенн при скользящем равномерном движении рачков по формуле [3].

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

где v_r — скорости движения рачка; u — скорость вращения антенн относительно тела, одинаковая при рабочем и возвратном движении; R_r — сила сопротивления рачка с расправленными антеннулами; R_p — сила сопротивления при рабочем движении антенны, R_v — при возвратном.

Результаты расчетов представлены на рис. 2 в виде графической зависимости η_r от скорости движения и размеров организма. Как видим, при возрастании скорости движения в 10 раз η антенны отдельного организма уменьшается примерно в 1,5 раза. Причем чем больше скорость, тем меньше относительное изменение η_r . Изменение η_r в зависимости от размеров организмов оказалось намного большим ($\sim$ в 3 раза), а график этой зависимости при одной скорости выглядит в логарифмических шкалах как прямая линия, которую можно аппроксимировать как $\eta_r = k/L^n$, где $n=f(v)$, $k=f(v)$. Эти функции описываются уравнениями $K=0,01/v + 0,049$ и $n=0,35[1 - e^{-(1+0,75v)}]$.

Тогда

$$\eta_r = \frac{0,01/v + 0,049}{L^{0,35[1 - e^{-(1+0,75v)}]}}. \quad (2)$$

Примечательно, что отношение скорости движения антенны и тела отдельной особи, так же как и отношение скоростей рабочего и возвратного движения антенн относительно воды, в пределах исследованной размерной группы копепод (0,044—1,05 см) изменяется очень мало, соответственно в 2,4—2,8 и 0,44—0,47 раза. Мы можем рассчитать также частоту вибрации антенн. Ее зависимость от скорости и размеров организма показана на рис. 3.

Отмеченные закономерности справедливы при участии одной пары антенн. Рассмотрим, как будет изменяться η и частота биения конечностей (ω) в зависимости от их количества. При увеличении числа конечностей частота их движения уменьшится. Например, при постоянной скорости $4 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$ и одной паре конечностей $\omega = 27,0 \text{ Гц}$, тогда как при трех парах таких же конечностей $\omega = 24,4 \text{ Гц}$; в то же время η_r изменится от 3,5 до 1,5%. Это указывает на то, что увеличение числа конечностей приводит к снижению их суммарной эффективности, на основании чего можно сделать вывод о специализации ротовых конечностей каланид (кроме антеннул) главным образом к обеспечению организма пищей. Об этом же свидетельствует также частичная редукция ротового аппарата у некоторых непитающихся взрослых особей копепод [9].

К сожалению, возможности подтверждения наших расчетов экспериментальными данными ограничены. Мы располагаем только величиной максимальной частоты вибрации антенн *C. helgolandicus* [24], которая равна примерно 20 Гц. По нашим расчетам, при скорости $4 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$, которую можно считать близкой максимальной, $\omega = 24 \div 27 \text{ Гц}$. Таким образом, с экспериментальными данными различие небольшое.

В последнее время в связи с уточнением статуса рода *Calanus* [5, 7] особое внимание уделяется связи признаков вида с условиями его обитания. Так, Бродским [5] показана зависимость изменчивости строения различных частей тела *Calanus* от широтных зон Мирового океана. Вышкварцева [7], изучая морфологию ротовых конечностей каланусов,

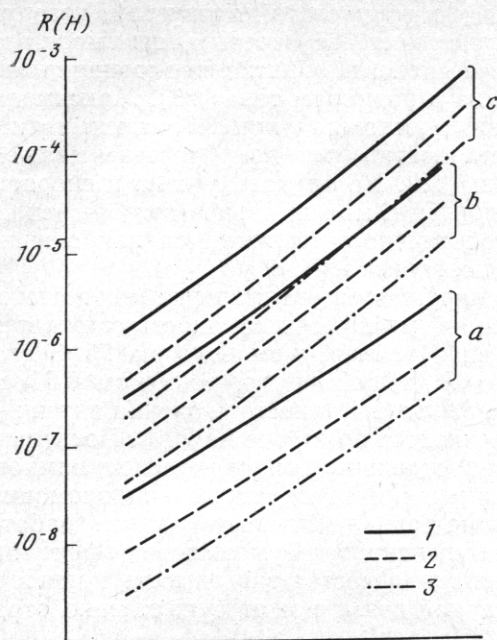


Рис. 1

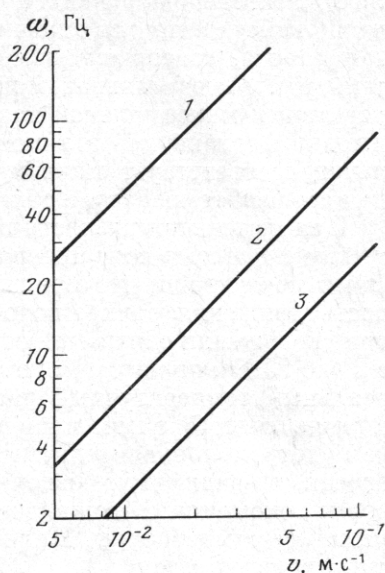


Рис. 3

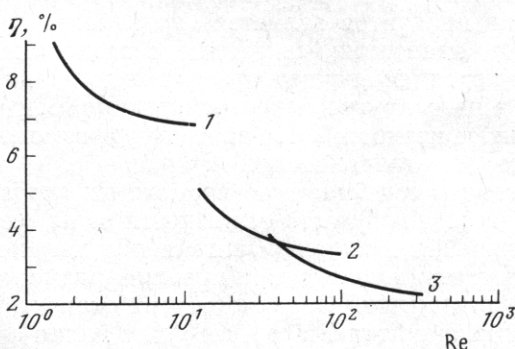


Рис. 2

Рис. 1. Зависимость силы полного гидродинамического сопротивления второй антенны *C. helgolandicus* при рабочем (1) и возвратном (2) движениях, а также тела рачков (3) от скорости их движения и размеров

$a - 0,044$ см; $b - 0,35$ см; $c - 1,05$ см

Рис. 2. График зависимости гидромеханического коэффициента полезного действия η рачков, подобных *C. helgolandicus*, от скорости и размеров тела

1 — 0,044 см; 2 — 0,35 см; 3 — 1,05 см

Рис. 3. Частота биения антенн (ω) в зависимости от скорости движения рачков и их размеров

1 — 0,044 см; 2 — 0,35 см; 3 — 1,05 см

установила, что относительная величина ветвей антенн в пределах рода изменяется на 20%, а некоторых опушающих их щетинок на 50%. Причем была выявлена тесная зависимость этих признаков от температуры и вязкости воды. Так, у видов высоких и умеренных широт относительная длина ветвей и щетинок антенн, как правило, оказывалась меньше, чем у тропических видов.

Как известно [4, 16, 23], каждая отдельно взятая мышца (а возможно, и группа мышц) обладает характеристическими параметрами — мак-

симальной скоростью сокращения и максимальной нагрузкой, которую она способна выдержать. Характеристическая скорость мышц выражается показательной функцией от веса тела и обратно пропорциональна длине конечности, она адаптирована к размерам тела [23]. Максимальная работа, совершаемая мышцей, достигается при 0,3 максимальной нагрузки. Максимальная мощность достигается при 0,3 максимальной скорости и максимальной нагрузки [16]. Но поскольку сила и скорость у водных организмов взаимообусловлены, максимальное тяговое усилие мышц соответствует максимальной мощности и является наибольшим при средней температуре обитания организма.

При изменении вязкости воды нарушается оптимальное соотношение между скоростью сокращения и силой мышц и их мощность снижается. Нами подсчитано, что при изменении температуры воды на 25°C скорость движения рачка, подобного *C. helgolandicus*, размером 0,35 см при скольжении снижается от 4 до $3,2 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$, а частота биения антенн — с 27 до 23 Гц, при этом мощность снизится примерно на 20%. Поскольку реальный температурный диапазон отдельных видов копепод намного меньше взятого нами, влияние изменения температуры на локомоцию не будет столь значительным. Кроме того, лабильность режима работы антенн, по-видимому, позволяет компенсировать уменьшение эффективности локомоции. К сожалению, нам не известна зависимость мощности мышц от температуры. Наличие такой связи может существенно отразиться на локомоции.

Иначе обстоит дело в случае адаптации организмов к различным температурным зонам, когда падение эффективности функциональных систем на десятки процентов является недопустимым. Как отмечает Вышкварцева [9], адаптации, связанные с вязкостью воды, у калянусов не ограничиваются изменением относительной длины конечностей, но могут включать еще и другие перестройки, например изменение массы мускулатуры этих конечностей. По-видимому, возможны перестройки в рычажной системе конечностей и др.

Чтобы представить себе масштаб возможных адаптивных изменений органов локомоции в зависимости от вязкости воды, рассчитаем возможные изменения линейных размеров антенн при изменении температуры от 25 до 0°C при условии сохранения прежних размеров тела и характеристических свойств мышц. Оказалось, что скорость движения рачка размером 0,35 см сохранится около $4 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$, а длина антенн уменьшится на 21%, при этом гидродинамический коэффициент полезного действия возрастет в 2 раза — от 2,7 до 5,4%.

Рассмотрим теперь зависимость полного коэффициента полезного действия η_{Σ} от скорости и размеров копепод L и на основании полученных нами значений η_{Σ} и литературных данных о биологическом коэффициенте полезного действия. Как известно, последний возрастает при увеличении нагрузки на мышцу и достигает максимума (35%) при 0,3 [4], 0,5 [16] максимальной нагрузки.

Зависимость механической эффективности мышц [4] от нагрузки на участке возрастания η_0 можно представить как

$$\eta_0 = 0,58 (R/R_0)^{0,38}, \quad (3)$$

где R_0 — максимальная нагрузка, которую выдерживает мышца. Соотношение между режимом движения рачка и силой тяги, по нашим данным, описывается уравнением

$$R = 0,007 (\text{Re}/8,5)^{1,38}, \quad (4)$$

где Re — число Рейнольдса тела рачка. Подставив (4) в (3), при условии, что максимальная сила тяги R соответствует $0,3 R_0$, получаем

$$\eta_0 = 0,36 (v/v_m)^{10,52} \quad (5)$$

где v_m — максимальная скорость движения рачка. Отсюда зависимость полного коэффициента полезного действия от размеров и скорости движения рачков с учетом (2) выражается уравнением

$$\eta_n = 0,36 \left(\frac{v}{v_m} \right)^{0,52} \frac{0,01/v + 0,049}{L^{0,36[1 - e^{-(1+0,75v)}]}}. \quad (6)$$

По этой формуле было рассчитано, что при возрастании скорости движения, например, в 4 раза, до максимальной величины, η рачка размером 0,044 см увеличится от 1,3 до 2,5%, а рачка размером 1,05 см — от 0,4 до 0,80%.

Таким образом, несмотря на снижение η_r при увеличении скорости общая эффективность скользящего движения копепод возрастает, что вполне согласуется с характером измерения η_n у рыб [10].

ЛИТЕРАТУРА

1. Алеев Ю. Г. Функциональные основы внешнего строения рыб. М.: Изд-во АН СССР, 1963.
2. Алеев Ю. Г. Нектон. Киев: Наукова думка, 1976.
3. Александер Р. Биомеханика. М.: Мир, 1970.
4. Бендолл Дж. Мышцы, молекулы и движение. М.: Мир, 1970.
5. Бродский К. А. Филогения семейства Calanidae (Copepoda) на основе сравнительно-морфологического анализа признаков.— В кн.: Географическая и сезонная изменчивость морского планктона. Исследования фауны морей, XII (XX), Л.: Наука, 1972, с. 5—110.
6. Виленкин Б. Я., Виленкина М. Н. Дыхание водных беспозвоночных.— Итоги науки и техн. ВИНТИ АН СССР. Сер. Зоология беспозвоночных, 1979, т. 6.
7. Вышкварцева И. В. Функциональная морфология ротовых конечностей видов *Calanus s. l.* (Copepoda, Calanoida).— В кн.: Функциональная морфология, рост и развитие беспозвоночных животных морского планктона. Исследования фауны морей XVIII (XXVI). Л.: Наука, 1976, с. 11—69.
8. Вышкварцева И. В. Функциональная морфология ротовых конечностей видов *Calanus s. l.* (Copepoda, Calanoida) II. Функционирование ротового комплекса и питание каланусов.— В кн.: Экология морского планктона. Исследования фауны морей, XIX (XXVII), Л.: Наука, 1977, с. 5—28.
9. Вышкварцева И. В. Функциональная морфология ротовых конечностей видов *Calanus s. l.* (Copepoda, Calanoida) III. Морфофункциональные группы видов *Calanus s. l.* IV. Адаптивные черты строения ротового аппарата каланусов.— В кн.: Морской планктон. Исследования фауны морей XX (XXVIII), Л.: Наука, 1977, с. 96—143.
10. Кляшторин Л. Б. Оценка энергетических затрат на активное плавание и вертикальные миграции у планктонных ракообразных.— Океанология, 1978, т. 18, вып. 1, с. 143—148.
11. Кляшторин Л. Б., Яржомбек А. А. Об энергетических затратах на активное движение у планктонных организмов.— Океанология, 1973, т. 13, вып. 4, с. 697—703.
12. Козлов Л. Ф. Проблемы гидробионики.— Итоги науки и техники ВИНТИ АН СССР. Сер. Бионика, Биокibernетика, Биоинженерия. Плавание и полет в природе, 1979, № 4.
13. Павлова Е. В., Царева Л. В. Движение *Calanus helgolandicus* (Claus) по данным киносъемки.— Биология моря. Киев. 1975, вып. 33, с. 64—68.
14. 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.
15. Петипа Т. С. О способах движения и захвата пищи у *Calanus helgolandicus* (Claus).— В кн.: Биология и распределение планктона южных морей. М.: Наука, 1967, 109—124.
16. Проссер Л. Мышцы.— В кн.: Сравнительная физиология животных, т. 3. М.: Мир, 1977, с. 164—286.
17. Светличный Л. С., Загородняя Ю. А., Степанов В. Н. Биоэнергетика веслоногого рачка *Pseudocalanus elongatus* в период миграции.— Биология моря, Владивосток, 1977, № 6, с. 41—49.
18. Светличный Л. С., Степанов В. Н. Энергетика движения морских каланид.— Биология моря. Киев. 1978, вып. 47, с. 59—69.
19. Степанов В. Н., Светличный Л. С. Результаты исследования на моделях гидродинамического сопротивления некоторых видов Copepoda.— Биология моря. Киев, 1976, вып. 39, с. 42—46.
20. Cannon H. G. On the Feeding Mechanisms of the Copepods, *Calanus finmarchicus* and *Diaptomus gracilis*. Brit.—J. Exptl Biol., London, 1928, v. 6, p. 131—144.

21. Cannon H. G., Manton S. M. On the Feeding mechanism of a mysid crustacean, *Hemimysis lamornae*.—Trans. Roy. Soc., 1926, v. 55, N 1 (10), p. 219—253.
22. Gauld D. T. The swimming and feeding of planktonic copepods.—Some Cont. Stud. Mar. Sci., London, 1966, p. 313—334.
23. Hill A. V. Dimensions of animals and muscle dynamics.—Sci. Prog., 1950, v. 38, p. 209—230.
24. Lowndes A. G. The Swimming and feeding of certain Calanoid Copepods.—Trans. Roy. Soc., 1935, v. 3, p. 687—715.
25. Urry D. L. Studies on the food, feeding and Survival of *Pseudocalanus elongatus* Boeck under laboratory conditions with observations on other genera of Copepoda. Ph. D. Thesis, University of London, 1964.

Институт биологии южных морей
АН УССР, Севастополь

Поступила в редакцию
4.II.1980

L. S. SVETLICHNY, B. V. KURBATOV

LOCOMOTION EFFICIENCY OF COPEPODS IN THEIR MOTION WITH THE AID OF ANTENNAE

The dependence of the resistance force of *Calanus helgolandicus* antenna on the angular velocity in forward and backward motions is studied. A dependence has been obtained of the hydromechanical efficiency η_r on velocity, relative sizes of the antenna and water viscosity. As velocity and sizes of copepods grow, η_r decreases. The range of η_r variations for probable motion conditions of copepods approximates 2—9%. Calculations have been made of total efficiency η_n which grows as velocity increases, despite a decrease of η_r . For a 0.35 cm copepod at a fourfold increase of velocity from 0.25 of its maximum value, η_n grows from 0.13 to 1.2%.
