

ПРОВ 98

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ
им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

ПРОВ 2010

Пров. 1980

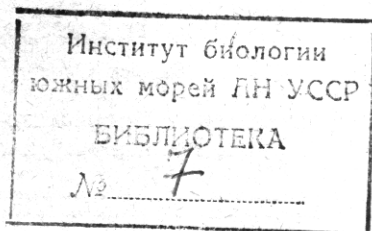
БИОЛОГИЯ МОРЕЯ

РЕСПУБЛИКАНСКИЙ
МЕЖВЕДОМСТВЕННЫЙ СБОРНИК

Основан в 1965 г.

Выпуск 47

ИССЛЕДОВАНИЯ ИНДИЙСКОГО ОКЕАНА
И ЮЖНЫХ МОРЕЙ



КИЕВ «НАУКОВА ДУМКА» 1978

matical model of died copepod submersion is constructed taking into account the real water stratification in these regions. Sea depths within which there occurs plankton decay are calculated.

УДК 577.4.72.(26)

Л. С. Светличный, В. Н. Степанов

ЭНЕРГЕТИКА ДВИЖЕНИЯ МОРСКИХ КАЛАНИД

При изучении биоэнергетики планктонных организмов возникает ряд затруднений, многие из которых пока непреодолимы. Они обуславливаются малыми размерами и массами планктеров, несовершенством существующих методик и другими причинами. Крайне слабо изучена энергетика активного движения зоопланктона, значение которой в общем энергетическом балансе планктеров требует выяснения. Затраты энергии на движение организмов оцениваются по активному обмену, который может определяться разными способами: по потреблению кислорода [2, 5, 6, 31], по расходу запасного жира [17]. В последние годы находит широкое применение полумпирический подход, основанный на изучении гидродинамических свойств тела и его остаточной массы [7, 22—24, 37]. Кислородный метод позволяет с высокой точностью определить уровень общего обмена в организме, вычленение из которого активной составляющей связано с большими трудностями, так как для этого нужно получить раздельно данные для состояния покоя и активного движения и, кроме того, связать полученные показатели активного обмена с количественной характеристикой движения. Наконец, чтобы применить эти данные для определения активного обмена планктеров в естественных условиях, нужно знать экологию вида и степень изменения поведения организмов в опыте.

В настоящее время для сопоставления уровней обмена у различных морских организмов используют понятие «стандартный обмен», т. е. обмен при пониженной активности организмов. Такие данные для *Sorerosa* получены многими исследователями.

Несмотря на то, что данных об активном обмене веслоногих рачков, полученных кислородным методом, нет [2, 29], можно оценить его возможные пределы путем экстраполяции результатов исследований активного обмена некоторых представителей других отрядов ракообразных. Л. М. Суцень [29] показал, что величины активного обмена ракообразных совпадают, несмотря на различия систематического положения и экологии их разных представителей. Автор отмечает, что в первом приближении «при оптимальных скоростях движения, которое животные могут поддерживать сравнительно длительное время, общий обмен у ракообразных в два-три раза выше дыхания в состоянии покоя». Активный обмен при этом составляет 100—200% основного.

Результаты физических расчетов работы, совершаемой при движении, оказались несколько меньшими. Л. Б. Кляшторин и А. А. Яржомбек [7] рассчитали возможные энергетические траты на вертикальную миграцию у планктонных ракообразных размером 0,5—30 мм при скоростях 1—10 см/с. Оказалось, что активный обмен, рассчитанный с учетом КПД гребного движителя и эффективности мышечной работы, составляет 20—40% стандартного обмена, а общий обмен не превышает 1,2—1,4 стандартного обмена при $t=20^{\circ}\text{C}$. Значения энергетических трат *Labidosega trispinosa*, полученные В. Дж. Влименом (Vlymen) [37] при тех же скоростях, и пересчитанные нами с учетом отмеченного КПД-0,05, составляют 2—4% стандартного обмена. Следует заметить, что полученные величины относятся непосредственно к моменту движения и не дают пред-

ставления о затратах энергии в течение длительного времени, например за сутки. Вместе с тем известно [16], что до 50% времени рачки в опыте могут находиться без поступательного движения. Кроме того, наблюдения А. Харди, Р. Бейнбриджа (Hardy, Bainbridge) [35], Е. В. Павловой [15, 16] показали, что некоторое время рачки могут находиться в пассивном состоянии. По-видимому, максимальные скорости они развивают только в момент испуга. Таким образом, уместно предположить, что точные энергетические траты будут еще меньше рассчитанных, например, в работе Л. Б. Кляшторина и А. А. Яржомбека [7].

Метод физического расчета энергетики движения рачков может быть вполне надежным при условии использования их конкретных морфо-экологических характеристик, которые в настоящее время мало изучены. Очень мало сведений о скоростях и способах передвижения рачков, еще меньше о поведении и изменении активности в течение суток; практически отсутствуют данные об удельном весе рачков; за некоторым исключением [25, 26, 28, 33, 37] отсутствуют сведения о гидродинамических характеристиках, особенно важных при подобных расчетах. Наконец, для получения расчетным методом значения активного обмена необходимо выявить количественную зависимость КПД от способа и скорости движения.

Полный коэффициент полезного действия $\eta_{\text{общ}}$ можно рассчитать, если известны КПД мышечного сокращения и движителя организма. Максимальная эффективность мышечного сокращения не превышает 0,35 [2], а весельного движителя 0,5. Чтобы получить общий КПД $\eta_{\text{общ}}$, эти значения нужно перемножить, однако полученная таким образом величина [7] не даст необходимого представления об истинном КПД. Известно, что КПД мышечного сокращения зависит от совершаемой работы и достигает экстремума при 0,3 максимальной работы, которую может совершить мышца [1].

Механический КПД движителя копепода меньше 0,5, так как часть энергии расходуется на возвратное движение ног. В то же время копеподы передвигаются двумя различными способами, при которых используются разные группы локомоторных органов, отличающихся морфологией и размерами. Продолжительное передвижение с небольшими скоростями осуществляется у них при помощи синхронных круговых движений вторых антенн, мандибул, максил и вторых максиллипод [36]. Максимальные скорости достигаются при скачке обычно благодаря одноразовому циклу сильных движений плавательных ног, живота и антеннул. Последние, по-видимому, активного участия в движении не принимают, и затраты на их складывание вдоль тела с целью уменьшения его гидродинамического сопротивления минимальны. Этому способствует также встречный поток воды. Движение с помощью живота необходимо для компенсации крутящего момента, возникающего при работе плавательных ног. Сила, необходимая для этого, определяется из отношения удаления от оси тела точки приложения равнодействующей силы ног к расстоянию от равнодействующей живота до центра тяжести, который у *Calanus helgolandicus*, а также у многих рачков, находится на оси тела в районе его наибольшей ширины [12].

По нашим измерениям, у *C. helgolandicus* значение компенсирующей силы должно составлять 0,25 силы сопротивления ног. Поскольку локомоторные органы представляют собой рычаги с разновеликими плечами, то за счет этого также будет уменьшаться КПД. Проигрыш в силе конечностей и живота определяется отношением расстояния от центра их массы до места сочленения с телом h к длине противоположного плеча рычага, которым являются: длина выступающего края пластинки, соединяющей базиподиты плавательных ног, ширина базиподитов антенн и ротовых конечностей и ширина проксимальной части генитального сегмента живота h' . Специальные измерения на особях *C. helgolandicus* показа-

ли средний проигрыш в силе (h/h') для ног равным 0,15, для антенн и ротовых конечностей — от 0,25 до 1,0, для абдомена — 0,4.

Тяга, создаваемая конечностями рачка, эквивалентна их гидродинамическому сопротивлению. Сила сопротивления R может быть рассчитана при известном соотношении между коэффициентом гидродинамического сопротивления ξ и числом Рейнольдса (Re):

$$R = \xi S \rho \frac{v^2}{2}, \quad \xi = \frac{c}{Re^n}, \quad Re = \frac{vd}{\nu}, \quad (1)$$

где S — площадь поперечного сечения тела; d — его диаметр; v — скорость движения; ν — кинематическая вязкость воды; ρ — ее плотность; c и n — безразмерные коэффициенты. При $Re < 1$ коэффициент $n = 1$ [30]. Однако движение как самих рачков, так и их плавательных органов [36] совершается при $Re > 1$. Наши исследования на моделях копепоид показали, что при таких Re $n \approx 0,8$.

Представим теперь конечность рачка (экзоподит, эндоподит и щетинки на них) состоящей из эллипсоидов различной длины l и диаметра. Тогда силу сопротивления найдем по формуле

$$R = 1/8 \pi c d^{2-n} \nu^n \rho l^{2-n}, \quad (2)$$

здесь $c = 24 K$, где K — значения эквивалентных радиусов для эллипсоида вращения [30].

Скорость движения каждого участка конечности равна угловой скорости, умноженной на его удаление от оси вращения, и относительно воды представляет разность скоростей рабочего v_p и поступательного движения всего тела v_n . При возвратном движении конечности сгибаются, экзо- и эндоподиты приближаются к базиподиту, а щетинки — друг к другу, и все они движутся параллельно току воды, относительно которой скорость равна алгебраической сумме скоростей возвратного v_v и поступательного движения. Мы принимаем равными угловые скорости при рабочем и возвратном движении конечностей.

Теперь можно рассчитать КПД по формуле

$$\eta = \frac{R_n v_n}{\frac{R_p (v_p - v_n) h_p'}{h_p} + \frac{R_v (v_v + v_n) h_v'}{h_v} + R_n v_n}, \quad (3)$$

где R_n — сопротивление всего организма; R_p — сопротивление конечности при рабочем движении; R_v — сопротивление при возвратном движении.

Нами произведен подробный расчет сил, действующих на различных участках ротовых конечностей и антенн *C. helgolandicus* размером 3,5 мм при рабочем и возвратном движениях, а также учтен проигрыш в силе для каждого из них. Все необходимые морфологические измерения проделаны на фиксированных особях. Механический КПД при таком способе движения оказался равным 0,014.

При расчете КПД скачкообразного движения затратами на возвращение ног в исходное положение можно пренебречь, так как оно может происходить в момент торможения, когда рачка фактически разворачивает против движения благодаря расправившимся антеннулам, или же со скоростью намного меньшей, чем при рабочем движении. Тогда КПД определяется по формуле

$$\eta = \frac{R_n v_n}{\frac{R_p (v_p - v_n)}{0,15} + \frac{0,25 R_a v_a}{0,4} + R_n v_n}, \quad (4)$$

где R_a — сила сопротивления при движении абдомена относительно воды со скоростью v_a , компенсирующая крутящий момент. Полученное таким образом значение η оказалось равным 0,12.

Мы не учитывали потери энергии на отбрасывание воды в сторону. Кроме того, при первом типе локомоции токи воды, создаваемые конечностями, частично препятствуют движению рачка. Все это призывает к более детальному исследованию КПД, по возможности, методами физического моделирования.

Вследствие того, что режим обтекания тела и конечностей у копепода одинаков, КПД у них не зависит от скорости движения. При увеличении скорости на порядок мы не получили существенного изменения его. Гидродинамический КПД у рыб по одним данным значительно увеличивается при нарастании скорости [18], по другим — очень мало [10]. Эффективность мышечного сокращения также возрастает с ростом мощности, и по достижении экстремума начинает снижаться [1]. Полный КПД при увеличении скорости движения рыб возрастает, достигает максимума, а затем несколько снижается [13]. По другим данным, снижение полного КПД наблюдается не во всех случаях [9]. В связи с этим представляется очень неожиданным вывод об уменьшении механического КПД у копепода при увеличении мощности [14]. По-видимому, полный КПД у копепода изменяется так же, как у рыб, благодаря закономерности изменения эффективности мышечного сокращения [1].

При изучении биоэнергетики движения планктонных организмов необходимо установить возможно большее число параметров динамической системы планктонные организмы — морская среда. Основными характеристиками этой системы применительно к задачам биоэнергетики следует считать для планктонных организмов среднюю плотность тела ρ_0 или удельный вес γ_0 , линейные размеры l и d (или l_0 и d), площадь поперечного сечения S , объем W , скорость перемещения v , ориентацию тела относительно направления движения с учетом положения антеннул (прижаты к телу или расправлены), показатель гидродинамического сопротивления для конкретной формы тела планктера при движении. Для морской среды — плотность ρ (или удельный вес γ), являющаяся функцией температуры t и солёности S , ‰, кинематическую вязкость воды ν , зависящую от ρ и t , скорость переноса u , стратификацию моря $d\rho/dz$.

При изучении биоэнергетики движения планктонных организмов в рамках всей популяции скорость течений можно не учитывать, хотя в энергетике копепода боковой перенос, вероятно, играет не последнюю роль. Этот вопрос требует специальных исследований.

Стратификация $d\rho/dz$ может быть учтена как путем определения плотности ρ по слоям моря, так и путем построения аналитических форм $d\rho/dz$, которые затем можно будет вводить в расчетные модели биоэнергетики планктонных организмов.

Изменение плотности $\rho(z)$ в стратифицированном море в пределах слоя миграции может быть задано законом

$$\rho(z) = \rho_0 e^{-\alpha z}, \quad (5)$$

а среднее значение плотности $\bar{\rho}$ в интервале глубин от z_1 до z_2 будет определяться как

$$\bar{\rho} = \frac{\rho_0}{z_2 - z_1} \int_{z_1}^{z_2} e^{-\alpha z} dz = \frac{\rho_0}{z_2 - z_1} (e^{-\alpha z_1} - e^{-\alpha z_2}), \quad (6)$$

где α — опытная постоянная.

Режим движения и состояния системы планктер — морская среда может быть описан определенной совокупностью указанных выше параметров, которая характеризует динамическое равновесие системы. Рассмотрим некоторые положения, связанные с биоэнергетикой движения планктонных организмов.

1. В пределах глубин обитания популяции главный интерес представляет активно-пассивное перемещение, которое определяется суточными циклами жизнедеятельности. Как уже указывалось, боковым переносом мы пренебрегаем.

2. Удельный вес особи не совпадает с удельным весом морской воды. Вследствие переслоенности (стратификации) моря такое совпадение вероятно у отдельных видов, содержащих очень много запасного жира, и только на определенных глубинах, что возможно в относительно небольшом слое, если сравнить этот слой с общим масштабом суточной миграции планктонных организмов в толще моря.

3. Считаем, что планктонные организмы находятся в состоянии движения и в том случае, если особь находится какое-то фиксированное время на определенном горизонте. Она совершает относительное движение для поддержания на указанной глубине и тратит на это определенную энергию.

4. При любом виде движения особь испытывает сопротивление окружающей среды R . В физическом смысле сопротивление R есть сила, которая применительно к нашей задаче может измеряться в динах.

Произведение сопротивления R на пройденное расстояние Δz определяет работу q , которую совершает особь в процессе движения, т. е.

$$q = R\Delta z, \quad \frac{\text{г} \cdot \text{см}^2}{\text{с}^2}. \quad (7)$$

Работа q измеряется в эргах, джоулях, калориях и других величинах, характеризующих траты энергии на совершение механической работы.

5. В пределах определенного слоя или всей амплитуды миграции движение особи можно принимать квазиравномерным. В действительности процесс миграции состоит из большого числа отрезков с неравномерным движением, но при изучении биоэнергетики планктонных организмов можно ограничиться интегральными характеристиками.

В калориметрическом эквиваленте в соответствии с (7) затраченная энергия должна определяться как

$$q = 0,239 \cdot 10^{-7} R\Delta z, \text{ кал}, \quad (8)$$

где R выражается в динах, Δz — в сантиметрах.

Если эту энергию выразить через расход жира, то его объем составит

$$W = 10^{-3} \frac{q}{\gamma_{\text{ж}} c_{\text{ж}}}, \text{ мм}^3,$$

а масса будет равна

$$P = \gamma_{\text{ж}} W_{\text{ж}} = 10^{-3} \frac{q}{c_{\text{ж}}}, \text{ мг},$$

где $\gamma_{\text{ж}} \approx 0,9 \text{ г/см}^3$ — удельный вес жира; $c_{\text{ж}} = 9,5 \text{ кал/г}$ — калорийность жира.

Степень достоверности оценки трат энергии планктонными организмами в большой степени зависит от корректности определения интегральной величины (в пределах слоя миграции), результирующей сопротивления движения R в формуле (8), которую применительно к данной задаче целесообразно рассмотреть более подробно для наиболее вероятных случаев движения планктонных организмов.

К типичным способам вертикального движения планктонных организмов в море следует отнести следующие: а) пассивное (свободное) погружение под действием силы тяжести; б) активно-пассивное погружение планктеров [35]; в) состояние относительного покоя — неподвижное положение планктера в определенный отрезок времени на определенной

глубине моря; г) подъем планктона в верхние слои моря, который, в основном, можно рассматривать как активное движение.

Для определения расчетных зависимостей в указанных состояниях используем уравнение динамического равновесия [24], которое будем анализировать применительно к каждому случаю с учетом его динами-

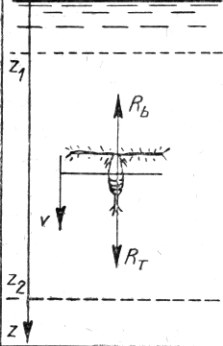
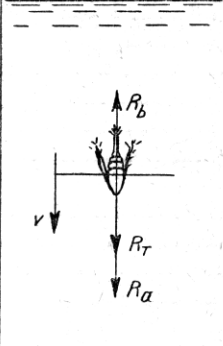
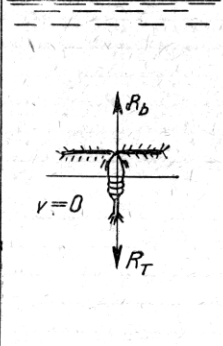
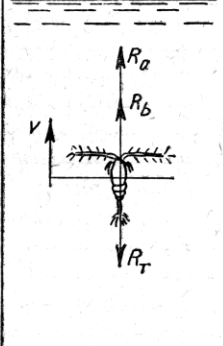
а	б	в	г
			
$R = R_T - R_b = \Delta \gamma W =$ $= c \gamma \frac{S}{\alpha} \frac{\gamma v_n^2}{2g}$	$R = R_a + R_T - R_b =$ $= \frac{c \gamma S}{\alpha} \frac{\gamma v_a^2}{2g} + \Delta \gamma W$	$R_T = R_b$ $R = \Delta \gamma W$	$R = R_a + R_b - R_T =$ $= \frac{c \gamma S}{\alpha} \frac{\gamma v_a^2}{2g} - \Delta \gamma W$

Рис. 1. Схема наиболее типичных состояний равновесия организмов в море:
а — пассивное, б — активно-пассивное погружение, в — относительный покой, г — подъем в верхний слой моря.

ческих особенностей. Ниже рассмотрим 4 наиболее типичных способа перемещения планктонных организмов в море, схематически представленных на рис. 1, где указаны значения результирующих сил R .

Пассивное погружение (рис. 1, а)

При пассивном погружении планктона результирующая сила равна остаточной массе, т. е.

$$R = R_T - R_b,$$

где $R_T = \gamma_0 W$ — сила тяжести; $R_b = \gamma W$ — выталкивающая сила. Результирующая сила R уравнивается силой гидродинамического сопротивления R_r . Следовательно, для данного состояния планктона уравнение равновесия будет иметь вид [24]

$$R = \Delta \gamma W = \xi_{\pi} S \frac{\gamma}{s} \frac{v_{\pi}^2}{2}, \quad (9)$$

где $\Delta \gamma = \gamma_0 - \gamma$, ξ — коэффициент гидродинамического сопротивления.

В формуле (9) и в последующих индекс «п» относится к характеристикам пассивного движения.

Активно-пассивное погружение (рис. 1, б)

В комбинации пассивно-активного погружения к остаточному весу ($R_T - R_b$) планктер вкладывает дополнительную энергию на активное движение, что в общем виде представляется как

$$R = R_T - R_b + R_a$$

(индекс «а» относится к активному движению). Это выражение можно представить в развернутом виде как

$$R = \Delta \gamma W + \xi_a S \frac{\gamma}{s} \frac{v_a^2}{2}. \quad (10)$$

Состояние относительного покоя (рис. 1, в)

При неподвижном положении на определенной глубине планктер находится в состоянии кажущегося покоя, который является относительным. В данном случае планктер тратит энергию на поддержание своего тела. В этом случае результирующая сила R равна нулю, так как имеет место неподвижное равновесие. Однако планктер тратит энергию на поддержание этого равновесия прямо пропорционально остаточной массе. Эта уравнивающая сила, которую необходимо учитывать в формуле (8), также определяется как остаточная масса, т. е.

$$R = \Delta\gamma W. \quad (11)$$

Подъем планктера с глубины в верхний слой моря (рис. 1, з)

При подъеме с глубины моря вверх планктер тратит энергию на преодоление сопротивления воды R , которая складывается из активной силы R_a , разницы выталкивающей R_b и силы тяжести R_t , т. е.

$$R = R_a + R_t - R_b = \xi_a S \frac{\gamma v_a^2}{2g} - \Delta\gamma W. \quad (12)$$

Рассмотрим энергетические траты на движение представителей Calanoida разной величины в различных экологических условиях. В расчетах используем данные о средней плотности тела [3, 20, 21], объемах [27] и коэффициентах гидродинамического сопротивления ξ [28].

Средняя плотность тела у большинства копепод больше плотности воды [19]. По нашим измерениям [21], она находится у атлантических рачков в пределах 1,037—1,105 г/см³ и 1,022—1,090 г/см³ у черноморских, а экстремальные значения отрицательной плавучести $\rho_0 - \rho$ составляют 0,01 и 0,08.

При сравнительном анализе энергетических затрат организмов, отличающихся размерами, удобнее пользоваться значениями удельной мощности N . Удельная энергия, затрачиваемая на перенос остаточной массы N_0 , может быть рассчитана в соответствии с формулами (7) и (8):

$$N_0 = 0,239 \cdot 10^{-7} \frac{\Delta\rho}{\rho} v, \text{ кал} \cdot \text{с}^{-1} \cdot \text{г}^{-1}, \quad (13)$$

где $\Delta\rho$ — разность плотности рачка ρ_0 и воды ρ , а v — скорость движения рачка.

В состоянии относительного покоя она равна скорости пассивного погружения v_p , а при поступательном движении вверх — сумме активной и пассивной скоростей.

Скорость пассивного погружения зависит от размера организма, его плавучести и коэффициента сопротивления $v = f(W, \Delta\rho, \xi)$ и может быть рассчитана из соотношения (9) [25]. Удельная мощность, которую организмы должны развивать для сохранения постоянного уровня обитания и которая, следовательно, должна быть пропорциональна скорости их пассивного погружения, также зависит от размеров тела (рис. 2). Удельные затраты энергии на сохранение уровня обитания рачков с одинаковой плавучестью возрастают в пределах размерной группы каланид почти на 2 порядка (см. рис. 2). Это объясняет более частую встречаемость среди крупных рачков особей, имеющих сравнительно небольшую плотность тела [21].

Дополнительная энергия, связанная с поступательным движением вверх, согласно уравнению (13), прямо пропорциональна его скорости. Всплывание рачков наиболее характерно при суточных вертикальных миграциях, охватывающих у копепод слой воды до 100 м и больше. Как

правило, подъему рачков сопутствует уменьшение плотности и вязкости окружающей воды, а следовательно, и увеличение энергетических трат на преодоление остаточной массы. В пределах поверхностного 100-метрового слоя они могут возрастать в 1,5 раза. Это возрастание, однако, меньше одновременного увеличения стандартного обмена Q [29]. Таким образом, обитание в теплой воде энергетически оказывается все же более выгодным. Еще в большей мере эта закономерность проявляется при отно-

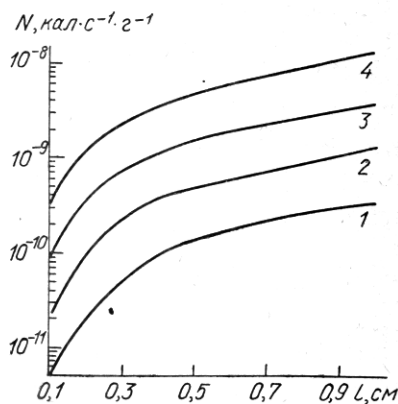


Рис. 2. Зависимость удельной мощности (N), необходимой для сохранения уровня обитания, от размеров каланид при отрицательной плавучести ($\rho_0 - \rho$), равной:
1 — 0,01; 2 — 0,02; 3 — 0,04; 4 — 0,08.

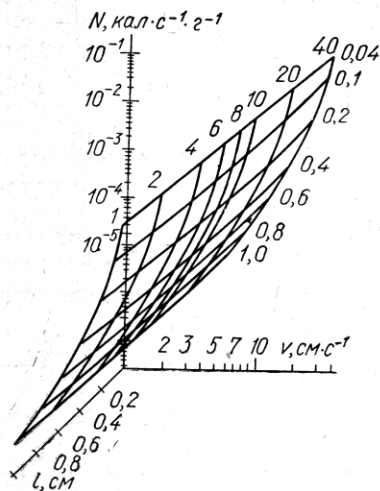


Рис. 3. Зависимость удельной мощности N , необходимой для преодоления сопротивления среды при скачкообразном движении, от скорости v и размеров l каланид.

сительных затратах N/Q на преодоление сопротивления среды, которые увеличиваются в 5 раз при уменьшении температуры на 10°C .

Мощность, необходимая для преодоления сопротивления морской среды, может быть рассчитана по формуле

$$N_c = 0,239 \cdot 10^{-7} \xi S \frac{v^3}{2W}, \quad (14)$$

где коэффициент ξ для двух типов движения — со сложенными и расправленными антеннулами — находится по его графическим зависимостям от Re [28], либо по аппроксимирующим их выражениям: $\xi = \frac{80}{Re^{0,85}}$ в первом

случае и $\xi = \frac{120}{Re^{0,8}}$ во втором. Зависимости удельной мощности от скорости движения организмов показаны на рис. 3 и 4.

В 1939 г. В. В. Шулейкин [32] выдвинул предположение о том, что удельная мощность водных организмов не зависит от их размеров и при максимальных скоростях движения должна быть постоянной. Это предположение было экспериментально подтверждено исследованиями энергетических затрат на плавание рыб с критическими скоростями [34]. Кроме того, удалось установить, что КПД у разноразмерных особей одного вида тоже остается постоянным [8] или изменяется в очень узких пределах [33]. Исследования связи между максимальными скоростями движения и размерами у копепод и гаммарид позволили сделать аналогичные заключения [12].

Среди морских каланид наиболее полно изучено движение *Calanus helgolandicus* [15, 16]. Максимальная скорость движения этих рачков

размером 3,5 мм при перемещении большими скачками достигает 15,4 см/с, что на рис. 3 соответствует мощности $5,60 \cdot 10^{-4}$ кал·с⁻¹·г⁻¹, а при плавном скольжении — 4,0 см/с, чему соответствует мощность $4,0 \times 10^{-5}$ кал·с⁻¹·г⁻¹ (см. рис. 4). Таким образом, эти величины показывают верхний предел энергетических затрат для всех каланид, подобных *S. helgolandicus*, а рис. 5 отражает зависимость соответствующих им скоростей движения от размеров тела рачков.

Затраты механической энергии при скачкообразном движении превосходят, как оказалось, затраты энергии при скольжении в 14 раз. Общая

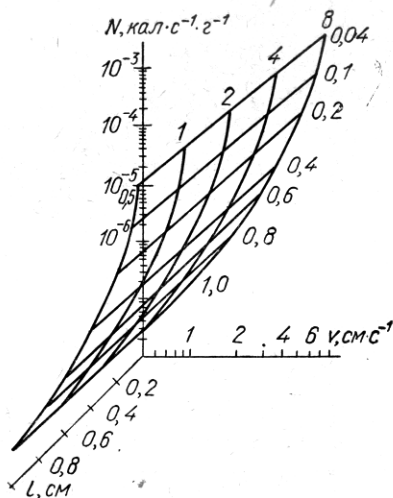


Рис. 4. Зависимость удельной мощности N , необходимой для преодоления сопротивления среды при равномерном скольжении, от скорости движения v и размеров l каланид.

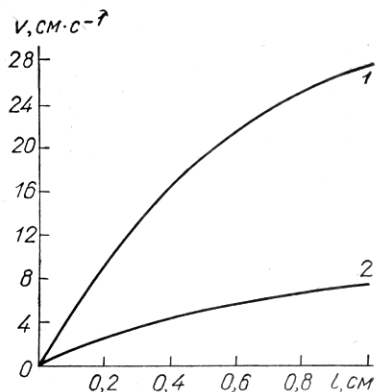


Рис. 5. Максимальные скорости движения каланид в зависимости от их размеров:

1 — при скачкообразном движении, 2 — при равномерном скольжении.

же энергия, которую организм может затратить, зависит от удельной мощности мышц и их массы. Таким образом, различие общей энергии при разных способах перемещения может определяться отношением массы участвующих в движении мышц. Мы препарировали мертвых *S. helgolandicus* и измерили у них мышцы, управляющие конечностями (для плавательных ног и абдомена только сгибатели), а объемы организмов W_m рассчитали по формулам подобных геометрических фигур. Оказалось, что объем, а следовательно и масса мышц, участвующих в скачке, в 1,7 раза больше, чем при скольжении. Теперь, зная механические КПД (0,12 и 0,016), биологический КПД (0,35) при максимальных нагрузках и их общие значения $\eta_{\text{общ}}$, равные 0,042 и 0,0056, рассчитаем удельную мощность мышц N_m по формуле

$$N_m = \frac{N_c W_0}{\eta_{\text{общ}} W_m}, \quad (15)$$

где W_0 — объем рачка. В случае скольжения она будет равна $10,01 \times 10^{-2}$ кал·с⁻¹·г⁻¹, а при скачке $9,7 \cdot 10^{-2}$ кал·с⁻¹·г⁻¹. Столь близкие для приблизительных расчетов величины, по-видимому, указывают на правильные исходные предположения.

На таком уровне затрачиваемая рачками энергия может оставаться непродолжительное время. Е. В. Павлова [16] измерила продолжительность скачкообразного движения и скольжения рачков в 12-литровом сосуде. Оказалось, что в течение часа они перемещались скачкообразно в среднем 5,9 мин и скользили 7,4 мин. Кроме того, с течением времени было отмечено уменьшение процента поступательного движения. Следова-

тельно, указанная продолжительность активности рачков выше оптимальной. Мы уже рассчитали мощность *C. helgolandicus* при этих типах движения со скоростями 15,4 и 4,0 см/с. Работа же, совершаемая рачками в течение часа с учетом рассчитанных КПД, равна $2,1 \cdot 10^{-5}$ кал при скольжении и $2,2 \cdot 10^{-4}$ кал при скачкообразном перемещении, что относительно стандартного обмена при 16,5°С составляет 93 и 137%. Затраты на другие типы движения, отмеченные в работах [15, 16], оказались на порядок меньше. Таким образом, активный обмен рачков в опыте составляет примерно 230% стандартного.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бендолл Дж. Мышцы, молекулы и движение. М., «Мир», 1970. 256 с.
2. Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и размеры ракообразных.— Журн. общ. биологии, 1950, 2, № 5, с. 367—381.
3. Загородняя Ю. А., Светличный Л. С. Суточная динамика удельного веса и вертикальное распределение *Pseudocalanus elongatus* (Voeck).— В кн.: Биология моря, 1976, К., вып. 39, с. 39—42.
4. Ивлев В. С. Опыт оценки эволюционного значения уровней энергетического обмена.— Журн. общ. биологии, 1959, 20, № 2, с. 94—104.
5. Ивлев В. С. Техника измерений активного обмена.— В кн.: Руководство по методике исследования физиологии рыб. М., 1962, с. 96—108.
6. Ивлев В. С. Расход энергии при движении креветок.— Зоол. журн., 1963, 42, № 10, с. 1465—1471.
7. Кляшторин Л. Б., Яржомбек А. А. Об энергетических затратах на активное движение у планктонных организмов.— Океанология, 1973, 13, вып. 4, с. 697—703.
8. Кляшторин Л. Б., Яржомбек А. А. Гидродинамические характеристики рыб по данным энергетики активного плавания.— Океанология, 1973, 13, вып. 6, с. 1104—1107.
9. Ковалевская Л. А. Энергетика движущейся рыбы.— Тр. Мор. гидрофиз. ин-та АН СССР, 1956, 7, с. 161.
10. Козлов Л. Ф. О биологическом коэффициенте полезного действия некоторых морских рыб.— Бионика, 1970, вып. 4, с. 44—46.
11. Курбатов Б. В., Светличный Л. С. Влияние весовых характеристик на ориентацию при парении и активном движении Calanoida.— Биология моря, К., 1979, вып. 49.
12. Лукьянова В. С. О максимальных скоростях морских планктонов.— Докл. АН, 1940, 28, № 7, с. 642—645.
13. Матюхин В. А. Биоэнергетика и физиология плавания рыб. Новосибирск, «Наука», 1973. 153 с.
14. Островская Н. А. Затраты механической энергии на активное движение у взрослых *Calanus helgolandicus* Claus при миграциях.— Биология моря, К., вып. 37, «Наук. думка», 1976, с. 55—61.
15. Павлова Е. В., Царева Л. В. Движение *Calanus helgolandicus* Claus по данным киносъемки.— Биология моря, К., вып. 33. «Наук. думка», 1975, с. 64—68.
16. Павлова Е. В., Царева Л. В. Влияние размера сосуда на двигательную активность *Calanus helgolandicus* и *Pleurobrachia rhodopsis* chun.— Биология моря, К., вып. 37, «Наук. думка», 1976, с. 61—68.
17. Петина Т. С. Об энергетическом балансе у *Calanus helgolandicus* (Claus) в Черном море.— В кн.: Физиология морских животных. М., 1966, с. 60—82.
18. Пятецкий В. Е. Гидродинамические характеристики плавания некоторых быстрходных морских рыб.— Бионика, 1970, вып. 4, с. 20—27.
19. Рудяков Ю. А. Скорость пассивного вертикального перемещения планктонных организмов.— Океанология, 1972, 12, вып. 6, с. 1066—1071.
20. Светличный Л. С. О деструкции веслоногих рачков в тропических районах Атлантики.— В кн.: Результаты исследования Северной тропической зоны Атлантического океана по программе «Декалант». Севастополь, 1976, с. 196—204.
21. Светличный Л. С. О некоторых динамических параметрах пассивного погружения тропических копепоид.— Биология моря, К., 1979, вып. 49.
22. Светличный Л. С., Загородняя Ю. А., Степанов В. Н. Биоэнергетика миграции *Pseudocalanus elongatus* (Voeck).— Биология моря, Владивосток, 1977, вып. 6, с. 43—51.
23. Серавин Л. Е. Энергия, необходимая для движения инфузории туфельки (*Paramecium caudatum* Ehrbg).— Науч. докл. высш. школы. Биол. науки, 1962, № 3, с. 63—65.
24. Степанов В. Н., Светличный Л. С. Динамический метод расчета некоторых параметров, связанных с биоэнергетикой морских пелагических ракообразных.— Тез. симп. «Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана». Л., 1974, с. 126—127.
25. Степанов В. Н., Светличный Л. С. К расчету скорости пассивного вертикального перемещения планктонных ракообразных.— Океанология, 1975, 15, с. 321—324.

26. Степанов В. Н., Светличный Л. С. Результаты исследования на моделях гидродинамического сопротивления некоторых видов Copepoda.— Биология моря, К., вып. 39, «Наук. думка», 1976, с. 42—46.
27. Степанов В. Н., Светличный Л. С. Методы определения объемов планктонных организмов.— Биология моря, К., вып. 39. «Наук. думка», 1976, с. 46—51.
28. Степанов В. Н., Светличный Л. С. Исследование гидродинамического сопротивления планктонных ракообразных.— Бионика, К., 1978, вып. 12.
29. Сущенко Л. М. Интенсивность дыхания ракообразных. К., «Наук. думка», 1972, 195 с.
30. Хэппель Дж., Бреннер Г. Гидродинамика при малых числах Рейнольдса. М., «Мир», 1976. 630 с.
31. Хмелева Н. Н. Затраты энергии на дыхание, рост и размножение у *Artemia salina*.— Биология моря, К., вып. 15, «Наук. думка», 1968, с. 71—98.
32. Шулейкин В. В. Физика моря. М., «Наука», 1968. 1083 с.
33. Шулейкин В. В., Лукьянова В. С., Стась Н. Н. Сравнительная динамика морских животных.— Докл. АН СССР, 1939. 22, № 7, с. 424—429.
34. Brett J. R. The relation of size to rate of oxygen consumption and sustained swimming speed of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*).— J. Fish. Res. Board. Canada, 1965, 22, N 6, p. 1491—1501.
35. Hardy A. S., Bainbridge R. Experimental observations on the vertical migrations animals.— J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1954, 31, N 1, p. 409—448.
36. Marshall S. M. e. a. The Biology of a Marine Copepod. Springer—Verlag, 1972. 195 p.
37. Vlymen W. J. Energy expenditure of swimming Copepods.— Limnol. and Oceanogr., 1970, 15, N 3, p. 348—356.

Институт биологии южных морей
им. А. О. Ковалевского АН УССР
Одесское отделение Института экономики
АН УССР

Поступила в редколлегию
12.04.77

L. S. Svetlichny, V. N. Stepanov ENERGETICS OF SEA CALANIDAE MOVEMENT

Summary

The article deals with the calculation method for copepods energy expenditures for moving in water. Specific power developed by the copepod when overcoming the medium resistance and transferring residual mass is found to depend on the motion velocity and physical parameters of water. Dynamics of these characteristics interrelation within the whole size group of Calanidae is revealed. Mechanical efficiencies during smooth sliding and spasmodic motion of copepods are calculated.

The value of active metabolism is calculated from literature data on velocity and duration of *C. helgolandicus* motion in the experiment.

УДК 577.472.(13.26)

В. Н. Г р е з е

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ В ЮЖНЫХ МОРЯХ В ДЕВЯТОЙ ПЯТИЛЕТКЕ

Деятельность Института биологии южных морей им. А. О. Ковалевского АН УССР в девятой пятилетке в соответствии с решениями XXIV съезда КПСС была направлена на изучение биологических ресурсов моря, путей их рационального использования и охраны, а также на изучение некоторых биологических проблем, связанных с техническими вопросами освоения подводного мира. Было выполнено 18 крупных тем, группировавшихся по научным проблемам: «Изучение океанов и морей и использование их ресурсов», «Гидробиология, ихтиология и использование биологических ресурсов водоемов», «Комплексное биоценологическое изучение живой природы и научные основы ее рационального использования и охраны» и некоторым другим. Большинство тем входило в координационный план Государственного комитета Совета Министров СССР по науке и технике.