

ЭКОЛОГИЯ МОРЯ



10

1982

P. V. EVSTIGNEEV
**ON LOCATION OF LUMINESCENT
ORGANS IN PLEUROMAMMA
COPEPODS**

Summary

The ultraviolet irradiation method permitted stating the number and localization of bioluminescent organs in three species of the *Pleuromamma* marine copepods. *P. piseki* and *P. gracilis* are revealed to have 18 luminescent organs whose location is alike. The location of bioluminescent organs in *P. abdominalis* is different from the two previous species. The number of bioluminescent organs in *P. piseki* naupliar stages V and VI is equal to three. In the copepod stages it is equal to 18.

УДК 595.2.34+532.5.013.12+591.171

Б. В. КУРБАТОВ, Л. С. СВЕТИЧНЫЙ

**КИНЕМАТИКА И ГИДРОДИНАМИЧЕСКОЕ СОПРОТИВЛЕНИЕ
ТОРАКАЛЬНЫХ НОГ CALANUS HELGOLANDICUS (CLAUS)**

Изучение биомеханических аспектов локомоции планктонных животных представляет интерес для решения некоторых вопросов функциональной морфологии, систематики, филогении и гидробионики. Несмотря на очевидную важность проблемы, биомеханика зоопланктона изучена недостаточно. Сложность и разнообразие внешней геометрии тела, малые размеры, относительно высокочастотные процессы локомоции — все это в комплексе создает существенные трудности при проведении исследований. Одним из наиболее доступных, дающих возможность получить достаточно репрезентативные результаты, является метод физического моделирования. Такой метод и был использован нами при изучении гидродинамических характеристик плавательных ножек каланид. Как установлено многочисленными исследованиями [3, 4, 8, 9] для копепод наиболее характерны два способа плавания: медленное, плавное, при котором в качестве движителей используются конечности головного отдела рачка, и быстрое, скачкообразное — с помощью торакальных ног и абдомена. Последний способ наиболее интересен с позиций гидродинамики и биомеханики, поскольку достигаются очень большие по сравнению с размерами каланид скорости (средняя — около $15 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$), а частота работы конечностей может достигать 40—60 циклов/с [9].

Несмотря на довольно большое внимание, уделяемое плаванию копепод, в целом механика их движения изучена плохо. Нет даже единого мнения о значении некоторых органов локомоции при движении рачков. Работу конечностей головного отдела каланид исследовали Х. Кеннон [6] в 1928 г. и А. Лаундес [7] в 1935 г., применившие методы стробоскопии и киносъемки. С тех пор, несмотря на имеющиеся противоречия в оценках этих авторов, экспериментальные исследования локомоции копепод на таком уровне не проводились. Механизм работы конечностей торакального отдела вообще не исследовался, а мнения некоторых авторов о механике скачкообразного движения копепод [4] имеют субъективный характер и не подкреплены фактическим материалом.

Вместе с тем биомеханика движения копепод не менее интересна и сложна, чем у насекомых, к которым в последнее время проявляется несравнимо больший интерес специалистов в области бионики и биомеханики. Крылья у насекомых двигаются благодаря мышцам, расположенным в грудной области тела и непосредственно с ними не связан-

ными, при этом форма скелета груди изменяется. У копеод во время движения также отмечено изменение формы и относительного положения торакальных сегментов тела [8], однако это отнесено к работе абдомена.

По нашим наблюдениям, изменение взаимного положения торакальных сегментов приводит в движение кинематическую цепь движительного аппарата торакальной части тела копеод при скачкообразном движении. На основании собственных наблюдений, материалов киносъемки и препарирования рачков, а также литературных данных отметим следующие общие черты строения локомоторной системы торакальной части тела копеод. Плавательные конечности прикрепляются к сегментам сочленовыми перепонками [2], обеспечивающими подвижность ног относительно тела. Базиподиты каждой пары конечностей жестко соединены базальной пластинкой, проксимальный край которой, образуя рычаг относительно оси вращения ног, выступает в углубление тела. На конце базальной пластинки имеется клиновидный отросток, соединенный с килем, который выступит из тела между смежными парами ног. Киль (кроме первого) в свою очередь шарнирно сочленен с расположенной впереди парой ног. Таким образом, все пять пар торакальных ног соединены в общую кинематическую цепь, обеспечивающую синхронность их работы.

Локомоторный акт начинается со сжимания спинной части торакса таким образом, что края сегментов с этой стороны перекрываются, в то время как расстояние между сегментами с вентральной стороны и парами конечностей увеличивается, в результате чего из исходного положения, при котором ноги направлены вперед под углом к плоскости тела (рис. 1, а), они перемещаются назад и оказываются параллельными дорзовентральной плоскости сегмента и направлены немного в сторону заднего конца тела (рис. 1, б). Происходит это благодаря сокращению лентовидных дорзолатеральных мышц рачка. В то же время объем тела остается прежним благодаря способности рачка поддерживать внутриволокнистое давление. Дальнейший поворот конечности осуществляется группами дорзовентральных мышц, расположенных латерально в каждом сегменте торакса и прикрепленных к стерниту позади конечности. Этими мышцами сегмент сжимается в дорзовентральной плоскости, киль выпячивается, в результате чего расстояние между основанием ног и килем увеличивается. Поскольку базальная пластинка и ее клиновидный отросток имеют подвижное соединение с килем, выступающая часть базальной пластинки поворачивается вперед, а нога назад (рис. 1, в). В этой фазе движение ног может происходить по типу щелчка, как это описано для летающих насекомых [1]. Благодаря такому устройству локомоторного аппарата ноги рачка имеют два стабильных положения: переднее (исходное) и заднее. При обратном движении ног в самом начале принимают участие вентральные мышцы абдомена и отдельные дорзовентральные мышцы, прикрепленные к основанию базиподитов и растягивающихся при гребковом движении ног.

В завершающей фазе в работу могут включаться все дорзовентральные мышцы, приводящие конечности в крайние положения, чем достигается более быстрое в этой фазе возвращение ног в исходное положение.

Таким образом, в скачке участвуют все группы мышц, расположенные в торакальной части тела. Масса мышц, которые обеспечивают возвращение конечностей в исходное положение, гораздо меньше массы мышц, участвующих в работе при гребке. Это свидетельствует о различии энергозатрат на гребок и возвращение конечностей.

Мышцы самой конечности участия в ее движении не принимают, но изменяют форму ноги в различных фазах движения. Так, при гребке

ноги рачка и опушающие их щетинки распрямлены, эндо- и экзоподиты расставлены. При возвращении конечностей в исходное положение экзо- и эндоподиты, а также щетинки на них движутся преимущественно слитно, а конечность сгибается таким образом, что наиболее опущенная ее часть располагается параллельно току воды. Таким обра-

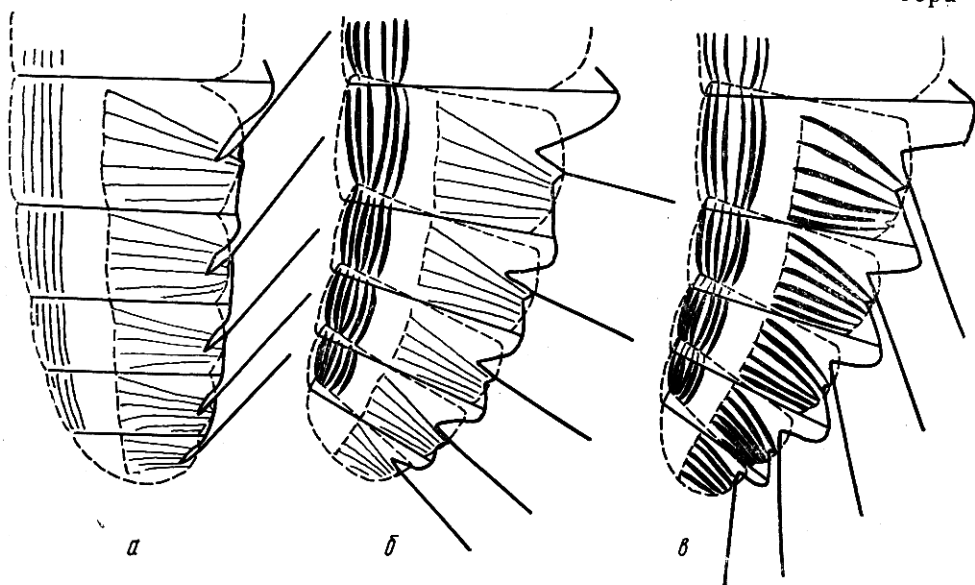


Рис. 1. Кинематика торакальных ног *Calanus helgolandicus*. Фазы локомоторного цикла:

а — начальная, б — промежуточная, в — заключительная.

зом достигается основное требование к веселым типам движителей: общее гидродинамическое сопротивление при гребке должно быть больше, чем при возврате [1].

Чтобы определить зависимость величины общего гидродинамического сопротивления от внешнеморфологических структур и ориентации конечности в потоке жидкости, мы провели эксперименты с увеличенной моделью ноги четвертой пары торакальных конечностей рачка *Calanus helgolandicus*. Модель выполнена на основании микрофотографий оригинала в различных проекциях, обширного морфометрического материала и прямых наблюдений под микроскопом. При исследовании строго соблюдались пропорции и количество составляющих элементов конечностей (рис. 2). Все членики изготовлены из оргстекла, между собой соединены подвижно. Щетинки и их опушение изготовлены из пластмассы.

Поскольку, как известно, величина и структура поверхности тел, перемещающихся в жидкости, в значительной степени определяют гидродинамическое сопротивление, при моделировании особое внимание уделялось тому, чтобы суммарная площадь поверхности модели была адекватна оригиналу.

Испытания проводились на специализированном стенде, представляющем собой прямоугольную, открытую сверху емкость размером $0,2 \text{ м} \times 0,25 \text{ м} \times 1,6 \text{ м}$ из листового дюралюминия (рис. 3). Над открытой стороной лотка по направлению его продольной оси с помощью специального устройства натянуты две параллельные направляющие из латунного провода диаметром 3,0 мм. По этим направляющим на четырех фторопластовых втулках свободно скользит платформа,

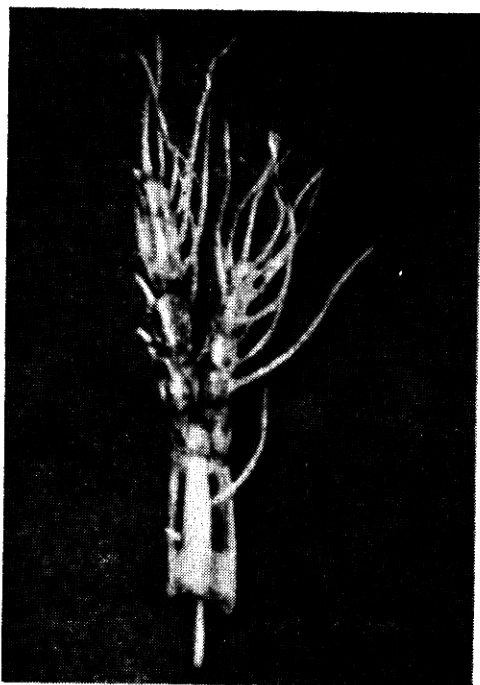


Рис. 2. Модель ноги P_4 *Calanus helgolicus*.

на которой установлены: маятниковый кронштейн для крепления модели, тензометрический датчик для измерения гидродинамического сопротивления модели и контактное устройство, регистрирующее пройденное платформой расстояние. В движение платформа приводится с помощью тонкой капроновой нити, наматываемой на барабан и одним концом закрепленной на платформе.

Вращение барабана обеспечивается маломощным двигателем постоянного тока типа Д-5ТР с тремя поочередно переключаемыми редукторами.

Регулирование скорости вращения электродвигателя реостатом и изменение передаточного отношения двигателя — барабан благодаря подключению редукторов дает возможность буксировать платформу со скоростями $0,05 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$.

Применение в качестве рабочих жидкостей глицерина, машинных масел и воды с одновременным регулированием скорости буксировки обуславливает движение модели в диапазоне чисел Рейнольдса от единицы до 1000.

Испытуемая модель жестко закрепляется на длинном конце маятникового кронштейна платформы и находится в центре поперечного сечения канала, заполненного жидкостью. Кронштейн подвешен на оси часового механизма, установленной на платформе перпендикулярно оси канала. При буксировке под действием силы сопротивления жидкости кронштейн поворачивается на оси и коротким концом давит на плоскую пружину, на которую наклеены тензометрические датчики сопротивления. Сигнал от датчиков по гибкому экранизированному кабелю подается на усилитель УТ4-1, а затем — на быстродействующий прибор Н3020-5. Одновременно с сигналом силы на ленту прибора записываются отметки времени (1 Гц) и пройденного платформой расстояния, используемые для вычисления скорости буксировки модели. Чувствительность измерительного комплекса обеспечивает регистрацию динамических нагрузок на испытуемые модели в пределах $0,0003—0,01 \text{ н}$, погрешность измерений при этом не превышает 3%.

Чтобы обеспечить максимальное гидродинамическое подобие моделей и конечностей живого рачка, в качестве рабочих жидкостей в экспериментах использовали вязкую жидкость «стеол-М» и пресную воду. Для учета влияния граничных поверхностей на движение модели в экспериментальный сосуд помещали специальные вставки. Это позволило найти специальные поправочные коэффициенты k , которые использовались при расчетах коэффициентов полного гидродинамического сопротивления модели ξ . Их находили по формуле

$$\xi = \frac{2F}{\rho v^2 S k},$$

где F — сила сопротивления, ρ — плотность жидкости, v — интегральная скорость движения модели, S — площадь поверхности модели. При вычислении чисел Рейнольдса использовали отношение

$$Re = \frac{vL}{\nu},$$

где v — интегральная скорость движения модели, L — диаметр шара, равновеликого по площади модели, ν — коэффициент кинематической вязкости. Коэффициенты кинематической вязкости жидкостей опреде-

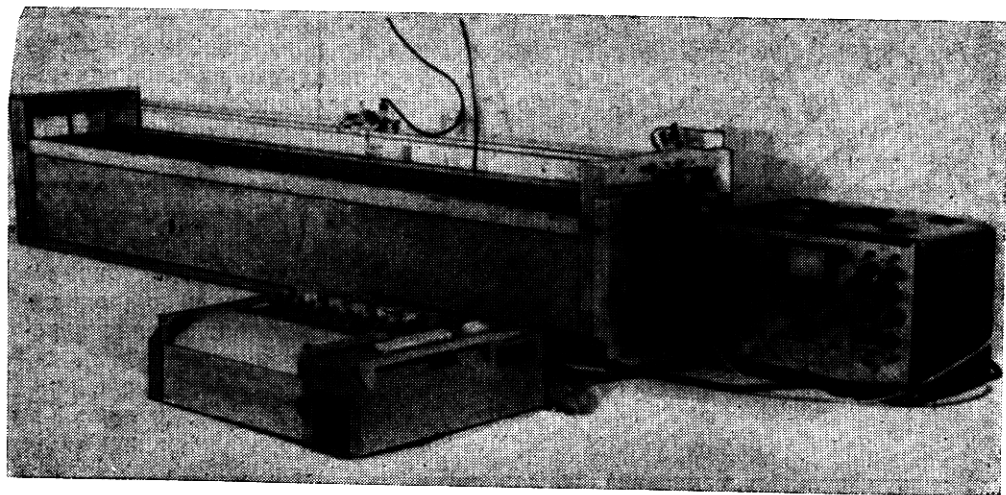


Рис. 3. Общий вид гидродинамического стенда.

ляли с помощью капиллярного вискозиметра «ВПЖ-1».

Чтобы установить влияние щетинок и положение члеников ноги относительно друг друга на величину общего гидродинамического сопротивления, модель буксировали в положении гребка, возврата, со щетинками и без них, с развернутыми и сближенными эндо- и экзоподитами.

Измерения выполнялись в режимах равномерного движения модели, когда сила гидродинамического сопротивления постоянна для данной скорости.

Полученные экспериментальные данные для удобства анализа приведены в форме графических зависимостей $\xi = f(Re)$ в логарифмической системе координат (рис. 4). В диапазоне чисел Рейнольдса от 3 до 100 коэффициенты гидродинамического сопротивления ξ для модели ноги в положении гребка (кривая 1) и в положении заноса для очередного гребка (кривая 2) отличаются по величинам в 4,0÷4,5 раза. Такой эффект достигается благодаря подвижному соединению члеников ноги и наличию щетинок. Подвижные сочленения дают возможность изменять площадь лобового сечения, а щетинистые образования — площадь, контактирующую с обтекающим потоком в различные моменты локомоторного цикла. Известно, что в режиме низких чисел Рейнольдса преобладает сопротивление трения [5], поэтому эффективным становится регулирование величины гидродинамического сопротивления изменением площади смоченной поверхности тела. Эта задача успешно решается с помощью щетинок, имеющих значительную суммарную поверхность при небольшом объеме, высокую прочность и упругость, которые обеспечивают неизменность формы под напором воды в период гребка. При заносе ноги для очередного гребка щетинки, собираясь в пучки, уменьшают площадь, контактирующую с потоком воды, что приводит к снижению сопротивления трения.

Сравнение кривых 1 и 3 (рис. 4) показывает, что за счет щетинок величина общего гидродинамического сопротивления модели ноги увеличивается примерно вдвое. Это происходит благодаря увеличению как суммарной площади поверхности, так и приведенного миделева сечения. Зависимость сопротивления трения от величины смоченной поверхности видна на примере кривых 3 и 4 (рис. 4). При сближении до взаимного соприкосновения эндо- и экзоподитов (кривая 4) величины коэффициентов ξ уменьшаются во всем исследованном диапазоне чисел Рейнольдса примерно на 60–70%. В этом случае эффект снижения гидродинамического сопротивления достигается только благодаря уменьшению площади поверхности из-за соприкосновения члеников модели, площадь миделева сечения при этом остается постоянной.

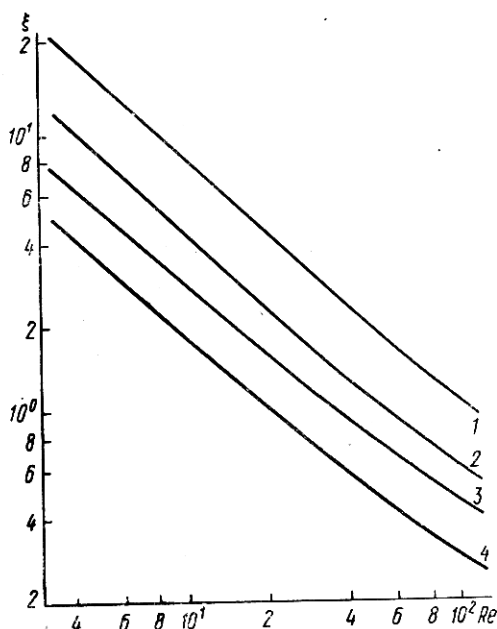


Рис. 4. Зависимость $\xi = f(Re)$ для модели ноги *P. C. helgolandicus* в режимах:

1 — гребка (эндо- и экзоподиты расставлены под углом 30°), 2 — гребка с удаленными щетинками, 3 — гребка с удаленными щетинками (эндо- и экзоподиты сближены до взаимного соприкосновения), 4 — возврата.

Снижение общего гидродинамического сопротивления в результате изменения формы хорошо видно на примере кривых 2–4 (рис. 4). Кривые 3 и 4 характеризуют зависимость коэффициентов ξ от Re модели ноги с удаленными щетинками, а 2 — для модели, вооруженной щетинками, но имеющей форму, характерную для режима возврата. Несмотря на то что в последнем случае общая площадь поверхности модели больше, величины ξ во всем диапазоне примерно в 2,5 раза меньше, чем для модели без щетинок в режиме гребка (кривая 3). В этом варианте преобладает сопротивление формы.

Следовательно, эффективность работы конечности как движителя обуславливается прежде всего ее способностью принимать оптимальную форму для каждого режима локомоторного цикла. Видимо, поэтому торакальные ноги копепода меньше всего опущены по сравнению с другими органами локомоции, но обладают достаточно высокой подвижностью в сочленениях.

1. Александр Р. Биомеханика. — М.: Мир, 1970. — 339 с.
2. Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. — М.: Наука, 1964. — Т. 2. 444 с.
3. Павлова Е. В., Царева Л. В. Движение *Calanus helgolandicus* (Claus) по данным киносъемки. — Биология моря, Киев, 1975, вып. 33, с. 64–68.
4. Петина Т. С. О способах движения и захвата пищи у *Calanus helgolandicus* (Claus). — В кн.: Биология и распределение планктона южных морей. М.: Наука, 1967, с. 109–124.
5. Хэппель Дж., Бреннер Г. Гидродинамика при малых числах Рейнольдса. — М.: Мир, 1976. — 630 с.
6. Cannon H. G. On the feeding mechanism of copepods *Calanus finmarchicus* and *Diaptomus gracilis*. — Brit. J. Exp. Biol., 1928, 6, p. 131–144.
7. Lowndes A. G. The swimming and feeding of certain calanoid copepods. — Proc. Zool. Soc., London, 1935, 3, p. 687–715.

8. Marshall S. M., Orr A. P. The biology of a Marine Copepod. — New York: Springer Verlag, 1972. — 195 p.
9. Strickler S. R. Observation of swimming performances of coplanctonic Copepods. — Limnol. and Oceanogr., 1977, 2, N 1, p. 165—170.

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

Поступила в редколлегию 23.01.81

B. V. KURBATOV, L. S. SVETLICHNY

**KINEMATICS AND
HYDRODYNAMICAL RESISTANCE
OF CALANUS
HELGOLANDICUS (CLAUS)
THORACIC LIMBS**

Summary

Biomechanics of swimming limbs is described for *Calanus helgolandicus*. Five pairs of its thoracic limbs represent an integrated kinematic chain of the locomotory apparatus possessing two stable positions depending on the relative position of the thoracic segments.

Hydrodynamic resistance of the *C. helgolandicus* swimming limb is studied by means of its enlarged model in a special hydrodynamic trough. It is revealed that resistance of the limb is dependent on its position in the flow, profile, relative position of segments and availability of hairs.

УДК 594.58:591.1(261)

Ю. С. БЕЛОКОПЫТИН

**ИЗУЧЕНИЕ СКОРОСТИ ПОТРЕБЛЕНИЯ КИСЛОРОДА
У КАЛЬМАРОВ ТРОПИЧЕСКОЙ ЗОНЫ
АТЛАНТИЧЕСКОГО ОКЕАНА**

Работа выполнена в 36-м рейсе НИС «Михаил Ломоносов» в сентябре — октябре 1978 г. Исследовали энергетический обмен моллюсков по интенсивности потребления кислорода в зависимости от размеров тела.

Многосуточное содержание кальмаров в стационарных условиях (на берегу — в хорошо оборудованных бассейнах) не вызывает особых затруднений [11]. Пелагические океанические кальмары выживают хуже, по известным нам работам содержание кальмаров более 20 ч в судовых аквариумах пока не удавалось [8, 9]. Исследований по скорости потребления кислорода различными видами кальмаров тоже немного [1, 2].

Материал и методы. Объектом исследований служили три вида кальмаров [6]:

1. *Крылорукий кальмар* (*Sthenoteuthis pteropus* St.). Распространен в тропической части Атлантического океана. Обитает в водах с температурой 17—30° С, главным образом выше 19—20°. Максимальные размеры мантии 60—65 см. Один из массовых видов эпипелагических районов Атлантики. Быстрые и активные пловцы. Днем держатся на глубинах до 1500 м и ниже, ночью поднимаются к поверхности.

2. *Кальмар Бартрама* (*Ommastrephes bartrami* Les.). Океанический нектонный вид, населяющий умеренные и субтропические воды обоих полушарий Мирового океана. Верхний предел температуры обитания 22—23°. Максимальный размер мантии 80—90 см. Кальмары этих видов двигаются при помощи мантийно-вороночного аппарата.

3. *Кальмар Ромб* (*Thysanoteuthes rhombus* Tr.). Океанический вид, живет в тропических и, в меньшей мере, субтропических водах