

ПРОВ 2010

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

БИОЛОГИЯ МОРЕЯ

РЕСПУБЛИКАНСКИЙ МЕЖВЕДОМСТВЕННЫЙ СБОРНИК

Основан в 1965 г.

ВЫПУСК 37

ПРОДУКЦИЯ И МЕТАБОЛИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ
У МОРСКИХ ОРГАНИЗМОВ

Институт биологии
южных морей АН УССР

БИБЛИОТЕКА

№ 12

КИЕВ «НАУКОВА ДУМКА» 1976

- Bousfield E. L. Ecological control of the occurrence of barnacles in the Miramichi estuary.— *Mat. Mus. Canada Bull.*, 1955, № 137.
 Costlow J. D., Bookhout C. C. Molting and respiration in *Balanus amphitrite* var. *denticulata* Broch.— *Phys. Zool.*, 1958, v. 31, N 4.
 Mc Dougal K. D. Sessile marine invertebrates of Baufort, North Carolina.— *Ecol. Monogr.*, 1943, v. 13, № 3.

Институт биологии южных морей АН УССР,
 Севастополь

Поступила в редколлегию
 10.1 1975. г.

Н. А. Островская

ЗАТРАТЫ МЕХАНИЧЕСКОЙ ЭНЕРГИИ НА АКТИВНОЕ ДВИЖЕНИЕ У ВЗРОСЛЫХ *CALANUS HELGOLANDICUS* ПРИ МИГРАЦИЯХ

Оценка затрат механической энергии M_1 на преодоление лобового сопротивления (F) планктонными животными при равномерном движении возможна, если известно соотношение между числами Рейнольдса (Re) и коэффициентом лобового сопротивления ξ для этих животных:

$$M_1 = F \cdot v; \quad (1)$$

$$F = 1/2 \rho S \xi v^2; \quad (2)$$

$$\xi = f(Re); \quad (3)$$

$$Re = \frac{lv}{\nu}, \quad (4)$$

где v — скорость движения; ρ — плотность жидкости; s — площадь проекции тела на плоскость, перпендикулярную направлению движения; ν — кинематическая вязкость жидкости; l — линейный размер.

Как видно, соотношение (3) выражено в неявном виде, а поэтому, как правило, устанавливается опытным путем. Для некоторых ракообразных экспериментальные кривые $\xi(Re)$ получены с помощью моделей животных (Шулейкин, 1968; Степанов, Светличный, 1975). Кривую $\xi(Re)$ можно получить расчетным путем, по данным киносъемки движения животного (Vluyen, 1970). Однако этот способ применительно к мелким животным еще не получил достаточного распространения и до недавнего времени использовался первый способ. Он основан на принципе подобия.

Из динамики вязкой жидкости известно, что при механическом подобии двух потоков вязкой жидкости остаются неизменными для них значения некоторых независимых чисел, которые называются критериями подобия. Одним из таких критериев является число Рейнольдса. Оно характеризует собой отношение сил инерции, вызванных движением тела в жидкости, к силам внутреннего трения (вязкости), приложенным к границам этого тела. Оказывается, что коэффициент лобового или гидродинамического сопротивления в общем случае является функцией независимых критериев подобия. В практических частных задачах о движении тел в реальных жидкостях число независимых критериев подобия обычно не более двух (Патрашев, 1953). При изучении гидродинамических характеристик планктонных животных, в силу их небольших размеров, можно считать, что механическое подобие достигается при равенстве чисел Рейнольдса. Принцип подобия и является основанием для того, чтобы переносить определенные в опытах для модели значения ξ на натурный объект.

Данные по гидродинамическим характеристикам планктонных животных в литературе немногочисленны. В. В. Шулейкиным получена экспериментальная зависимость $\xi(Re)$ для модели *Paracalanus* и *Centropages*

(Шулейкин, 1968) в области чисел Рейнольдса от 10 до 100. Влимен (Vlymen, 1970) получил зависимость ξ (Re) для *Labidocera trispinosa*, используя данные киносъемки движения рачка, в области чисел Рейнольдса от 2 до 500. Наконец В. Н. Степановым и Л. С. Светличным (1975) получены значения ξ для различных чисел Re в области от 0,1 до 790 для модели взрослого *Calanus helgolandicus* при различной ориентации тела модели рачка при движении. Последние данные и будут использованы нами для расчета механических затрат энергии взрослых *C. helgolandicus* при вертикальных миграциях.

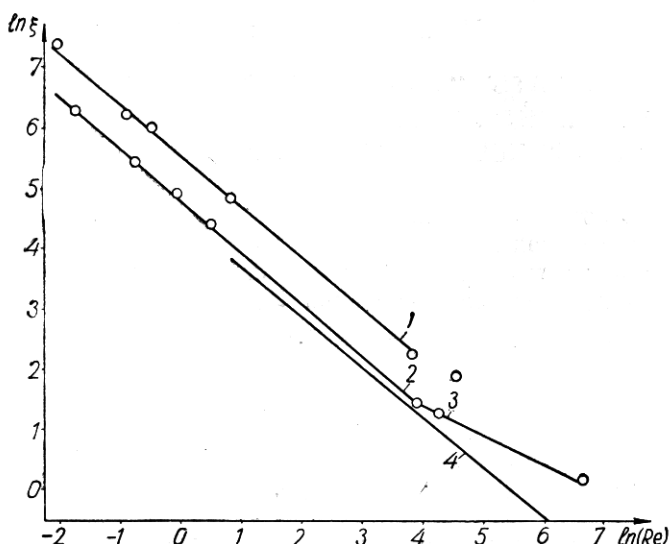


Рис. 1. Зависимость коэффициента лобового сопротивления ξ от числа Рейнольдса:

1—3 — для *C. helgolandicus* (1 — при «парении», 2, 3 — при активном движении), 4 — для *Labidocera trispinosa* при активном движении.

Для удобства расчетов прежде опишем математически соотношение между ξ и Re по данным В. Н. Степанова и Л. С. Светличного (рис. 1). В соответствии с характером расположения экспериментальных точек на плоскости в логарифмических координатах, исследованную область изменения чисел Re удобно разбить на две: $0,1 < Re \leq 50$ и $50 < Re < 790$. В каждой из этих областей соотношение между Re и ξ хорошо описывается уравнением прямой линии, что в обычных координатах передается уравнением гиперболического вида:

$$\xi = a (Re)^{-b}. \quad (5)$$

Данные по скорости движения взрослых *C. helgolandicus* в аквариуме, определенные с помощью киносъемки (Павлова, Царева, 1975), определяют диапазон изменения скоростей движения от 0,54 до 15,4 см/сек. Это соответствует изменению чисел Re от 15 до 477 при температуре воды 16—17° С, солености 18‰ и длине рачка 0,35 см. В этой работе установлено также, что опускание рачка абдоменом вниз, с расправленными антеннами, или движение типа «парение» происходит со скоростью не более 1 см/сек. Все остальные типы движения рачок совершает головой вперед. Назовем их активными движениями.

Методом наименьших квадратов были найдены коэффициенты аппроксимирующего уравнения (5) для обеих областей чисел Re и для различной ориентации тела при движении:

$$\left. \begin{aligned} \xi &= 119,6 (Re)^{-0,86}, \text{ активное движение;} \\ \xi &= 256 (Re)^{-0,84}, \text{ «парение»;} \\ \xi &= 42,6 (Re)^{-0,56}, \text{ активное движение;} \end{aligned} \right\} 0,1 < Re \leq 50 \quad (6)$$

$$50 < Re < 790. \quad (7)$$

Для сравнения приведем здесь уравнение $\xi(Re)$, полученное Влименом (Vlymen, 1970), для копеподы *L. trispinosa*:

$$\xi = 85,2 (Re)^{-0,8}, \text{ активное движение} \quad (9)$$

Пользуясь уравнениями (6) — (8), а также уравнениями (1) и (2), можно рассчитать мощность M_1 , расходуемую рачком, для преодоления лобового сопротивления при различных скоростях равномерного движения или, что то же, в зависимости от числа Re , поскольку скорость движения и число Re связаны между собой уравнением (4)

$$M_1 = 1/2 \rho s v^3 \xi(Re). \quad (10)$$

При этом нужно иметь ввиду, что одной и той же скорости движения животного могут соответствовать разные числа Re , если при этом будут изменяться температура и соленость воды, определяющие ее кинематическую вязкость (ν). Поэтому, чтобы определить, каким из уравнения (6) — (8) нужно пользоваться при расчетах затрат M_1 , нужно сначала определить к какой области чисел Re относится число Re , рассчитанное для данной скорости движения и кинематической вязкости ν . Последняя может быть определена с помощью океанологических таблиц (Зубов, 1957). Например, для взрослого *C. helgolandicus* размером 0,33 см, при 16—17° С и солености 18‰ числу $Re=50$, соответствующему точке сшивания двух кривых 2 и 3 (рис. 1), соответствует скорость активного движения 1,6 см/сек. При температуре 8° С и солености 19,5‰ (такие величины приводятся для слоя 25—100 м в Черном море, в летний период наблюдений (Петипа, 1966)) и тех же размерах рачков числу $Re=50$ соответствует скорость движения 2,2 см/сек.

Наши расчеты показали, что в случае равномерного движения, при температуре 8° С и солености 19,5‰ с увеличением скорости движения от 0,54 до 15,4 см/сек, т. е. почти в тридцать раз, расходы мощности M_1 возрастают соответственно от $5,15 \cdot 10^{-7}$ до $13,9 \cdot 10^{-4}$ кал/ч, т. е. почти в 2600 раз.

При неравномерном движении, каким является движение *C. helgolandicus*, к затратам механической энергии на преодоление лобового сопротивления прибавляются затраты на преодоление сил инерции. Анализ данных по движению *L. trispinosa* (Vlymen, 1970) показал, что при небольших ускорениях, сравнимых с максимальной скоростью $v_{\max}$, развиваемой рачком в скачке, доля затрат энергии на преодоление сил инерции не превышает 5%. В таких случаях средние затраты механической энергии приближенно можно рассчитывать по формуле

$$M_{1T} = \frac{n}{\tau} \int_0^{\tau} M_1(v) dt,$$

где τ — промежуток времени от начала скачка до момента достижения $v_{\max}$ в скачке, n — среднее для периода T количество скачков в единицу времени. Однако при больших ускорениях затраты механической энергии на преодоление сил инерции должны учитываться специально (Vlymen, 1970).

При вертикальных миграциях помимо затрат энергии на преодоление лобового сопротивления *C. helgolandicus* также тратит энергию M_2 на

¹ Величина s рассчитана исходя из диаметра головогруди *C. helgolandicus* длиной 0,33 см (Петипа, 1957).

перенос остаточной массы, если удельный вес его тела отличен от такового воды:

$$M_2 = gv(\rho_1 - \rho_2), \quad (11)$$

где $g = 980,7 \text{ см/сек}^2$; ρ_1, ρ_2 — масса рачка и вытесненной им воды соответственно.

При остаточной массе равной 5% (Петипа, 1966) и скорости движения $15,4 \text{ см/сек}$ траты M_2 будут составлять $0,65 \cdot 10^{-4} \text{ кал/ч}$, а величина общей механической мощности при равномерном движении $M = M_1 + M_2$ при 8°C и солёности $19,5\text{‰}$ составит $14,55 \cdot 10^{-4} \text{ кал/ч}$, причем в ней доля M_2 составит около 5%. При уменьшении скорости движения доля M_2 увеличивается и при скорости $0,54 \text{ см/сек}$ она будет составлять 85% ($0,28 \times 10^{-5} \text{ кал/ч}$) к общим механическим затратам. Поскольку M_2 линейно зависит от v , то для неравномерного движения средние за период T затраты механической мощности на преодоление остаточной массы M_{2T} можно рассчитывать по той же формуле (11), подставляя вместо v величину средней скорости движения $v_{\text{ср}}$ для данного периода.

Максимальная средняя скорость вертикального перемещения взрослых *C. helgolandicus* в период вертикальных миграций принимается равной 6 см/сек (Петипа, 1966; 1967). При равномерном движении в этом случае общие затраты механической мощности M будут $1,65 \cdot 10^{-4} \text{ кал/ч}$. Но при неравномерном движении и той же средней скорости 6 см/сек общие затраты механической мощности $M_T = M_{1T} + M_{2T}$ будут больше затрат M из-за составляющей M_{1T} . Зная максимальную скорость движения, развиваемую взрослым *C. helgolandicus* в скачке, равную $15,4 \text{ см/сек}$ (Павлова, Царева, 1975), можно найти максимальные общие затраты механической энергии $M_{T \text{ макс}}$ для средней скорости движения за период миграции 6 см/сек . Они будут в случае, когда весь путь за период миграции будет пройден с максимально возможной скоростью. При этом доля времени активного движения будет равна $\frac{6}{15,4} \cong 0,4$, а относительного покоя $0,6$. Тогда общие затраты механической энергии при 8°C и солёности $19,5\text{‰}$ будут $14,55 \cdot 10^{-4} \text{ кал/ч} \cdot 0,4 = 5,8 \cdot 10^{-4} \text{ кал/ч}$.

Полученная величина $M_{T \text{ макс}}$ рассчитана нами в предположении, что движение рачка совершается по вертикали и скачками, причем отношение длительности активного движения к длительности покоя равно $0,4$. Подводные наблюдения за поведением весенней популяции *Calanus* (Baindridge, 1952) показали, что в слое ниже 4 м рачки встречаются преимущественно в вертикальном положении, причем почти половина из всех наблюдаемых рачков находилась в движении, другая — в состоянии пассивного парения. Последнее позволяет считать, что в период наблюдений отношение длительности активного движения к длительности покоя было в среднем равно $0,5$. Однако осталась неизвестной величина скорости в период активного движения, что не дает возможности оценить величину $V_{\text{ср}}$.

Таким образом, при средней скорости миграции 6 см/сек при неравномерном движении, возможные величины максимальных общих затрат механической энергии M_T будут заключены в пределах от $1,65 \cdot 10^{-4}$ до $5,8 \times 10^{-4} \text{ кал/ч}$ при условии, что максимальная скорость, развиваемая взрослым *C. helgolandicus*, изменяется от 6 см/сек до $15,4 \text{ см/сек}$.

Теперь зададимся вопросом: в каких пределах изменяется общий обмен $Q_{\text{общ}}$ взрослого *C. helgolandicus* при изменении M_T в указанных пределах. Сопоставим затраты M_T и часть общего обмена (δ), эквивалентную активному обмену $Q_{\text{акт}}$:

$$M_T = \eta Q_{\text{акт}}, \quad (12)$$

$$Q_{\text{акт}} = \delta Q_{\text{общ}}, \quad (13)$$

$$M_T = \eta \delta Q_{\text{общ}}, \quad (14)$$

где η — коэффициент полезного действия, характеризующий энергетические потери при превращении химической энергии тела (пищи) в полезную механическую энергию;

δ — доля активного обмена в общем обмене животного. Будем исходить из общего представления о характере изменения общего обмена при увеличении активного (Сушеня, 1972):

$$Q_{\text{общ}} = Q_{\text{акт}} + Q_{\text{осн}}, \quad (15)$$

где $Q_{\text{осн}}$ — основной обмен или обмен в состоянии покоя. В качестве оценки $Q_{\text{осн}}$ выберем обмен в мало-

подвижном состоянии — стандартный обмен ($Q_{\text{ст}}$). При температуре 8°C у взрослого *C. helgolandicus* стандартный обмен равен 10^{-3} кал/ч, а механические затраты энергии при минимальной средней скорости движения $0,54$ см/сек и при нулевой остаточной массе, по нашим расчетам, равны $5,15 \cdot 10^{-7}$ кал/ч. Таким образом, задавая различные значения η , рассчитаем максимально возможные значения $Q_{\text{общ}}$ для предельных значений M_1 (рис. 2). Из графика видно, что с увеличением η падает $Q_{\text{общ}}$. Мы же исходили из условия, что с увеличением механических затрат общий обмен должен увеличиваться. Следовательно, мы должны принять во внимание при дальнейших расчетах, что увеличение затрат M_1 сопровождается уменьшением коэффициента полезного действия.

В работе Л. Б. Кляшторина и А. А. Яржомбека (1970) для планктонных ракообразных коэффициент η условно принят равным $0,05$. Если принять эту величину за $\eta_{\text{мин}}$ при максимальных затратах механической энергии при миграции с максимальной средней скоростью 6 см/сек, то общий обмен превысит стандартный от $4,3$ до $12,6$ раз. Для рачков таких же размеров как взрослый *C. helgolandicus* авторами приводится величина $\frac{Q_{\text{общ. макс}}}{Q_{\text{ст}}}$, рав-

ная $1,4$ — $1,6$. Однако эта оценка занижена, так как получена на основании расчета затрат механической энергии рачков при вертикальных миграциях со скоростями, определенными по динамике вертикального распределения численности рачков. Величины скоростей, полученные таким способом, могут быть существенно ниже реальных средних скоростей за период миграции, так как временной интервал при взятии проб планктона, как правило, больше, чем период миграции, а тем более ниже скоростей движения в период активного движения (в скачке).

В работе Влимена (Vlijmen, 1970) коэффициент η не используется, но сопоставляются затраты механической энергии на преодоление лобового сопротивления при движении со скоростью 1 см/сек и величина стандартного обмена. Их отношение равно $0,001$.

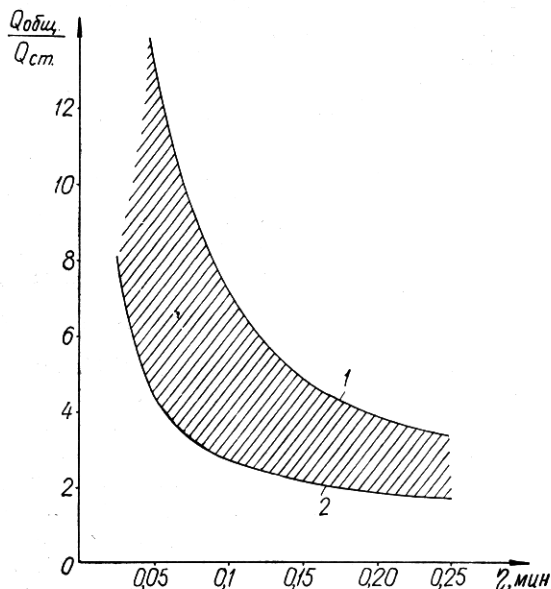


Рис. 2. Область изменения возможных значений $\frac{Q_{\text{общ. макс}}}{Q_{\text{ст}}}$ для различных η при средней скорости вертикальных миграций *C. helgolandicus* 6 см/сек:

1 — при максимальной скорости в фазе активного движения $15,4$ см/сек, 2 — в случае равномерного движения.

Для взрослого *C. helgolandicus* при температуре 8° С это отношение равно 0,0005. Одновременно это равно $(\eta \delta)_{\min}$ в соответствии с уравнением (14). При увеличении затрат механической энергии до максимально возможных ($M_{T \max}$) отношение общего обмена к стандартному должно удовлетворять соотношению:

$$\frac{Q_{\text{общ}}}{Q_{\text{ст}}} = \frac{(\eta \delta)_{\min}}{(\eta \delta)_{\max}} \frac{M_T}{M_{\min}}, \quad (16)$$

($M_{\min}$ — затраты при стандартном обмене), достигая максимума при $M_T = M_{T \max}$. Подставив в (16) значения $M_{\min}$, $M_{T \max}$, $Q_{\text{ст}}$ и $(\eta \delta)_{\min}$, получим предельные значения для общего обмена (рис. 2), соответствующие границам 1 и 2:

$$\frac{Q_{\text{общ}(1)}}{Q_{\text{ст}}} = 0,582 \frac{1}{(\eta \delta)_{\max}}; \quad \frac{Q_{\text{общ}(2)}}{Q_{\text{ст}}} = 0,0165 \frac{1}{(\eta \delta)_{\max}}. \quad (17)$$

В связи с изменением отношения $\frac{Q_{\text{общ макс}}}{Q_{\text{ст}}}$ при увеличении η (рис. 2), мы пришли к выводу, что при увеличении затрат механической энергии η уменьшается. Однако при этом величина η не может быть меньше, чем $(\eta \delta)_{\min}$, как это следует из соотношения (16), в противном случае отношение $\frac{Q_{\text{общ}}}{Q_{\text{ст}}}$ должно возрастать больше, чем $\frac{M_T}{M_{T \min}}$, чего не может быть.

При вертикальных миграциях *C. helgolandicus* спуск сопровождается расходом капельного жира, содержащегося в теле рачка (Петипа, 1966). Сопоставим максимальные траты механической энергии в период спуска рачков с максимальным расходом капельного жира. Максимальный расход жира приводится для рачков пятой стадии, он равен 0,345 кал за трехчасовой период. За этот период рачки преодолели слой 50 м. При средней скорости миграции 6 см/сек, минимальное время для прохождения пути 50 м равно 14 мин. Считая, что расход жира при этом эквивалентен активному обмену, отнесем его величину к 14 мин. Тогда активный обмен в час составит 1,47 кал. Но при этом величина $\eta_{\min}$ должна быть 0,00039, что меньше, чем $(\eta \delta)_{\min}$. Следовательно, не весь расход жира эквивалентен активному обмену, а только часть его, не более 80%. Если положить $\eta_{\min}$ равным 0,05, как это принято у Л. Б. Кляшторина и А. А. Яржомбека (1970), то максимальная доля расхода капельного жира, эквивалентного активному обмену, — не более 1%, что маловероятно. Отсюда можно заключить, что реальные значения $\eta_{\min}$ находятся в пределах от 0,0005 до 0,05, а отношение $\frac{Q_{\text{общ макс}}}{Q_{\text{ст}}}$ больше 12, но меньше 1165.

Таким образом, с помощью полученных уравнений, связывающих коэффициент лобового сопротивления и число Рейнольдса в области $0,1 < Re < 790$, рассчитаны затраты механической энергии при вертикальных миграциях с максимальной средней скоростью 6 см/сек при равномерном движении взрослых *C. helgolandicus*. Показано, что при неравномерном движении с той же средней скоростью, но когда максимальная скорость в фазе активного движения равна 15,4 см/сек, затраты механической энергии возрастают более чем в 3,5 раза. На основании уравнений, связывающих между собой величины общего, активного и стандартного обменов, а также затраты механической энергии, показано, что увеличение общего обмена за счет активного сопровождается уменьшением коэффициента полезного действия (η) при превращении химической энергии в механическую. Наименьшее значение η при максимальных затратах механической энергии ограничено величиной $\frac{M_{\min}}{Q_{\text{ст}}}$, где $M_{\min}$ — затраты механической энергии при стандартном обмене. Если значение $\eta_{\max}$ заключено в пределах от 0,05 до 0,005, то отношение $\frac{Q_{\text{общ макс}}}{Q_{\text{ст}}}$ при вертикальных миграциях взрослого

C. helgolandicus со средней скоростью 6 см/сек заключено в пределах от 4,3 до 34 при равномерном движении рачка и от 12,6 до 117 в случае неравномерного движения, когда максимальная скорость, развиваемая рачком, равна 15,4 см/сек.

ЛИТЕРАТУРА

- Зубов Н. Н. Океанологические таблицы. Л., Гидрометиздат, 1957.
Кляшторин Л. Б., Яржомбек А. А. Об энергетических затратах на активное движение у планктонных организмов.— Океанология, 1970, т. 13, вып. 4.
Павлова Е. В., Царева Л. В. Движение *Calanus helgolandicus* (Claus) по данным кино-съемки.— Биология моря, вып. 33. К., «Наукова думка», 1975.
Патрашев А. Н. Гидромеханика. Л., Гидрометиздат, 1953.
Петина Т. С. О среднем весе основных форм зоопланктона Черного моря.— Тр. Севаст. биол. ст., т. 9, 1957.
Петина Т. С. Суточный расход и накопление жира у *Calanus helgolandicus* (Claus) в Черном море.— ДАН СССР, 1964, т. 156, № 6.
Петина Т. С. Об энергетическом балансе у *Calanus helgolandicus* (Claus) в Черном море.— В кн.: Физиология морских животных. М., «Наука», 1966.
Петина Т. С. Скорость миграций у *Calanus helgolandicus* (Claus).— В кн.: Биология и распределение планктона южных морей. М., «Наука», 1967.
Степанов В. Н., Светличный Л. С. О результатах моделирования пассивного движения *Calanus helgolandicus*.— В кн.: Биология моря, вып. 33. К., «Наукова думка», 1975.
Степанов В. Н., Светличный Л. С. О гидродинамике мелких морских животных. Постановка задачи и некоторые методы. Там же.
Сущеня Л. М. Интенсивность дыхания ракообразных. К., «Наукова думка», 1972.
Шулейкин В. В. Физика моря. М., «Наука», 1968.
Bainbridge R. Underwater observations on the swimming of marine zooplankton.— J. Mar. biol. Assoc., 1952, v. 31, N 1.
Vlymen V. J. Energy expenditure of swimming copepods.— Limnol. Oceanogr., 1970, v. 15, N 3.

Институт биологии южных морей
АН УССР, Севастополь

Поступила в редколлегию
20.I 1975 г.

Е. В. Павлова, Л. В. Царева

ВЛИЯНИЕ РАЗМЕРА СОСУДА НА ДВИГАТЕЛЬНУЮ АКТИВНОСТЬ *CALANUS HELGOLANDICUS* CLAUS И *PLEUROBRACHIA RHODOPIS* CHUN

Вопрос о влиянии размера сосуда на степень двигательной активности возник в связи с необходимостью решить две задачи:

- 1) в какой степени содержание планктонных животных в лабораторных сосудах по мере увеличения их объема может ограничивать движение и каково соотношение времени, затрачиваемого на активное поступательное движение, и времени, в течение которого такого движения не наблюдается;
- 2) какова подвижность животных в малых сосудах, которые обычно используются при измерении величин потребляемого кислорода, за период четырехчасовой экспозиции. В качестве объектов для наблюдений были выбраны два вида планктонных животных, массовых в Черном море, — *Calanus helgolandicus* и *Pleurobrachia rhodopsis* (по Наумову, 1968). В ранее опубликованной статье было отмечено, что скорость движения черноморского калануса в объемах 0,1 и 1,0 л отличается при разных видах движения (Павлова, Царева, 1975). Но применяя киносъемку, как это было в указанной работе, трудно сопоставить время, расходуемое на тот или иной вид движения, и время, в течение которого животное находится в мало-подвижном состоянии, за относительно большой отрезок времени (например, час).