

УДК 639.2.053.3 + 639.245.053.3

**ЭНЕРГЕТИКА И СКОРОСТИ МИГРАЦИИ РЫБ, ДЕЛЬФИНОВ,
КИТОВ**

Акад. В. В. Шулейкин (МГИ АН УССР)

Более тридцати лет назад Иван Илларионович Месяцев рекомендовал физикам попытаться найти метод вычисления скоростей, с какими могут мигрировать промысловые рыбы. На путях к решению этой интересной задачи трем авторам удалось в свое время (Шулейкин, Лукьянова, Стась, 1939; Шулейкин, 1953) найти аналитическую зависимость между размерами тела рыбы, дельфина, кита и максимальными скоростями их движения в море. Параметры, входящие в найденную функцию, зависят от критерия Рейнольдса, от гидродинамических качеств обтекаемого тела и от внутреннего трения в мышцах. Ход теоретической кривой на диаграмме однозначно определялся по двум крайним точкам, найденным из наблюдений. Одна из них соответствовала максимальной скорости малька кефали, а другая — большому киту сейвалу. Впоследствии другими авторами (Парибок, Заугольников, 1949) было показано, что максимальные скорости жгутиковых инфузорий длиной в несколько тысячных долей сантиметра удовлетворительно согласуются с нашей кривой, экстраполированной до соответствующих очень малых значений длины тела и скорости движения.

Анализ кривой обнаружил, что при длинах тела менее 1,5 см максимальные скорости прямо пропорциональны длине. При длинах более 1 м максимальные скорости пропорциональны корню кубическому из длины. На промежуточных этапах кривой, вообще говоря, максимальная скорость может быть представлена соотношением типа

$$v_m = \alpha L^\gamma,$$

в котором γ последовательно принимает значения от 1 до $1/3$. Вызывает недоумение текст на стр. 92 недавно появившейся работы (Алеев, 1963), где первое установление степенных зависимостей приписывается иностранным авторам, а наши универсальные выводы излагаются неверно, противоречиво.

В основу вычислений была положена единственная гипотеза: принималось, что один грамм мышечного вещества может совершать определенную максимальную работу независимо от того, какому организму он принадлежит. Результаты подтвердили справедливость этой гипотезы в пределах доступной точности.

Даже упомянутая кривая оказалась интересной не только в принципиальном, но и в практическом отношении: инженеры, конструирующие орудия лова для морских промысловых рыб, пользуются ею для суждения о максимальных скоростях, с какими рыба тех или иных размеров может уходить от нагоняющего ее трала (Трещев, 1959; Гюльбадамов, 1958). Несомненно, еще больший практический интерес представит конечный этап решения задачи, выдвинутой И. И. Месяцевым: определение вероятных скоростей миграции промысловых рыб и морских млекопитающих.

Как же найти переход от максимальной скорости, скорости броска, развиваемой, например, во время опасности (жертвой) или при нападении (хищником), к той скорости длительных миграций, которую до некоторой степени можно уподобить «скорости экономического хода корабля»?

Были основания полагать, что это скорость, при которой полный коэффициент полезного действия рыбы (как своеобразной «живой машины» с точки зрения современной бионики) оказывается максимальным. В свою очередь полный коэффициент полезного действия здесь понимается в том же смысле, как и во всех иных задачах физики: это — отношение полезной мощности, необходимой для преодоления сопротивления воды при движении, ко всей мощности, возникающей в процессе окисления органических веществ в теле животного. Вся эта мощность должна покрыть и потери при работе движителя (каковым является волнообразно изгибающееся тело), и потери на внутреннее трение в мышцах, и те потери, которые аналогичны потерям холостого хода в технических машинах, т. е. потери на окислительные процессы в состоянии покоя. Поэтому в 1952 г. была сделана первая попытка экспериментально определить полный коэффициент полезного действия движущихся рыб (Ковалевская, 1956) для нахождения оптимальных скоростей движения. Был предложен новый метод исследования обмена при движении со строго определенной скоростью в морской воде. Он получил одобрение в работах гидробиологов (Ивлев, 1949; Винберг, 1956) и в настоящее время применяется ими.

Однако в них (Винберг, 1956) высказана критика (Ковалевская, 1956) с точки зрения физиологии: отмечено несоблюдение условий, которые были бы легко осуществимы на биологических станциях с большими проточными аквариумами, но оказались неосуществимыми в рабочей обстановке (Ковалевская, 1956). В частности, от этого пострадала надежность определения потерь холостого хода — потерь на обмен в состоянии покоя. Однако следует отметить, что автор (Винберг, 1956) необычно трактует давно установившееся понятие о коэффициенте полезного действия, отрицая необходимость учета обмена в состоянии покоя, при суммировании всех статей расхода мощности в теле движущегося животного. Давно известно, что к. п. д. всегда равен нулю при холостом ходе, повышается при увеличении мощности, проходит обычно через максимум при некоторой оптимальной отдаче, а далее обычно падает при нарастании мощности до максимально возможной. Таковы изменения к. п. д. при учете потерь холостого хода.

Интересные данные (Ивлев, 1949; Винберг, 1956) заставили нас вернуться к теоретическому исследованию энергетики движущихся рыб и китов с учетом современных исследований их обмена в состоянии покоя.

Если опыты (Ковалевская, 1956) еще не дали окончательных числовых значений коэффициента полезного действия при различных относительных скоростях движения (т. е. при различных значениях $\frac{v}{v_m}$),

го во всяком случае они заставляют серьезно задуматься над двумя выводами, которые несомненно следует сделать (Ковалевская, 1956):

1. К. п. д. в некоторых случаях проходит через максимум при изменениях скоростей рыбы. Однако он выражен не столь резко, чтобы можно было приписывать ему тот выбор оптимальной скорости, который инстинктивно делает движущаяся рыба.

2. Максимальное доступное значение к. п. д. зависит от длины тела рыбы в исследованном диапазоне размеров.

Стало быть, надо попытаться проанализировать общую энергетику животного, движущегося в водной среде, и выяснить, что заставляет его выбирать для миграции ту или иную скорость.

Такой теоретический анализ должен помочь экспериментаторам наметить программы для дальнейших опытов.

ВЫВОД УТОЧНЕННОЙ ЗАВИСИМОСТИ МЕЖДУ ДОСТУПНОЙ МАКСИМАЛЬНОЙ СКОРОСТЬЮ И ДЛИНОЙ ТЕЛА

Прежде всего надо уточнить выражение (Шулейкин, Лукьянов, Стась, 1938; Шулейкин, 1953) для определения мощности, расходуемой на внутреннее трение в мышцах:

$$\omega_r = \frac{2\pi^2}{T^2} \nu_1 k^2, \quad (1)$$

где T — период поперечных колебаний тела;

ν_1 — коэффициент, характеризующий вязкость мышц;

k — сокращенно обозначает:

$$k = \frac{\bar{A}\bar{b}}{\lambda^2} (4\pi^2 + \Delta^2); \quad (2)$$

здесь \bar{A} — осредненная амплитуда поперечных колебаний;

\bar{b} — осредненное расстояние мышечного волокна от оси позвоночника;

λ — длина волны, пробегающей по телу от головы к хвосту;

Δ — инкремент нарастания поперечных колебаний в том же направлении.

Учтем, что с достаточным приближением можно считать постоянным так называемый приведенный шаг $\frac{vT}{L} = \beta_3$, будем считать также постоянным отношение $\frac{\bar{b}}{\lambda} = \beta_4$. Но в отличие от старой редакции будем учитывать, что повышение скорости v движения должно связываться с увеличением осредненной амплитуды \bar{A} поперечных колебаний и выразим эту связь приближенной формулой:

$$\frac{\bar{A}}{\lambda} = \beta_5 \frac{v}{L}.$$

Тогда после простых преобразований новое уточненное выражение мощности, теряемой каждым граммом на внутреннее трение в мышцах, примет вид:

$$\omega_r = 2\pi^2 (4\pi^2 + \Delta^2)^2 \frac{\beta_4 \beta_5^2}{\beta_3^2} \nu_1 \left(\frac{v}{L}\right)^4. \quad (3)$$

Приняв его вместо 117 (Шулейкин, 1953), запишем вместо 118 уточненное выражение для максимальной удельной мощности ω_{\max} , затра-

чиваемой на преодоление всех внешних и внутренних сопротивлений, при максимальной скорости v_{\max} движения:

$$\omega_{\max} = \frac{\psi}{2} \cdot \frac{v_{\max}^3}{\beta_1 \eta_{\text{дв}} L} + 2\pi^2 (4\pi^2 + \Delta^2)^2 \frac{\beta_4 \beta_5^2}{\beta_3^2} \gamma_1 \left(\frac{v_{\max}}{L} \right)^4; \quad (4)$$

здесь ψ — коэффициент сопротивления при движении тела в воде, который соответствует определенному значению критерия Рейнольдса Re (зависимость ψ от Re дана в работе Шулейкина, 1953, на рис. 545, кривая 1);

$\beta_1 = \frac{m}{\delta SL}$, причем плотность воды δ равна осредненной плотности тела, обладающего нулевой плавучестью;

m — масса тела;

S — площадь наибольшего поперечного сечения;

$\eta_{\text{дв}}$ — коэффициент полезного действия движителя.

Для построения скорректированной кривой зависимости максимальной скорости от длины тела рыбы или кита формула (4) должна принять другой вид:

$$\omega_{\max} = M \frac{v_{\max}}{L} \psi v^2 + N \left(\frac{v_{\max}}{L} \right)^4. \quad (5)$$

Коэффициент M определяют путем сравнения формул (5) и (4) после подстановки числовых значений $\beta_1 \approx 0,67$; $\eta_{\text{дв}} \approx 0,75$:

$$M \approx 1,0.$$

Прежде чем определять второй коэффициент N , необходимо отметить, что при очень больших значениях L второй член в формуле (5) становится пренебрежимо малым по сравнению с первым. Следовательно, зная, что большой кит сейвал при $L = 1700$ см развивает максимальную скорость $v_{\max} = 1500$ см/сек, и учитывая, что при соответствующем значении критерия Рейнольдса $\psi = 0,04$, можно вычислить максимальную мощность, которую способны развить мышцы при движении с максимальной скоростью (коэффициент M в первом члене формулы (5) уже известен).

Было бы естественно относить эту мощность (и мощность, теряемую на внутреннее трение) к единице массы мышц, но придется следовать установившемуся обычаю — относить ее к единице массы всего тела.

После подстановки чисел окажется:

$$\omega_{\max} = 7,9 \cdot 10^4 \text{ эрг}/(g \cdot \text{сек}) = 7,9 \text{ вт/кг}. \quad (6)$$

Предположим, что максимальная удельная мощность сохраняет свою величину при всех размерах китов и рыб (Шулейкин, Лукьянова, Стась, 1939; Шулейкин, 1953) и даже при размерах жгутиковых инфузорий (Парибок и Заугольников, 1949).

На противоположном конце кривой (Шулейкин, 1953) при очень малых значениях L первый член в формуле (5) становится пренебрежимо малым по сравнению со вторым. Следовательно, можно полагать:

$$\omega_{\max} = N \left(\frac{v_{\max}}{L} \right)^4.$$

Для вычисления коэффициента N по вытекающей отсюда формуле

$$N = \omega_{\max} \left(\frac{L}{v_{\max}} \right)^4 \quad (7)$$

воспользуемся найденным значением ω_{\max} и измеренной максимальной скоростью $v_{\max} = 30$ см/сек мальков кефали, длина которых была $L = 1,2$ см.

Получим $N = 0,202$.

Соотношения (7) и (6) позволяют просто выразить искомую зависимость между L и v_{\max} применительно к очень малым и к очень большим значениям L . Действительно, на основании формулы (7) при очень малых значениях L :

$$\frac{v_{\max}}{L} = \left(\frac{\omega_{\max}}{N} \right)^{1/4},$$

откуда следует:

$$v_{\max} = 25L \text{ см/сек.} \quad (8)$$

На основании формул (5) и (6) при очень больших L :

$$\omega_{\max} = M\psi \frac{v^3}{L}; \quad v^3 = \frac{\omega_{\max}}{\psi M} L.$$

Отсюда после подстановки числовых значений ψ , ω_{\max} , M :

$$v_{\max} = 125L^{1/3} \text{ см/сек} \quad (9)$$

Формулой (8) можно пользоваться для определения максимальных скоростей движения мальков рыб с длиной тела меньше 1,5 см.

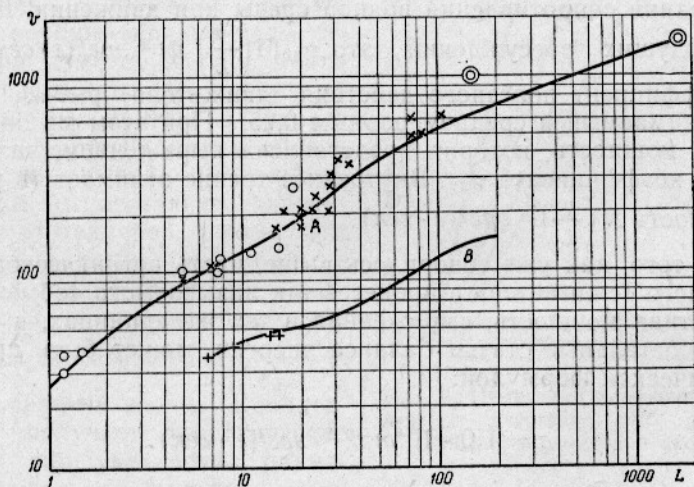


Рис. 1. Кривые зависимости максимальных скоростей (A) и скорости миграции (B) рыб, дельфинов и китов от длины тела.

Прямая, экстраполированная в сторону одноклеточных жгутиковых, даст удовлетворительные результаты¹.

Формула (9) применима к рыбам и китам, у которых длина тела L более 150 см.

Промежуточные этапы исковой кривой, как и в работе Шулейкина, Лукьяновой и Стась (1939); Шулейкина (1953), удобно наносить на ло-

¹ Можно претендовать, разумеется, только на правильность порядка вычисленной величины: ведь соотношения между геометрическими параметрами жгутика и основной части клетки инфузории отличаются от аналогичных соотношений между объемом мышц и общим объемом тела рыбы.

гарифмическую бумагу, при этом видна степенная зависимость v_{\max} от L с меняющимся показателем степени.

Вычисления произведены применительно к значениям L , равным 7, 12, 20, 50, 100, 200 см.

Задаваясь различными значениями скоростей движения v , определяли соответствующий критерий Рейнольдса, причем характерным линейным элементом считалась высота тела в наибольшем поперечном сечении h , которую полагали связанной с L отношением $h = \beta_2 L$, где $\beta_2 \approx 0,2$. Для найденного критерия по диаграмме находили (Шулейкин, 1953) величину ψ . Подставив все значения в формулу (5), можно вычислить ω для скорости v так же, как вычисляется ω_{\max} для скорости v_{\max} . Таким образом приближались к значению максимальной скорости движения, при которой ω становилось равным ω_{\max} . Новая кривая A , представленная на рис. 1, отличается от прежней тем, что между значениями $L = 7$ и $L = 30$ кривая обращена к оси абсцисс выпуклостью. Близ кривой A на рис. 1 удовлетворительно ложатся кружочки, полученные при опытах (Шулейкин, Лукьянова, Стась, 1939; Шулейкин, 1953).

ПОЛНЫЙ КОЭФФИЦИЕНТ ПОЛЕЗНОГО ДЕЙСТВИЯ

Полезной мощностью считаем ту, которая требуется только для преодоления сопротивления водной среды при движении. На основании предыдущих рассуждений это $\eta_{\text{дв}} M \left(\frac{v}{L} \right) \psi v^2 \text{ эрг}/(\text{г} \cdot \text{сек})$, причем $\eta_{\text{дв}}$ — коэффициент полезного действия движителя рыбы, дельфина, кита, принимаемый в среднем равным 0,75. При этом мышцы должны развивать мощность, которая представлена выражением, находящимся справа от коэффициента $\eta_{\text{дв}}$. Внутреннее трение отнимает (в расчете на 1 г) мощность $N \left(\frac{v}{L} \right)^4 \text{ эрг}/(\text{г} \cdot \text{сек})$.

Кроме того, как уже говорилось выше, часть органического вещества животного «сжигается» в процессе так называемого «обмена покоя»; эквивалентная мощность, выраженная в тех же единицах, в каких выражаются остальные статьи баланса энергии, может быть представлена эмпирической формулой:

$$q = 1,0 \cdot 10^4 m^{-0,2} \text{ эрг}/(\text{г} \cdot \text{сек}).$$

Мы ее заимствовали из работ (Ивлев, 1949; Винберг, 1956), авторы которых считают, что обмен покоя составляет около 60% от обмена при слабых движениях, неизбежных во время опытов над рыбами.

Едва ли мы внесем большую погрешность в приближенные вычисления, если положим, что масса пропорциональна кубу длины тела, и на основании ряда промеров запишем: $m = 6,9 \cdot 10^{-3} L^3 \text{ г}$.

Сопоставив между собой эти эмпирические соотношения, получим приближенную формулу для расчета q :

$$q \approx 2,7 \cdot 10^4 L^{-0,6} \text{ эрг}/(\text{г} \cdot \text{сек}) = 2,7 L^{-0,6} \text{ вт}/\text{кг}. \quad (10)$$

Величина q зависит только от размеров тела животного и должна быть сложена с двумя другими компонентами, о которых говорилось выше, для получения полной эквивалентной мощности, создающейся

при движении (за счет окисления органического вещества в теле животного).

Располагая соотношениями, выражающими различные статьи энергетического баланса, представим полный коэффициент полезного действия формулой:

$$\eta = \frac{\eta_{дв} M \left(\frac{v}{L} \right) \psi v^2}{q + M \left(\frac{v}{L} \right) \psi v^2 + N \left(\frac{v}{L} \right)^4} \quad (11)$$

По этой формуле мы вычислили значения η при различных скоростях движения для рыб, длины тела которых перечислялись в связи с построением кривой A на рис. 1. Результаты вычислений представлены на рис. 2 (на кривых указаны значения длин тела). Для удобства сопоставления кривых по оси абсцисс отложены не абсолютные значения скоростей, а отношения каждой соответствующей скорости к максимальной, доступной при той или иной длине тела.

По оси ординат отмечены значения η в процентах.

Характерная S-образная форма всех кривых вообще типична для хода к. п. д. при изменениях аргумента функции. В частности, они похожи на экспериментальные кривые в работе Ковалевской (1956). В данном случае подтверждается вывод, сделанный этим автором относительно зависимости к. п. д. от размеров рыбы: чем больше размеры рыбы, тем больше полный к. п. д. при ее движении в водной среде с той же относительной скоростью (с тем же отношением $\frac{v}{v_{max}}$).

Теперь этот важный вывод (Ковалевская, 1956) получает теоретическое обоснование: при увеличении размеров животного, во-первых, резко уменьшается роль последнего (правого) члена в знаменателе формулы (11); во-вторых, уменьшается значение первого члена q в знаменателе.

Однако ни одна из кривых на рис. 2 не проходит через максимум; они только стремятся к максимумам. Этим они отличаются от кривой, приведенной на диаграмме в работе Ковалевской (1956). Отличие заметно и в абсолютных значениях η : теоретические значения везде оказались больше экспериментальных.

Пока еще рано обсуждать причину этих расхождений: необходимо повторить опыты, описанные в работе Ковалевской (1956), учтя критические замечания физиологов о предварительной подготовке рыбы к опытам. Возможно, что на основании достаточно большой серии опытов с рыбами различных размеров в условиях, удовлетворяющих требованиям физиологов, окажется необходимым и возможным внести по-

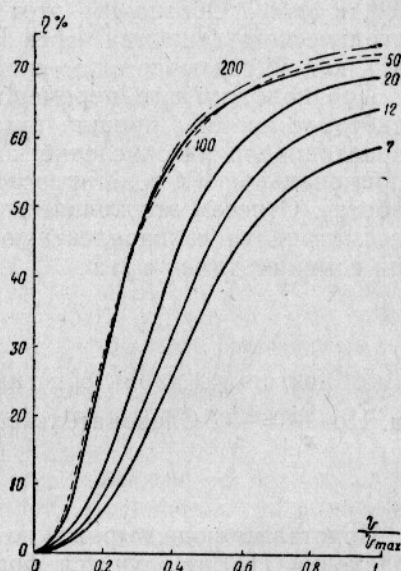


Рис. 2. Изменения коэффициента полезного действия рыб различной длины при изменении скоростей

правки в наши теоретические выкладки, в основные параметры, которыми мы задавались¹.

Во всяком случае и сейчас очевидно, что если на экспериментальных кривых будут обнаруживаться максимумы, аналогичные двум из кривых в работе Ковалевской (1956), то наверняка они будут слабо выражены. Значит, надо уже сейчас попытаться аналитически найти какую-то иную причину, которая заставляет рыбу инстинктивно выбирать оптимальную скорость для дальних переходов.

УСЛОВИЕ, ПРИ КОТОРОМ ОКИСЛЯЕТСЯ МИНИМАЛЬНОЕ КОЛИЧЕСТВО ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА НА ЗАДАННОМ ПРОХОДИМОМ ПУТИ

Легко видеть, что знаменатель в формуле (11) пропорционален полному количеству органического вещества (отнесенному к 1 г массы рыбы), окисляемому в секунду: это его энергетический эквивалент, выражаемый в *эрг/(г·сек)*, или, при внесении переходного множителя 10^{-4} , в *вт/кг*. Обозначим этот энергетический эквивалент сжигаемого органического вещества через *W*. Знаменатель в формуле (11) показывает, как *W* связывается со скоростью движения рыбы *v*.

Предположим, что, перемещаясь в море с такой скоростью, рыба за некоторое время *t* прошла путь *x*. Тогда окажется, что при этом она израсходовала на окисление количество органического вещества, пропорциональное *Wt*, т. е. пропорциональное «эквивалентной проделанной работе». Отнесем это количество к единице пути. Тогда можно будет рассматривать «эквивалентную работу», совершаемую при прохождении единицы длины пути

$$\frac{Wt}{x} = j,$$

как объективную характеристику экономичности энергетического режима. Но $\frac{t}{x} = \frac{1}{v}$. Следовательно,

$$j = \frac{W}{v}.$$

Подставим сюда выражение *W* из знаменателя дроби в правой части уравнения (11). Получится формула, по которой можно вычислять характеристику экономичности режима:

$$j = \frac{q}{v} + \frac{M}{L} \psi v^2 + \frac{N}{L^4} v^3. \quad (12)$$

На рис. 3 представлены 6 кривых, построенных по этой формуле для соответствующих шести значений длины тел рыб *L* (они отмечены на каждой кривой). Для удобства сравнения на рис. 3, как и на рис. 2, по оси абсцисс отмечены не абсолютные скорости движения *v*, а отношения *v* к максимально доступной скорости *v_{max}*. По оси ординат отложены не абсолютные величины *j*, а отношения *j* к *j_{max}*, где *j_{max}* — характерис-

¹ В частности, будет необходимо в дальнейшем учитывать, что во всем громадном диапазоне размеров рыб, китов, с одной стороны, и инфузорий, — с другой, постоянной должна оставаться действительно удельная мощность мышечного вещества (у высших животных) или того вещества, которое вызывает волнообразные движения жгутика (у простейших). Между тем до сих пор принято относить развиваемую мощность к единице массы всего тела. Очень важно будет найти действительные соотношения между длиной тела рыбы, кита и другими геометрическими элементами, с которыми мы оперировали при выкладках. Эти соотношения будут иными не только у различных видов, но и у особей различного возраста, относящихся к одному и тому же виду.

тика экономичности режима при движении с максимально доступной скоростью. На рис. 3 показано, что во всех шести случаях эквивалентная работа оказывается минимальной при каком-то определенном значении $\frac{v}{v_{\max}}$. Иными словами, при каком-то определенном значении скорости движения рыба расходует минимальное количество окисляемого органического вещества, проходя один и тот же путь (мы приняли этот путь равным единице длины).

Естественно предположить, что именно эти экономические скорости движения рыба инстинктивно выбирает при дальних переходах в море. Это наиболее вероятные скорости миграции рыб.

СКОРОСТИ МИГРАЦИИ

На рис. 3 штрихами отмечены точки, в которых кривые проходят через минимум. Общая тенденция расположения этих точек — уменьшение относительной скорости, при которой расход органического вещества минимален, с увеличением размеров животного: при $L = 7 \text{ см}$ $\frac{v}{v_{\max}} = 0,36$, а

при $L = 200 \text{ см}$ $\frac{v}{v_{\max}} = 0,20$. Некоторое нарушение порядка видно при переходе от $L = 50 \text{ см}$ к $L = 100 \text{ см}$; оно объясняется

сложной зависимостью коэффициента сопротивления ψ от критерия Рейнольдса Re , а также изменением q при уменьшении или увеличении L . Располагая данными на рис. 3, на основании кривой A (рис. 2) мы вычислили вероятные значения скоростей миграции v_0 для тех же значений длины L , какими пользовались ранее, и получили такие результаты:

$L, \text{ см}$	7	12	20	50	100	200
$v_{\max}, \text{ см/сек}$	105	140	190	375	530	700
$\frac{v}{v_{\max}}$	0,36	0,32	0,28	0,20	0,22	0,20
$v, \text{ см/сек}$	38	45	53	75	117	140

По этим отдельным значениям на рис. 1 построена плавная кривая B , показывающая, как теоретически должна меняться скорость миграции при возрастании длины тела.

Интересно сопоставить некоторые из полученных цифр с результатами непосредственных наблюдений за поведением рыб в море по статье Гюльбадамова (1958). В ней, на стр. 212, отмечено, что косяки хамсы с длиной тела $9,5 \text{ см}$ при испуге совершали броски со скоростью 100 см/сек . На кривой A (рис. 1) для рыб с длиной тела $9,5 \text{ см}$ показана максимальная скорость 122 см/сек . В статье Гюльбадамова (1958) на стр. 220 приведена табл. 4, где в самой нижней строке отмечено, что естественное движение косяков хамсы тех же размеров про-

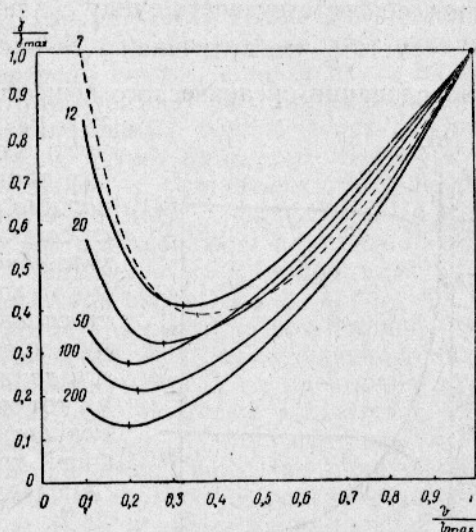


Рис. 3. Расходование органического вещества, окисляемого при переходах на одно и то же расстояние, в зависимости от скорости движения.

исходит со скоростями до 40 см/сек. На кривой скоростей миграции *B* (рис. 1) для $L = 9,5$ см соответствует значение $v_0 = 42$ см/сек.

Как видно, совпадение цифр в обоих случаях удовлетворительное.

Недавно в справочнике Радакова и Протасова (1964) появилась краткая сводка результатов измерений максимальных скоростей и скоростей миграции некоторых рыб. На основании этих данных при кривой *A* и *B* (рис. 1) проставлены косые крестики. Особенно интересно близкое совпадение с теоретической кривой *A* крайнего правого крестика, соответствующего тунцу с длиной тела 106 см*.

Отметим, что величина $j = \frac{W}{v}$, характеризующая экономичность расходования органического вещества, обладает размерностью см/сек², т. е. размерностью ускорения, или размерностью силы, действующей на 1 г вещества.

Это какая-то эквивалентная сила, которую должно преодолевать животное, движущееся со скоростью v в водной среде (здесь учитывается и эквивалент расхода окисляемого вещества в «обмене покоя»). Интересно сравнить эквивалентную силу, вычисленную применительно к максимальной скорости движения, с силой веса g , действующей на тот же грамм вещества ($g = 981$ дн/г). Результаты сравнения изображены на падающей кривой (рис. 4), показывающей, как изменяется j_{\max}/g при изменениях длины тела L .

При $L = 7$ см $j_{\max}/g = 0,8$; это отношение с возрастанием L падает до 0,11 при $L = 200$ см.

Вторая кривая выражает изменение полного коэффициента полезного действия при движении с максимальной скоростью в зависимости от длины L . Третья кривая с меньшими ординатами позволяет судить о коэффициенте полезного действия у животных различной длины при их движении с естественными скоростями миграции.

Сопоставление этой кривой с кривыми на рис. 3 показывает, что даже при небольших значениях к. п. д. (<30%) движение с такими скоростями экономично: расход окисляемого органического вещества, приходящийся на единицу длины пути, оказывается минимальным.

Кривая *B* (см. рис. 1) построена лишь в диапазоне длин тела от 7 до 200 см. Для практики неинтересно продолжать ее в сторону меньших длин. Что касается длин, больших 200 см, то здесь нет уверенности в законности экстраполяции эмпирической формулы (10). Было бы очень важно проследить за скоростями нормального хода очень крупных рыб (например, акул) и выяснить вопрос об экстраполяции формулы (10). Очень важно собрать побольше надежных сведений о скоростях китов, потому что совсем неслучайно точка, соответствующая полутораметровому дельфину (вторая справа на рис. 1), лежит на диаграмме значительно выше теоретической кривой *A*. Прежде мы полагали,

* В том же справочнике приведены максимальные скорости барракуды, которые, несомненно, относятся не к обычному движению, а к одному лишь броску, аналогичному броску щуки.

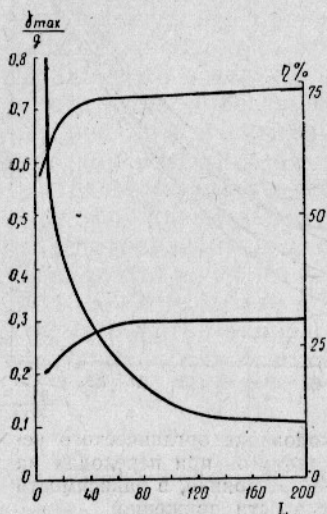


Рис. 4. Эквивалентное сопротивление и коэффициент полезного действия при различных значениях длины тела.

что это вызвано особым характером ассимиляции кислорода у этих животных (более мощным по сравнению с рыбами). В последние годы некоторые иностранные авторы выдвигают гипотезу о более совершенном обтекании мягкой оболочке тела дельфина по сравнению с характерным для твердого тела.

ОСОБЫЙ СЛУЧАЙ ДВИЖЕНИЯ РЫБЫ-ЛОЦМАНА

Эти небольшие рыбы семейства ставридовых (*Naucrates ductor*), как известно, сопровождают акул при их больших переходах в океане. Существует мнение, что они идут впереди акул и наводят их на пищу. Этим объясняют отсутствие угрозы рыбе-лоцману со стороны хищника. Однако непонятно, с точки зрения изложенных теоретических соображений, каким образом рыба-лоцман не отстает от акулы. В одном из рейсов экспедиционного судна «Седов» в Атлантическом океане были пойманы акула длиной 185 см и ее лоцманы длиной 21 см. На кривой А (рис. 1) такой акуле должна соответствовать максимальная скорость движения 700 см/сек, а такому лоцману — максимальная скорость 200 см/сек. По кривой В (рис. 1) вероятная скорость хода акулы при ее миграции составляет 150 см/сек, а вероятная скорость нормальной миграции ее рыбы-лоцмана — только 50 см/сек. Если даже предположить, что акула на дальних переходах в океане никогда не превышает скорость своего «экономического хода», то и тогда придется допустить на основании 2-й сверху кривой на рис. 3, что рыба-лоцман непрерывно расходует окисляемое органическое вещество в удвоенном количестве по сравнению с экономической нормой. В действительности акула несомненно может часто выходить за пределы максимальной скорости, доступной рыбе-лоцману при обычном движении в океане.

Между тем рыба-лоцман может надежно обеспечить совместное плавание с акулой необычным путем. Этот вопрос мы исследовали в статье (Шулейкин, 1958), исходя из теории так называемого пограничного слоя (иначе — слоя трения). Всякое тело, движущееся в воде или в воздухе, обволакивается таким слоем, в пределах которого скорость жидкости или соответственно газа резко меняется при удалении по нормали от поверхности твердого тела в окружающую среду. В частности, работая над методами расчета дирижаблей, гидродинамики показали, что толщина Δ слоя трения вокруг сигарообразного тела связана с длиной тела L и числом Рейнольдса Re :

$$\frac{\Delta}{L} = \frac{C}{Re^n}; \quad (13)$$

здесь показатель степени n при Re сам зависит от числа Re . Величина C связана с положением исследуемого поперечного сечения относительно «носового» конца тела. У этого конца слой трения отсутствует, а при удалении от него назад — возрастает так, как показано на рис. 5. Кривая 1 построена применительно к параметрам акулы, пойманной на «Седове» в 1957 г. Число Рейнольдса равно $2,85 \cdot 10^6$. Кривая 2 соответствует параметрам большой акулы длиной 1200 см. Число Рейнольдса равно $12 \cdot 10^6$. По оси абсцисс на рис. 5 отложены отношения расстояния x от носового конца акулы до исследуемого поперечного сечения к длине акулы L ; по оси ординат — отношения толщины слоя трения Δ к длине L .

Легко убедиться в том, что даже при сравнительно небольших размерах ее лоцманы свободно размещаются в слое трения, где частицы

воды, примыкающие к поверхности акулы, движутся вместе с ней, с ее скоростью. При двенадцатиметровой акуле лощманы крупнее (их длина

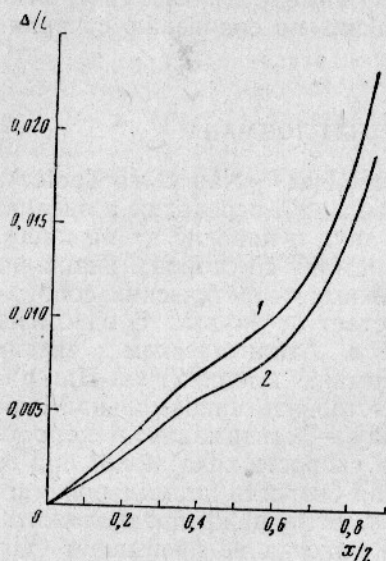


Рис. 5. Кривые толщины слоя трения на различных расстояниях от переднего конца тела акулы двух размеров (185 и 1200 см).

доходит до 70 см), но и слой трения здесь гораздо толще. В статье (Шулейкин, 1958) была воспроизведена фотография акулы с тремя лощманами, снятая с палубы «Седова». На ней видно, как близко к акуле движутся ее спутники. Еще лучше это видно на новой фотографии, полученной на научно-исследовательском судне «Михаил Ломоносов» в 1961 г. и воспроизведенной на рис. 6, где два лощмана расположились в слое трения почти симметрично относительно диаметральной плоскости акулы. Акула как бы буксирует лощманов «лагом» при своих переходах в океане. Возможно, что иногда они выходят из слоя трения (на малых ходах акулы) и даже обгоняют акулу, после чего возвращаются назад. На больших ходах этого не бывает: в статье Шулейкина (1958) показано, что лощман, случайно вышедший из слоя трения, автоматически притягивается назад гидродинамическими силами, которые возникают при движении параллельными курсами в воде.

Известно, что рыбы-лощманы иногда сопровождают корабли. Там они еще свободнее размещаются в слое трения толщиной более 100 см.



Рис. 6. Фотография акулы с двумя лощманами.

ВЫВОДЫ

1. Уточнено построение теоретической кривой, описывающей связь между длиной тела животного и максимальной скоростью его движения в водной среде, — предложено более надежное выражение для потерь мощности на внутреннее трение в мышцах.

2. По-прежнему кривая строится по двум точкам, основанным на непосредственных наблюдениях, и теоретическая зависимость оправдывается при изменениях длины тела примерно в миллион раз (от больших китов до одноклеточной жгутиковой инфузории).

3. Теоретически исследовано изменение коэффициента полезного действия рыбы при изменениях скорости движения. При скоростях, меньших предельно доступной, нет оснований ожидать возникновения максимума к. п. д. настолько резкого, чтобы он заставил рыбу инстинктивно выбрать соответствующую скорость для дальних переходов в море.

4. Естественно ожидать, что скорость миграции характеризуется иначе: это та скорость, при которой плавание на большое расстояние совершается при минимальном расходе окисляемых органических веществ.

5. Применительно к рыбам шести различных размеров вычислены кривые, характеризующие энергетический эквивалент этого расхода при различных скоростях движения. Резко выявились скорости, при которых расход минимален.

6. При «экономических» скоростях — скоростях миграции — рыбы длиной 7—12 см могут уменьшить расход органического вещества примерно в 2,5 раза по сравнению с режимом предельно доступных скоростей. Рыбы длиной 20 см расходуют органического вещества втрое меньше, чем при предельном режиме, длиной 50 см — примерно вчетверо, длиной 100 см — примерно в 5 раз, а длиной 200 см — почти в 8 раз меньше, чем при движении с предельными скоростями.

7. На основании этих соображений построена теоретическая кривая *B* на рис. 1, показывающая, каковы наиболее вероятные скорости миграции рыб различной длины — от 7 до 200 см.

8. И скорость миграции по кривой *B*, и максимальная скорость по кривой *A* (рис. 1) удовлетворительно согласуются с наблюдениями (Радаков и Протасов, 1964; Гюльбадамов, 1958) над косяками хамсы (длина рыб 9,5 см). Очень важно проделать сравнение для больших рыб.

9. Важно проделать такие сравнения применительно к китам и выяснить истинную причину повышенной скорости у дельфина.

10. Все выкладки в работе проводились на обобщенном материале, а потому настоящую статью можно рассматривать как программу дальнейших детальных и уточненных исследований, которые будут основаны на специальных промерах для каждого вида рыб, дельфинов и китов. Особо необходимо уточнение коэффициентов β_1 , β_2 и уточнение формул (3) и (10), из которых вытекают остальные соотношения.

ЛИТЕРАТУРА

- Алеев И. Г. Функциональные основы внешнего строения рыб. М., Изд-во АН СССР, 1963.
- Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Научные труды Белорусского государственного университета. Минск, 1956.
- Гюльбадамов С. Б. Промыслово-биологические основы проектирования пелагических тралов. Труды ВНИРО. Т. 36, 1958.
- Ивлев В. С. Опыт оценки эволюционного значения уровней энергетического обмена. «Журнал общей биологии». Т. 20, № 2, 1959.
- Ковалевская Л. А. Энергетика движущейся рыбы. Труды МГИ АН. Т. 8, Изд-во АН СССР, 1954.
- Парибок В. П., Заугольников С. Д. К вопросу о динамике мелких водных животных. ДАН СССР. Т. 64, № 4, 1949.
- Радаков Д. В., Протасов В. Р. Скорости движения и некоторые особенности зрения рыб (справочник). Изд-во «Наука», 1964.
- Трещев А. И. Теоретические основы лова рыбы разноглубинным тралом. Труды ВНИРО. Т. 41, 1959.
- Шулейкин В. В., Лукьянова В. С. и Стась И. И. Сравнительная динамика морских животных. ДАН СССР. Т. 122. № 7, 1939.
- Шулейкин В. В. Физика моря. Изд. 3, 1953, с. 892.
- Шулейкин В. В. Как рыба-лоцман движется со скоростью акулы. ДАН СССР. Т. 119, № 5, 1958.

Поправка

а стр. 35, во всех дробях, надо вместо ν читать ν_0