

УДК 591.17:578.087.77

## МОЩНОСТЬ И СКОРОСТЬ ПЕРЕДВИЖЕНИЯ ЖИВОТНЫХ РАЗНЫХ РАЗМЕРОВ

В. Г. ГОРШКОВ

Рост эффективности перевода метаболической мощности в механическую при передвижении животных в условиях кислородного баланса обуславливает наблюдаемое уменьшение энергетической цены передвижения с ростом размеров животных. При достижении максимально допустимых эффективностей уменьшение энергетической цены должно останавливаться. В кислородной задолженности все животные способны развивать эффективность, близкую к максимальной, а энергетическая цена передвижения перестает зависеть от размеров.

Эмпирически наблюдаемая энергетическая цена любого вида передвижения уменьшается с ростом размеров животных (Кокшайский, 1970; Tucker, 1970; Schmidt-Nielsen, 1972a, б). Это уменьшение может быть связано либо с увеличением эффективности перевода метаболической мощности в механическую, либо с уменьшением внешнего сопротивления движению. Эффективность передвижения ограничена физиологическим и физическим пределом (25—30%). Сопротивление движению определяется физическими характеристиками и также не может неограниченно уменьшаться. По достижении экстремальных значений эффективности и сопротивления уменьшение энергетической цены передвижения с ростом размеров должно останавливаться.

Работа посвящена извлечению из имеющихся эмпирических данных информации об эффективности и величинах, характеризующих сопротивление передвижению, т. е. диссипации энергии (тепловое рассеяние энергии), путем использования условия сохранения энергии — равенства энергозатрат диссипативным потерям. Для достижения этой цели необходимо прежде всего определить набор независимых измеримых переменных.

### 1. ИЗМЕРИМЫЕ ПЕРЕМЕННЫЕ, ХАРАКТЕРИЗУЮЩИЕ ПЕРЕДВИЖЕНИЕ

Полную мощность потребления химической энергии (метаболизм)  $Q(u)$  во время передвижения животного со скоростью  $u$  можно записать в виде<sup>1</sup>:

$$Q(u) = q(a+b), \quad Q(0) = qb, \quad (1)$$

где  $q$  — основной метаболизм,  $a$  — уровень чистой активности,  $b$  — индекс готовности к передвижению,  $b \sim 1$ . Существование животного осуществляется при среднем уровне активности  $\bar{a} \sim \bar{b} \sim 1$  (King, 1974; Calder, 1974). Максимальные величины  $a$ , развиваемые в состоянии кислородного баланса, достигают  $a = a_{1\max} = 20 \div 30$ , а в кислородной задолженности  $a = a_{2\max} = 100 \div 130$ . Эти значения для максимальных уровней активности имеют место практически для всех животных независимо от их размера и таксономической принадлежности (Brody, 1945; Hill, 1950; Wilkie, 1959; Hemmingsen, 1960; Александер, 1970; Дольник, 1968, 1978).

Обозначим эффективность перевода рабочей метаболической мощности  $aq$  в механическую мощность передвижения центра массы животного через  $\alpha$ . Механическая мощность  $\alpha aq$  при равномерном горизонтальном передвижении затрачивается на компенсацию диссипации энергии в окружающей среде при преодолении сил сопротивления  $D$  среды и

<sup>1</sup> Знак тождества везде означает определение вводимых величин, т. е. замену переменных в противоположность равенству, обе части которого несут независимую информацию.

равна произведению силы тяги  $F = -D$  на скорость передвижения  $u$ . Сила сопротивления  $D$  складывается из силы сопротивления при соприкосновении с грунтом, которая независимо от способов передвижения (ходьба, бег, прыжки, ундуляция и пр.) пропорциональна весу тела  $mg$  ( $g$  — ускорение свободного падения), и силы сопротивления среды (воздуха или воды), пропорциональной импульсу, передаваемому в единицу времени молекулам среды  $\rho_0 u^2 s / 2$ , где  $\rho_0$  — плотность среды,  $s$  — эффективная поверхность соприкосновения тела со средой.

Условие сохранения энергии (мощности) при передвижении животного как целого имеет вид

$$\alpha a q = Fu \equiv \gamma m g u + \frac{c}{2} \rho_0 u^3 s, \quad (2)$$

где  $\gamma$  и  $c$  — соответственно безразмерные коэффициенты наземного сопротивления (подобно коэффициенту трения в технике) и сопротивления среды (аналогично лобовому сопротивлению). Коэффициент  $c$  зависит от определения поверхности  $s$ . Удобно ввести универсальный размер животного  $l$ , однозначно связанный с его массой  $m$ :

$$l \equiv (m/\rho)^{1/3}, \quad (3)$$

где  $\rho = 1 \text{ г/см}^3$  — средняя плотность животного. Коэффициент  $c$  будем рассчитывать при  $s = l^2$ . Последняя величина совпадает со средней проекцией животного на поверхности земли. Вводя величину основной метаболической мощности, приходящейся на единицу веса животного и имеющей размерность скорости

$$\lambda \equiv q/mg, \quad (4)$$

уравнение (2) можно переписать в виде

$$\alpha \lambda = \gamma u \left( 1 + \frac{1}{k_c^2} \frac{u^2}{gl} \right), \quad k_c^2 \equiv \frac{2\gamma\rho}{c\rho_0}. \quad (5)$$

Все три коэффициента  $\alpha$ ,  $\gamma$  и  $c$  следует рассматривать как феноменологические параметры, подлежащие экспериментальному определению<sup>2</sup>. Они, вообще говоря, могут зависеть от размера  $l$  и скорости  $u$ , например через посредство чисел Рейнольдса и Фруде ( $u^2/gl$ ). С этой точки зрения уравнения (2) и (5) могут показаться бессодержательными. Однако зависимость коэффициентов  $\alpha$ ,  $\gamma$ ,  $c$  от  $u$  и  $l$  является либо слабой, либо известной из физических или физиологических эмпирических данных. Поэтому главные зависимости от  $u$  и  $l$  выписаны в (2) и (5). Кроме того, изменения коэффициентов  $\alpha$ ,  $\gamma$ ,  $c$  ограничены физически и физиологически допустимыми пределами. В частности,  $\gamma > 0$ ,  $c > 0$ ,  $0 < \alpha < 1$ : Часть механической энергии диссипирует в теле животного, поэтому эффективность передвижения  $\alpha$  не может превосходить эффективности  $\alpha_i$  работы мышц:  $\alpha < \alpha_i$ . Максимальная эффективность работы мышц  $\alpha_{i, \max} = 0,25 \div 0,4$  (Hill, 1960; Savagna, Kaneko, 1977; Neglund et al., 1979). Являясь внутренней характеристикой передвижения,  $\alpha$  может зависеть (кроме  $l$ ) только от уровня метаболической активности  $a$ . Это свойство сохраняется для всех видов передвижения, если диссипация энергии внутри организма изменяется пропорционально внешней диссипации или мала в сравнении с последней.

По известной массе  $m$ , рабочей метаболической мощности  $aq$  при различных скоростях  $u$  можно определить из (2) только отношения коэффициентов  $\gamma/\alpha$  и  $c/\alpha$ . Для определения всех трех коэффициентов не-

<sup>2</sup> Для всех векторных величин используются только их проекции на направление передвижения.

<sup>3</sup> Эффективность  $\alpha$  передвижения центра тяжести совпадает с эффективностью механической работы, измеряемой на неподвижных эргометрах (Dickinson, 1929; Atkins, Nicholson, 1963), только если отношение диссипации внутри к диссипации вне организма одинаково в обоих случаях или мало. Например, размахивание руками при ходьбе может совершаться с высокой эффективностью механических движений, но уменьшает эффективность передвижения  $\alpha$ , не меняя при этом величины наземного сопротивления  $\gamma$ .

необходимо проделать дополнительные измерения с добавлением известной силы тяги  $\Delta F$  в правую часть (2). Тогда, измеряя приращение уровня активности  $\Delta a$ , связанное с этой силой, можно найти эффективность  $\alpha$  по формуле (Brody, 1945; Kleiber, 1961)

$$\alpha = \frac{\Delta F}{\Delta a} \cdot \frac{u}{g} \left( \text{при условии } \frac{\Delta \alpha}{\Delta a} \ll \frac{\alpha}{a} \right). \quad (6)$$

Дополнительная сила  $\Delta F$  может быть определена путем создания известной тяги, осуществляемой через упряжь.

При передвижении с ускорением и на подъемах сила тяги превышает силу сопротивления. Уравнение (2) сохраняет свой вид и в этих случаях: при простой модификации коэффициента сопротивления

$$\gamma \equiv \gamma(G, \theta) + \sin \theta + \frac{G}{g}, \quad (7)$$

где  $\theta$  — угол подъема,  $G$  — ускорение,  $\gamma(G, \theta) = -D(G, \theta)/mg$  — коэффициент, определяющий диссипацию энергии в общем случае. Сила сопротивления  $D(G, \theta)$  и  $\gamma(G, \theta)$ , вообще говоря, не совпадает с  $D(0, \theta)$  и  $\gamma(0, \theta)$ , характеризующими равномерное горизонтальное передвижение<sup>4</sup>. Поэтому при ускорениях и на подъемах для определения эффективности  $\alpha$  также необходимы дополнительные измерения с помощью упряжи. Однако в случае  $G/g \gg \gamma(G, \theta)$ , что имеет место, например, в рекордных максимальных прыжках животных (раздел 4), измерение метаболической и механической энергии прыжка достаточно для определения эффективности  $\alpha$ .

Отношение коэффициентов  $\gamma/\alpha$  и  $c/\alpha$  однозначно связано с чистой энергетической ценой передвижения  $\varepsilon$  единицы веса на единичное расстояние, равное отношению рабочей метаболической мощности передвижения  $aq$  к мощности вертикального подъема тела с той же скоростью  $mgv$  (Brody, 1945; Tucker, 1970; Кокшайский, 1970; Taylor et al., 1970). С помощью уравнений (2), (4) и (5) получаем

$$\frac{aq}{mgv} \equiv \varepsilon \equiv \frac{\lambda}{u_p} = \frac{\gamma}{\alpha} \left( 1 + \frac{1}{k_c^2} \frac{u^2}{gl} \right), \quad u_p \equiv \frac{u}{\alpha}. \quad (8)$$

Среднесуточная активность животных  $\bar{a} \sim \bar{b} \sim 1$  (Calder, 1974; King, 1974), поэтому скорость  $u_p$  близка к располагаемой животным среднесуточной скорости передвижения<sup>5</sup>.

Таким образом, энергетика передвижения может быть охарактеризована восемью независимыми переменными — четырьмя физиологическими  $\lambda, a, b, \alpha$  и четырьмя физическими  $\gamma, c, u, l$ . При фиксированных  $\alpha, \gamma, c$  и  $b$  уравнение (5) или (8) определяет функциональную зависимость  $u$  от  $a$  и  $l$ . Эмпирически установлено, что зависимость  $\lambda$  и  $\varepsilon$  от  $l$  имеет степенной вид (Brody, 1945; Hemmingen, 1960; Kleiber, 1961; Schmidt-Nielsen, 1972a, b; Fedak, Seeherman, 1979; Винберг, 1976). Следствием этого является степенная зависимость от  $l$  и всех остальных переменных<sup>6</sup>. Поэтому в дальнейшем зависимость любой переменной  $z$  от  $l$  представлена в виде

$$z = z_0 (l/l_0)^{\alpha'}, \quad l_0 = 10 \text{ см} \quad (9)$$

с указанием только размерных модулей  $z_0$ , безразмерных показателей  $\alpha'$ .

<sup>4</sup> Например, для скользящего по уклону тела сила сопротивления пропорциональна нормальной проекции веса и  $\gamma(\theta) = \gamma(0) \cos \theta$ . Для животных  $\gamma(G, \theta)$  может быть определена только эмпирически.

<sup>5</sup> В общем случае располагаемую среднесуточную скорость  $\bar{U}_p$  можно определить через полную энергетическую цену передвижения  $E = (Q - q)/mgu = (Q - q)/mg\bar{U}_p$ , где  $Q = (a + b)q$  — полная среднесуточная метаболическая мощность. Отсюда получаем  $\bar{U}_p = (a + b - 1)u / (a + b - 1)$ . При  $a \gg b - 1$ , величина  $\bar{U}_p \approx (a + b - 1)u_p \approx u_p$ . Ниже  $u_p$  (скорость при  $a = 1$ ) именуется располагаемой скоростью передвижения.

<sup>6</sup> Это проявление зависимости физиологических переменных именно от размера  $l$  (или объема)<sup>7</sup>, а не от массы тела как меры инерции и гравитации.

Тогда от отношения объема к поверхности (или к массе) 663

## 2. ПЕРЕДВИЖНИЕ В КИСЛОРОДНОМ БАЛАНСЕ

При обычных скоростях наземного передвижения  $u \ll k_c \sqrt{gl}$  сопротивление воздуха мало и формулы (5) и (8) можно переписать в виде:

$$\alpha \lambda = \gamma u_p, \quad \varepsilon \equiv \frac{\lambda}{u_p} = \frac{\gamma}{\alpha}, \quad u_p \equiv \frac{u}{a} = \frac{\alpha \lambda}{\gamma}. \quad (10)$$

Многочисленные измерения (Brody, 1945; Margaria et al., 1963; Taylor et al., 1970, 1972; Taylor, Rountree, 1973a, b; Dawson, 1976; Baudinette, 1977; Fedak, Seeherman, 1979; Thompson et al., 1980) показали, что в широкой области изменения скоростей передвижения уровень активности  $a$  увеличивается линейно с ростом  $u$  и, следовательно, величины скорости  $u_p$  и энергетической цены  $\varepsilon$  не зависят от  $u$ . Это означает также, что  $\alpha$  не зависит от  $a$  (см. рис. 3). Индекс готовности к передвижению  $b$  не коррелирует с размером (табл. 1, рис. 1). Измерения (Yousef et al., 1972; Taylor et al., 1980), по-видимому, означают постоянство  $\varepsilon$  с увеличением общей массы одних и тех же животных, переносящих дополнительные грузы<sup>7</sup>.

Эмпирические данные изменения  $\varepsilon$  (Fedak, Seeherman, 1979, табл. 1) характеризуются следующими значениями<sup>8</sup>:

$$\bar{\varepsilon}_0 = 1,1; \quad 0,6 \leq \varepsilon_0 \leq 3; \quad \varepsilon' = -0,84, \quad (11a)$$

$$2 \text{ см} \leq l \leq 50 \text{ см} \quad (10 \text{ г} \leq m \leq 100 \text{ кг}). \quad (11b)$$

Метаболическая мощность, приходящаяся на единицу веса гомойотермных животных во всей области их размеров  $1 \text{ см} \leq l \leq 6 \text{ м}$ , характеризуется величинами (Brody, 1945; Kleiber, 1961; Першин, 1979):

$$\lambda_0 = 0,35 \text{ м/с}, \quad \lambda' = -0,80. \quad (12)$$

В области изменений размеров (11b) показатели  $\varepsilon'$  (11a) и  $\lambda'$  (12) для гомойотермных неразличимы в пределах точности измерений<sup>9</sup>. Отсюда  $u_p' = \lambda' - \varepsilon' = 0$  и, следовательно,  $u_p$  является универсальной постоянной, не зависящей в области (11b) ни от скорости, ни от размеров (табл. 1, рис. 1)<sup>10</sup>:

$$\bar{u}_p = 0,3 \text{ м/с}, \quad 0,16 \text{ м/с} \leq u_p \leq 0,80 \text{ м/с} \quad (13)$$

Таким образом, среднесуточные располагаемые скорости существования  $u_p$  всех наземных животных с размерами в области (11b) одинаковы и близки к 0,3 м/с (рис. 1).

Из (10) и (11a) имеем

$$\gamma' - \alpha' = \varepsilon' = -0,84, \quad (14)$$

т. е. либо наземное сопротивление  $\gamma$ , либо эффективность  $\alpha$ , либо обе величины должны изменяться с размером в области (11b). Величина

<sup>7</sup> В этих работах эмпирически доказано равенство  $Q/m = Q_L/m_L$  при  $u = u_L$ , означающее равенство  $\varepsilon + bq/mgu = \varepsilon_L + b_L q/m_L g u$ , где индексами  $L$  снабжены соответствующие величины при наличии грузов. Это равенство удовлетворяется естественными условиями  $\varepsilon_L = \varepsilon$  и  $b_L/m_L = b/m$ . Однако метаболизм с грузом при нулевой скорости  $b_L q$  не приведен в работах, что делает неоднозначным интерпретацию результатов.

<sup>8</sup> Коэффициент сопротивления  $\gamma$  не зависит от метаболизма, поэтому совпадение значений  $\varepsilon$  для разных таксономических групп (рис. 1, табл. 1) означает, что эффективность наземного передвижения  $\alpha$  одинакова для животных равных размеров из разных таксономических групп.

На подъемах  $\varepsilon(\theta) = [\gamma(\theta) + \sin \theta] / \alpha$  (7), величина  $\mu^{-1} = [\varepsilon(\theta) - \varepsilon(0)] / \sin \theta = -\alpha^{-1} + [\gamma(\theta) - \gamma(0)] / \alpha \sin \theta \neq \alpha^{-1} \geq \alpha_{\max}^{-1}$ . Данные обзорной табл. 4 в работе Козна (Cohen et al., 1978) показывают, что  $\mu > \alpha_{\max}$  (есть значения  $\mu > 1$ , которые при  $\mu = \alpha$  нарушают закон сохранения энергии) при  $\theta > 0$ . Откуда следует, что  $\gamma(\theta) < \gamma(0)$  при  $\theta > 0$  для всех измеренных животных.

<sup>9</sup> В области размеров (11b) для млекопитающих с 30%-ной точностью можно положить показатели  $\varepsilon' = \lambda' = -1$ , что соответствует изменению полного метаболизма  $Q$  (1) пропорционально проекции тела  $l^2$ , т. е. его поверхности (Rubner, 1883), и изменению  $\varepsilon$  и  $\lambda$  пропорционально  $m^{-1/3}$  (Gold, 1973; Винберг, 1976).

<sup>10</sup> Распределение  $\varepsilon$  и  $u_p$  не является нормальным, уровень достоверности не определяется стандартным (среднеквадратичным) отклонением (с. о.). Приведено более информативное максимальное отклонение от среднего.



Таблица 1

## Наблюдаемые энергетические цены, располагаемые скорости и индексы готовности к передвижению у животных

Объект	Таксономическая принадлежность	m, г	l, см	$\lambda$ , м/с	v	$u_p$ , м/с	$\delta$	Источник
Gerrohonotus	$\Delta$ r	1,1 14	2,4	0,11	3,9	0,028	1,6	32
Sminthopsis crassicaudata	o m	1,4 15	2,5	0,80	3,3	0,24	4,9	1
Tupinambus	r	1,2 16	2,5	0,11	3,4	0,032	2,5	32
Mus musculus		1,3 21	2,8	0,97	5,7	0,17	2,0	2
Varanus sp1	r	1,4 26	3,0	0,098	3,8	0,026	2,0	32
Notomys alexis		1,4 27	3,0	0,91	4,0	0,23	2,0	3
Antechinomys spenceri	m	1,4 28	3,0	0,64	3,0	0,21	3,9	1,3
Mus musculus		1,4 30	3,1	0,89	4,5	0,20	1,7	4
Dipodomus merriami		1,4 32	3,2	0,87	2,3	0,37	2,5	5
Antechinus flavipes	m	1,5 34	3,2	0,61	3,6	0,17	5,2	1
Notomys cervinus		1,5 37	3,3	0,85	1,8	0,48	2,1	6
Dipodomus merriami		1,5 41	3,4	0,82	4,3	0,19	1,4	2
Excalfactorin chinensis	x a	1,6 42	3,4	0,81	2,5	0,33	1,5	7
Antechinus flavipes	m	1,6 48	3,6	0,56	2,7	0,21	6,2	1
Eutamias merriami		1,6 80	4,3	0,68	4,1	0,17	—	8
Ammospermophilus leucurus		1,9 86	4,4	0,67	2,9	0,23	2,8	9
Dipodomus spectabilis		2,0 100	4,6	0,64	2,1	0,30	1,6	2
Dipodomus deserti		2,0 104	4,7	0,64	1,4	0,46	3,0	5
Dasyuroides byrnei	m	2,0 115	4,9	0,44	1,7	0,25	3,6	1
Setifer setosis	□ p	2,0 120	4,9	0,22	1,4	0,16	1,0	10
Ctenosaura	r	2,0 126	5,0	0,070	2,2	0,032	2,8	32
Varanus sp2	r	2,0 145	5,3	0,068	2,6	0,026	2,6	32
Colinus virginianus	a	2,2 194	5,8	0,54	1,9	0,28	1,5	7
Citellus tridecemlineatus		2,3 205	5,9	0,53	1,3	0,40	2,2	11
Varanus sp1	r	2,3 230	6,1	0,061	2,5	0,024	1,2	32
Citellus tereticaudus		2,3 236	6,2	0,51	1,3	0,38	1,4	2
Tamiasciurus hudsonicus		2,3 252	6,3	0,50	1,6	0,32	2,6	12
Geococcyx californianus	a	2,3 285	6,6	0,49	1,2	0,40	2,6	11
Rattus norvegicus		2,3 384	7,3	0,45	2,1	0,21	1,9	2
Alectoris graeca	a	2,5 489	7,9	0,42	1,4	0,30	2,0	7
Varanus sp2	r	2,5 630	8,6	0,049	1,1	0,045	3,2	32
Tenreo ecaudatus	p	2,5 675	8,8	0,22	1,2	0,18	1,0	10
Nycticebus coucang		2,9 880	9,6	0,36	1,4	0,26	1,6	13
Erinaceus europaeus	p	3,0 1050	10	0,26	0,94	0,28	1,0	10
Bettonia penicillata	m	3,0 1100	10	0,24	0,80	0,29	4,3	5
Dasyurus viverrinus	m	3,0 1200	10	0,24	0,88	0,29	5,6	1
Tupinambus	r	3,0 1200	11	0,043	0,72	0,060	4,0	32
Numida meleagris	a	3,0 1200	11	0,32	0,96	0,33	2,5	7
Eudypfula albosignata	a	3,0 1200	11	0,34	2,3	0,30	2,1	31
Nycticebus coucang		3,0 1550	12	0,30	1,4	0,21	1,1	13
Tachyglossus aculeatus	f	3,0 1690	12	0,18	0,92	0,19	1,0	18
Canis familiaris		3,0 2600	14	0,27	0,74	0,38	1,6	2
Didelphus virginiana	m	3,0 2700	14	0,19	0,77	0,25	2,0	10
Canis familiaris		3,0 3000	14	0,27	0,45	0,60	2,1	4
Setonix brachyurus	m	3,0 3000	14	0,19	0,80	0,22	7,3	5
Pedetes capensis		3,0 3000	14	0,26	0,70	0,35	4,8	5
Cebus capucinus		3,0 3040	15	0,25	0,63	0,40	3,4	6
Tachyglossus aculeatus	□ f	3,0 530	15	0,15	0,76	0,20	1,0	18
Anser anser	a	3,0 3800	16	0,24	1,5	0,16	1,2	7
Atels geoffrogi		3,0 3800	16	0,24	0,76	0,31	2,0	13
Pygoscelis adeliae	a	3,0 3900	16	0,25	1,56	0,16	2,3	31
Atels geoffrogi, брахиация		3,0 4100	16	0,24	1,0	0,24	2,3	13
Atels belzebuth, брахиация		3,0 4100	16	0,24	1,2	0,20	2,6	13
Meleagris gallopavo	a	3,0 3400	16	0,24	0,84	0,29	1,5	7
Tachyglossus aculeatus	□ f	3,0 5040	17	0,14	0,62	0,23	1,4	10,18
Lycan pictus		3,0 9000	21	0,19	0,61	0,31	2,4	14
Canis familiaris		4,0 12800	23	0,18	0,36	0,49	1,7	17,19
Paui troglodytes		4,0 17500	26	0,16	0,48	0,33	3,0	4,16
Canis familiaris		4,0 18000	26	0,16	0,35	0,46	2,3	2
Megaleia rufa, пентапедализм	m	4,0 18000	26	0,11	1,4	0,08	1,25	20
Megaleia rufa, прыжки (u = 5,6 м/с)	m	4,0 18000	26	0,11	(0,36)	(0,44)	—	20
Aptenodytes forsteri	a	4,3 21000	28	0,15	0,88	0,17	1,7	31
Rhea americana	a	4,3 22000	28	0,15	0,70	0,21	1,5	7,21
Gazella gazella		4,3 23000	28	0,15	0,33	0,50	1,9	22

Таблица 1 (продолжение)

Объект	Таксономическая принадлежность	m, г	l, см	λ, м/с	v	u <sub>p</sub> , м/с	b	Источ-ник
Capra hircus	4.45	28 000	31	0,14	0,37	0,39	1,2	22, 23
Felis leo (u = 2,2 м/с)	4.48	30 000	31	0,14	(0,67)	(0,21)	—	4
Ovis ovis	—	30 000	31	0,14	0,29	0,48	—	18, 25
Acinonyx jubutus	4.53	34 000	32	0,1	0,29	0,42	3,3	22, 23
Ovis ovis	4.61	40 800	34	0,13	0,23	0,57	—	19, 26
Acinonyx jubutus	4.64	44 000	35	0,13	0,29	0,42	3,3	22, 23
Acinonyx jubutus, спринт, a=100, u <sub>max</sub> =25 м/с	—	44 000	35	0,13	0,50	0,25	—	23
Cervus canadensis nelsoni	4.68	48 000	36	0,12	0,45	0,28	1,7	27
Felis leo (u=2,4 м/с)	4.74	55 000	38	0,12	(0,72)	(0,17)	4,3	24
Homo sapiens, ходьба, твердая дорога	4.85	70 000	41	0,11	0,20	0,55	1,4	28
Homo sapiens, ходьба, твердая дорога	—	70 000	41	0,11	0,21	0,52	1,4	19
Homo sapiens, ходьба, сухая тундра	—	70 000	41	0,11	0,33	0,33	1,5	19
Homo sapiens, стайерский бег, атлет	—	70 000	41	0,11	0,37	0,30	1,0	19
Homo sapiens, стайерский бег, неатлет	—	70 000	41	0,11	0,44	0,25	1,5	28
Homo sapiens, рекордный спринтерский бег, a=100, u <sub>max</sub> =10 м/с	—	70 000	41	0,11	1,1	0,10	—	29
Rangifer ta- твердый грунт	4.96	92 000	45	0,10	0,20	0,50	2,3	19
gandus gro- сухая тундра	—	92 000	45	0,10	0,23	0,43	2,3	19
enlandicus влажная тундра	—	92 000	45	0,10	0,28	0,37	2,9	19
Struthio camelus	5. a 01	103 000	47	0,10	0,22	0,45	1,9	11
Equus caballus, пони, шаг	5. 03	107 000	48	0,10	0,18	0,56	1,2	11
Equus caballus, пони, бег	—	107 000	48	0,10	0,30	0,26	1,0	11
Equus asinus	5. 20	253 000	63	0,080	0,10	0,80	—	19, 30
Equus caballus, пони	—	270 000	65	0,078	0,16	0,49	1,2	29
Bos taurus, корова	5. 65	450 000	77	0,067	0,19	0,36	1,1	29
Equus caballus, першерон	5. 83	680 000	88	0,061	0,16	0,38	1,2	29
Bizon americanus	6. 17	1,5 · 10 <sup>6</sup>	114	0,050	0,16	0,31	1	33
Loxodonta africana	6. 7	5 · 10 <sup>6</sup>	170	0,036	0,16	0,23	1	33
Elephas meridionalis	7. 1	13 · 10 <sup>6</sup>	240	0,027	0,16	0,17	1	33
Dinosauria	7. 2	20 · 10 <sup>6</sup>	360	0,024	0,16	0,128	1	33
Valgathibezium	7. 3	30 · 10 <sup>6</sup>	370	0,024	0,16	0,15	1	33

Примечание. r — рептилии, a — птицы, t — однопроходные, m — сумчатые, p — примитивные плацентарные млекопитающие (насекомоядные), остальные — плацентарные.  $i \equiv (m/\rho)^{1/3}$ ,  $\lambda = q/mg$ ,  $\Delta(u) = Q(u)/mg$ ,  $q$  и  $Q(u)$  — основная и полная (при передвижении со скоростью  $u$ ) метаболические мощности.  $v \equiv [\Delta(u) - \Delta(0)]/u$ ,  $u_p \equiv \lambda/v$ ,  $b \equiv \Delta(0)/\lambda$ . Для рептилий (20° С):  $\lambda = \lambda_0(m/m_0)^{2/3}$ ,  $\lambda_0 = 0,20$  м/с,  $\lambda' = -0,65$  (Дольник, 1978). Для плацентарных  $\lambda$  вычислено по формуле (12). Для сумчатых (m)  $\lambda$  в (12) уменьшено в 1,5 раза (McMillan, Nelson, 1969), для однопроходных (t) — в 1,7 раза (Edmeades, Baudinette, 1975). Для насекомоядных (p) значение  $\lambda$  в таблице вычислено при  $b=1$ . Чистая энергетическая цена передвижения  $v$  и  $\Delta(0)$  совпадают с наклоном и  $y$ -пересечением линии  $\Delta(u) = \Delta(0) + v u \equiv y$ , только если  $v$  не зависит от  $u$ . В случаях  $v = v(u)$  (F. leo, M. rufa) в графиках  $v$  и  $u_p$  в скобках приведены полные величины  $E = \Delta(u)/u$  и  $U_p = \lambda/E$  и в первой графе указаны скорости  $u$ ; для спринтерских скоростей при  $a = u/u_p \gg b$  полные и чистые величины совпадают. Для пони и першерона измерена эффективность передвижения  $\alpha = 0,25$  (Brody, 1945). Измерения на уклонах и силовых платформах (работы 4, 12, 19, 26, 27; Heglund et al., 1979) не определяют эффективностей передвижения. Связь величин, приходящихся на единицу веса:  $\lambda = Q/mg$ ,  $v = q/mg$ ,  $v = q/mg u$ , с величинами, приходящимися на единицу массы:  $Q/m$ ,  $q/m$ ,  $q/mu$ , определяется соотношением  $g = 9,8$  м/с<sup>2</sup> = 9,8 Дж/кг·м; 1 мл O<sub>2</sub>/г·ч соответствует 0,57 м/с для  $\lambda$ , 1 мл O<sub>2</sub>/г·км соответствует 2,05 безразмерным единицам для  $v$ .

Источники: 1. Baudinette et al., 1976a; 2. Taylor et al., 1970; 3. Baudinette et al., 1976b; 4. Taylor et al., 1972; 5. Thompson et al., 1980; 6. Dawson, 1976; 7. Fedak, et al., 1974; 8. Wunder, 1970; 9. Yousef et al., 1973; 10. Grompton et al., 1978; 11. Fedak, Secherman, 1979; 12. Wunder, Morrison, 1974; 13. Parsons, Taylor, 1977; 14. Taylor et al., 1971a; 15. Baudinette, 1977; 16. Taylor et al., 1973b; 17. Raab et al., 1976; 18. Edmeades, Baudinette, 1975; 19. White, Yousef, 1978; 20. Dawson, Taylor, 1973; 21. Taylor et al., 1971b; 22. Taylor et al., 1974; 23. Taylor, Rowntree, 1973a; 24. Chassin et al., 1976; 25. Farel et al., 1972; 26. Clapperton, 1964; 27. Cohen et al., 1978; 28. Margarita et al., 1963; 29. Brody, 1945; 30. Yousef et al., 1972; 31. Pinshov et al., 1977; 32. Bakker, 1972; 33. Расчет автора.

Параметры степенных формул:  $\bar{z} = z_0(m/m_0)^{2/3}$ ,  $m_0 = 1$  кг,  $z = v$ ,  $b$ ,  $u_p$ , полученные методом наименьших квадратов из табл. 1. Все точки (A—г+а+т+п+т+р+е):  $\bar{z}_0 = 1,14 \pm 0,047$ ,  $v'/3 = -0,30 \pm 0,013$ ,  $n = 89$ ,  $r^2 = 0,85$  (Fedak, Secherman, 1979) получили для гомеотермных и рептилий:  $\bar{z}_0 = 1,1$ ,  $v'/3 = -0,28$ ,  $n = 63$ ,  $r^2 = 0,84$ . Все точки без рептилий (A—г):  $u_{p0} = (0,28 \pm 0,013)$  м/с,  $u_p'/3 = 0,048 \pm 0,015$ ,  $n = 81$ ,  $r^2 = 0,10$ . Все точки без сумчатых (A—т):  $b_0 = 1,9 \pm 0,090$ ,  $b'/3 = -0,018 \pm 0,016$ ,  $n = 71$ ,  $r^2 = 0,019$ . Плацентарные (e):  $e_0 = 1,12 \pm 0,062$ ,  $e'/3 = -0,32 \pm 0,016$ ,  $n = 50$ ,  $r^2 = 0,90$ ;  $b_0 = 2,0 \pm 0,13$ ,  $b'/3 = -0,028 \pm 0,018$ ,  $n = 45$ ,  $r^2 = 0,048$ ;  $u_p \equiv \lambda/v$ . Сумчатые (т):  $e_0 = 0,97 \pm 0,042$ ,  $e'/3 = -0,32 \pm 0,017$ ,  $n = 10$ ,  $r^2 = 0,97$ ;  $b_0 = 4,3 \pm 0,73$ ,  $b'/3 = -0,029 \pm 0,065$ ,  $n = 9$ ,  $r^2 = 0,026$ . Ежи и ехидны (р+т):  $e_0 = 0,97 \pm 0,092$ ,  $e'/3 = -0,21 \pm 0,077$ ,  $n = 6$ ,  $r^2 = -0,91$ ;  $u_{p0} = (0,20 \pm 0,013)$  м/с,  $u_p'/3 = 0,080 \pm 0,050$ ,  $n = 6$ ,  $r^2 = 0,29$  (объединены в силу близости значений  $\lambda$ ,  $v$ ,  $b$ ). Птицы (а):  $e_0 = 1,35 \pm 0,17$ ,  $e'/3 = -0,24 \pm 0,055$ ,  $n = 12$ ,  $r^2 = 0,66$ ;  $b_0 = 1,8 \pm 0,14$ ,  $b'/3 = -0,010 \pm 0,034$ ,  $n = 12$ ,  $r^2 = 0,95$ . Рептилии (г):  $e_0 = 1,0 \pm 0,14$ ,  $e'/3 = -0,34 \pm 0,057$ ,  $n = 8$ ,  $r^2 = 0,85$ ;  $b_0 = 3,0 \pm 0,67$ ;  $b'/3 = 0,12 \pm 0,081$ ,  $n = 8$ ,  $r^2 = 0,26$ ;  $u_{p0} = (0,043 \pm 0,0066)$  м/с,  $u_p'/3 = 0,12 \pm 0,057$ ,  $n = 8$ ,  $r^2 = 0,42$  (20° С). Погрешности величин равны стандартным отклонениям,  $r^2$  вычислен для  $\lg(z/z_0)$  и  $\lg(m/m_0)$ .

земного транспорта и незначительно уступают лишь рельсовому транспорту. Нижняя граница полосы зависимости  $\epsilon$  от  $l$  при  $\epsilon_0 = 0,6$  (рис. 1) пересекает линию  $\epsilon_{\min}$  (15) вблизи  $m \approx 100$  кг. Дальнейшее уменьшение  $\epsilon$  прекращается, а скорость  $u_p = \lambda/\epsilon_{\min}$  начинает уменьшаться по закону (9) с наклоном  $u_p' = \lambda'$  (12) (рис. 1).

Остается невыясненным вопрос: что же меняется в области (11б) —  $\gamma$  или  $\alpha$ ? Точный ответ могут дать только правильные измерения эффективности  $\alpha$  у животных с размерами в области (11б). При изменении только  $\gamma$  и при постоянном  $\alpha$  (15) для животных с  $m \sim 10$  г наземное сопротивление  $\gamma$  превышало бы единицу и мощность горизонтального перемещения сравнивалась бы с мощностью вертикального подъема с той же скоростью, что мало правдоподобно<sup>11</sup>. Естественно поэтому предположить, что главная часть изменения  $\epsilon$  с размером обусловлена изменением эффективности  $\alpha$ , которая должна уменьшаться до величин  $\sim 1\%$  при  $m \sim 10$  г. Вариации же  $\epsilon$  при фиксированном размере (11а) определяются вариацией  $\gamma$  у различных животных в естественных пределах:

$$0,04 = \gamma_{\min} \leq \gamma \leq 0,1; \quad \bar{\gamma} \approx 0,05, \quad (16)$$

которые определяют также характерные величины коэффициентов трения в технике<sup>12</sup>.

Такое предположение означает, что величина  $\alpha\lambda = \gamma u_p = 0,02$  м/с не зависит от размеров, т. е. механическая мощность передвижения единицы массы тела одинакова для животных всех размеров с  $m \leq 100$  кг, несмотря на уменьшение метаболизма в единице объема  $\lambda$  с ростом размеров. Подобное предположение многократно высказывалось в литературе (Шулейкин, 1953; Heglund et al., 1979; Taylor et al., 1980). Для животных с большей массой, у которых  $\alpha = \alpha_{\max}$ ,  $\alpha\lambda$  уменьшается пропорционально  $\lambda$  (12).

Аргументы в пользу независимости наземного сопротивления  $\gamma$  от размеров и ограниченности его вариации в пределах (16) можно получить также из рассмотрения максимальных скоростей передвижения животных разных размеров.

### 3. МАКСИМАЛЬНЫЕ СКОРОСТИ НАЗЕМНОГО ПЕРЕДВИЖЕНИЯ

При обычных скоростях передвижения наземных животных сопротивлением воздуха можно пренебречь, и, следовательно, в этом приближении тело могло бы без затраты энергии двигаться неограниченно долго в отсутствие гравитации. Функция ног при этих скоростях заключается в предотвращении падения тела на землю (но не в продвижении тела вперед). Затраты энергии требует диссипация энергии, связанная с остановкой конечностей при соприкосновении с грунтом и ускорением их до прежней скорости в толчке<sup>13</sup>. Колебание конечностей в поле тяже-

<sup>11</sup> Для мелких беспозвоночных, как следует из оценок по наблюдаемым скоростям передвижения  $u \sim u_p$  по формуле  $\epsilon = \lambda/u_p$  (10), а также из прямых измерений (Deppu, 1980), значения  $\epsilon$  достигают 100, т. е. при  $\alpha \sim 0,25$  величина  $\gamma$  была бы порядка 25 и животное при горизонтальном передвижении могло бы поднимать грузы в десятки раз больше массы тела без дополнительных усилий, что с очевидностью невозможно.

<sup>12</sup> Для змей в природных условиях  $\gamma \approx 0,2-0,6$  (Gray, Lissmann, 1950).  
<sup>13</sup> Диссипация энергии, связанная с затуханием воли деформации грунта, имеет место и при отсутствии проскальзывания стопы. При передвижении с постоянной средней скоростью суммарная средняя сила, действующая на тело, равна нулю — средняя сила тяги компенсируется противоположно направленной средней силой сопротивления. Механическая мощность, развиваемая телом, равна произведению средней силы тяги (или равной ей по величине средней силы сопротивления) на среднюю скорость передвижения. В каждом цикле движения конечности неизбежно происходит ускорение центра масс и сдвиг его положения в поле тяжести. Разность величин скорости  $u$  и положения центра тяжести  $h$  между их максимальными и минимальными значениями в каждом шаговом цикле с длительностью  $\Delta t$  связана с несинхронным изменением силы тяги и силы сопротивления и может быть измерена непосредственно или с помощью уравнений Ньютона ( $F + D = m\dot{u}$ ) на силовых платформах. Соответствующее изменение энергии  $\Delta A = m(g\Delta h + \Delta u^2/2)$ , которое часто называют «внешней работой» (Fenn,



направление  $g_M$  — и  $g_M$  (эмпирическая зависимость)  $g_M$  мин., что  $\theta \rightarrow g/g_M \rightarrow 0$

сти при расслабленных мышцах совершается с резонансной частотой  $\nu_r = (2\pi)^{-1} (g/l)^{1/2}$ , где  $l$  — длина от точки подвески конечностей до ее центра масс. В большинстве случаев эта длина близка к универсальной длине (3), и в дальнейшем обе длины полагаются совпадающими. С ростом мышечного натяжения увеличивается эффективное ускорение, действующее на конечности, и резонансная частота колебаний возрастает. Записывая эффективное ускорение в виде суммы ускорения в поле тяжести  $g$  и ускорения  $g_M$  генерируемого мышечным натяжением, можно представить резонансную частоту  $\nu_r$  в виде:

$$\nu_r \equiv \frac{1}{2\pi} \sqrt{\frac{G}{l}}, \quad G \equiv g + g_M. \quad (17)$$

Ускорение  $G$  должно определяться экспериментально и может зависеть от  $l$  (Greenewalt, 1960).

Эмпирически установлено, что для всех животных частота  $\nu_r$  возрастает в 2—3 раза с увеличением скорости передвижения, достигает максимального значения, после чего перестает увеличиваться. Эмпирическая зависимость максимальной частоты  $\nu_{r \max}$  от размеров животных описывается выражением (Heglund et al., 1974; Dawson, 1976; Chassin et al., 1976; Baudinette, 1977; Alexander et al., 1977; Maloij et al., 1979):

$$\nu_{r \max} = \frac{1}{2\pi} \sqrt{\frac{G_{\max}}{l}}, \quad G_{\max 0} = 5,2 g, \quad G_{\max} = 0,00 \pm \text{с. о. } 0,15. \quad (18)$$

Среднеквадратичное отклонение (с. о.)  $G'_{\max}$  вычислено автором по совокупности данных цитируемых работ. Из (18) видно, что  $G_{\max}$  можно рассматривать как физиологическую характеристику наземного передвижения, не зависящую от размеров животных. Отметим, что в полете  $G' = -1,3$  (Greenewalt, 1960). Величина  $G'$  может быть представлена в виде (McMahon, 1975):  $G' = E' + 1 + 2l'_1 - 4l'_2$ , где  $E'$  — модуль упругости мышц (наклон кривой напряжение — деформация),  $l'_1$  и  $l'_2$  — продольный и поперечный размеры конечностей,  $l'_1 + 2l'_2 = 3$ . В полете (колебания параллельны силе тяжести) при  $E' = 0$  и  $G' \approx -1$  имеем геометрическое подобие:  $l'_1 = l'_2 = 1$ ; для наземного передвижения (колебания перпендикулярны силе тяжести) при  $E' = 0$  и  $G' = 0$  (18) имеем  $l'_1 = 1/4$ ,  $l'_2 = 7/8$  (при упругом подобии (McMahon, 1975) и  $E' = 0$  имеем:  $3l'_1 = 2l'_2$ ,  $l'_1 = 2/3$ ,  $l'_2 = 1/3$  и  $G' = 1/4$ ).

механической

Общее выражение зависимости коэффициента полной диссипационной энергии внутри и вне организма  $\gamma_i$  от скорости при равномерном горизонтальном передвижении можно написать в виде<sup>14</sup>:

$$\gamma_i = \gamma + \gamma_i, \quad \gamma = \gamma_1 + \gamma_2 \frac{x - x_W}{8k^2} \vartheta(x - x_W), \quad \gamma_i = \gamma_3 \frac{|k^2 - k_r^2|}{x^2},$$

1930a, b; Savagna et al., 1963, 1964; Savagna, 1975; Savagna, Kaneko, 1977; Heglund et al., 1979), может в значительной степени производиться за счет энергии упругих деформаций тела и грунта, накопленных в предыдущем цикле. Величина «внешней мощности»  $\Delta A/\Delta t$  может быть как больше, так и меньше механической мощности передвижения, а отношение «внешней мощности» к рабочей метаболической мощности в общем случае не совпадает с эффективностью передвижения  $\alpha$ . Относительные изменения скорости и положения центра тяжести уменьшаются по закону  $1/\sqrt{N}$ , где  $N$  — число ног. В предельном случае  $N \rightarrow \infty$  (ползущая змея или улитка, едущий велосипедист или автомобиль) эти изменения (т. е. «внешняя работа») отсутствуют и сила тяги в каждый момент совпадает с силой сопротивления. Среднее значение «внешней работы» равно нулю по определению при любом равномерном и горизонтальном (в среднем) передвижении. В этом случае измерение механической мощности передвижения возможно только путем измерения диссипации энергии вне организма (например, в шинах и на дороге).

<sup>14</sup> Приравнивая известное выражение для амплитуды вынужденных колебаний осциллятора величине  $l$ , получим  $\gamma_i = F_i/mg = \gamma_3 x^{-2} [(k^2 - k_r^2)^2 + 4k^2 k_r^2 \delta_i^2]^{1/2}$ , где  $F_i$  — вынуждающая колебания сила,  $\gamma_3 = m_k/m$ ,  $m_k$  — масса конечностей,  $\delta_i$  — коэффициент затухания колебаний, определяющий диссипацию энергии в осцилляторе. В приближении малых  $\delta_i$  получаем значение  $\gamma_i$  в (19). Основная часть внутренней диссипации энергии ( $F_i$ ) происходит в системе, генерирующей силу  $F_i$ , а не в осцилляторе!

$$k \equiv \frac{u}{\sqrt{gl}} = \frac{vL}{\sqrt{gl}}, \quad k_r \equiv \frac{v_r L}{\sqrt{gl}} = \frac{1}{2\pi} \sqrt{\frac{G}{g}} x, \quad (19)$$

$$x \equiv \frac{L}{l}, \quad x_w \equiv \frac{L_w}{l}, \quad \theta(z) \equiv \begin{cases} 1, & z > 0 \\ 0, & z < 0 \end{cases}$$

где  $\gamma$  и  $\gamma_i$  — коэффициенты диссипации энергии вне и внутри организма соответственно,  $L$  — переменная длина шага (расстояние между двумя ближайшими следами одной и той же конечности),  $L_w$  — максимальная длина шага без потери контакта с землей,  $k_r$  — резонансное значение числа Фруде  $k$  при  $u = Lv_r$  (18),  $\theta(z)$  — ступенчатая функция.

Константы  $\gamma_i$  зависят от числа ног и состояния грунта и не зависят от  $l$  и  $u$ ;  $\gamma_1$  описывает внешнюю диссипацию энергии без учета потери контакта с землей;  $\gamma_2$  описывает диссипацию энергии свободного падения при потере контакта с землей в беге,  $1 \geq \gamma_2 \geq 0$ ,  $\gamma_2 = 1$  при полностью неупругом и  $\gamma_2 = 0$  при абсолютно упругом падении;  $\gamma_3$  связана с диссипацией механической энергии внутри организма при выходе из резонансного режима<sup>15</sup>. При передвижении бипедов и квадрупедов по твердому грунту, по-видимому, все  $\gamma_i \leq 0,1$ .

В резонансном режиме энергия колебаний конечностей может поддерживаться незначительной мощностью. При фиксированной частоте увеличение скорости возможно за счет увеличения длины шага. Предельная длина шага  $L_w$  без отрыва от земли ограничена размерами животного. Эмпирическая зависимость  $L_w$  от  $l$  имеет вид:<sup>16</sup>

$$L_w = x_w l; \quad x_w = 3,5; \quad x'_w = 0,14; \quad l_0 = 10 \text{ см.} \quad (20)$$

Отклонение от линейной зависимости за счет нарушения геометрического подобия ( $x'_w \neq 0$ ) невелико и, по-видимому, лежит в пределах точности измерений. После достижения максимальной величины шага и максимальной резонансной частоты колебания конечностей дальнейшее увеличение скорости передвижения без потери контакта с землей возможно только с выходом из резонансного режима, сопровождаемого быстрым ростом энергозатрат за счет увеличения третьего члена в (19). Более выгодным становится бег с увеличением длины шага за счет отрыва от земли при сохранении резонансного режима колебаний. На лыжах и коньках увеличение длины шага достигается за счет скольжения без отрыва от земли.

Таким образом, наличие резонансного режима  $k = k_r$  приводит к трем различным типам передвижения: 1) ходьба с расслабленными мышцами  $G = g$ , собственная частота (17) определяется частотой свободных колебаний в поле тяжести. Максимальная скорость ходьбы при  $L = L_w$  равна (рис. 2, Дольник, 1978):

$$u_w = k_w \sqrt{gl}, \quad k_w \equiv \frac{1}{2\pi} x_w \simeq \frac{1}{2}, \quad k'_w = x'_w = 0,14; \quad (21)$$

2) быстрая ходьба (рысь) с ростом собственной частоты колебаний путем увеличения мышечного ускорения  $g_m$ . Максимальная скорость быстрой ходьбы достигается при  $G = G_{\max}$  и равна (рис. 2)<sup>16</sup>:

$$u_T = k_T \sqrt{gl}, \quad k_T = \frac{1}{2\pi} \sqrt{\frac{G_{\max}}{g}} x_w \simeq 2,3 k_w, \quad k'_T = x'_T = 0,14; \quad (22)$$

<sup>15</sup> Величина  $\varepsilon = \gamma/\alpha = \gamma_i/\alpha_i$ ,  $\alpha_i$  — эффективность работы мышц,  $\alpha_i \geq \alpha$ . Второй член (19) может объяснить отклонение от линейной зависимости уровня активности  $a$  (10) от скорости  $u$  в ряде работ (Margarita et al., 1963; Dawson, 1976; Dawson, Taylor, 1973; Chassin et al., 1976). У большинства животных  $\varepsilon$  и, следовательно,  $\gamma$  и  $\alpha$  не зависят от скорости. Это означает, что передвижение происходит: 1) в резонансном режиме, т. е.  $\gamma_i \ll \gamma$ , 2) второй член  $\gamma$  (19) всегда меньше первого. При больших  $x \gg x_w$  второй член  $\gamma$  (19) равен  $\gamma_2/x$  и убывает с ростом  $x$ . Поэтому главным членом в  $\gamma_i$  является не зависящий от скорости член  $\gamma_1$ .

<sup>16</sup> Отличие от нуля показателей  $k_w' = k_T' = x_w'$  малодостоверно, ибо основано на немногочисленных эмпирических данных одной работы (Heglund et al., 1974).

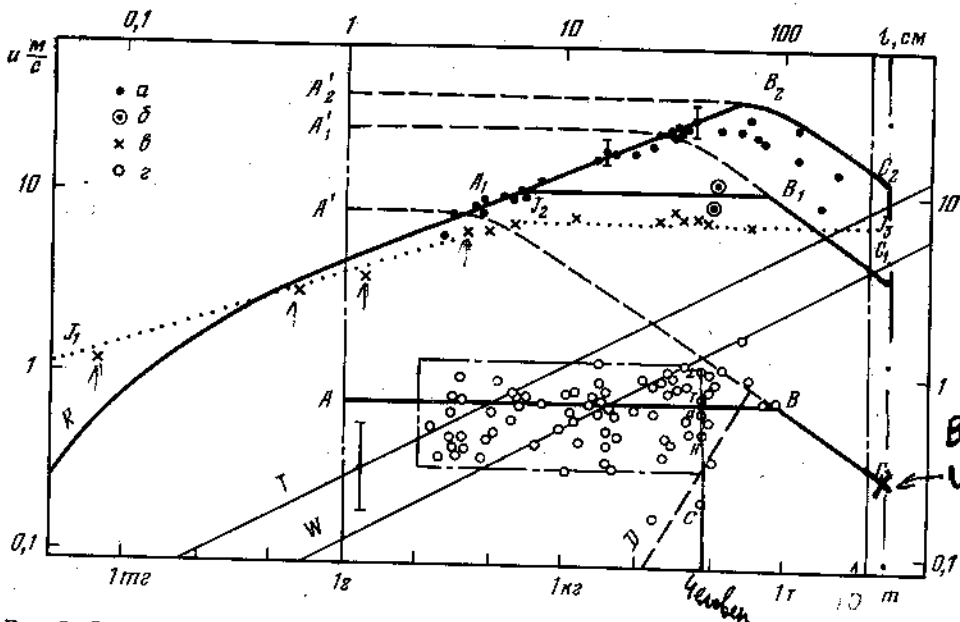


Рис. 2. Скорости передвижения животных разных размеров. Обозначения:  $u$  — скорость (м/с),  $m$  — масса тела (г),  $l = (m/\rho)^{1/3}$  — размер (см). Сплошные толстые линии:  $RA_1B_2C_2$  — максимальные скорости передвижения по твердому грунту (23) (загиб линии слева связан с изменением коэффициента сопротивления воздуха  $c$  (2) при малых числах Рейнольдса, справа ( $B_2C_2$ ) — с ограниченностью максимальных метаболических мощностей в кислородной задолженности);  $A_1B_1C_1$  — наблюдаемые максимальные скорости передвижения гомойотермных животных в кислородном балансе ( $a \approx 30$ ),  $ABC$  — наблюдаемые среднесуточные скорости  $2 u_p$  передвижения гомойотермных животных (табл. 1). Тонкие сплошные линии:  $W$  — максимальная скорость ходьбы при собственной частоте колебаний конечностей в поле тяжести (21),  $T$  — максимальная скорость передвижения без потери контакта с землей с максимально наблюдаемой частотой колебаний конечностей (22). Штриховые линии — физически допустимые скорости передвижения при максимальной эффективности передвижения  $\alpha = 0,25$  (5);  $A'BC$  — среднесуточные скорости гомойотермных,  $A'_1B'_1C'_1$  — максимальные скорости гомойотермных, развиваемые в кислородном балансе,  $A'_2B'_2C'_2$  — то же в кислородной задолженности, в горизонтальных участках линий сопротивление воздуха превосходит наземное сопротивление (5).  $D$  — минимальная скорость, необходимая для обхода территории растительоядных млекопитающих (подробно см. подпись к рис. 1). Штрихпунктирные линии — границы разброса эмпирически наблюдаемых значений  $2 u_p$  и пределы размеров гомойотермных суши. Пунктирная линия: максимальные скорости  $u_j$  отрыва в прыжках животных  $u_j = u_{j0} (l/l_0) u_j'$ ,  $u_{j0} = 6,7$  м/с,  $J_1 J_2 : u_j' = 1/3$ ,  $J_2 J_3 : u_j' = 0$ . Область: между линиями  $RA_1B_2C_2$  и  $T$  — бег с потерей контакта с землей (галоп), между линиями  $T$  и  $W$  — передвижения без потери контакта с землей (ходьба, рысь и пр.), область ниже линии  $RA_1B_1C_1$  — передвижение гомойотермных в кислородном балансе,  $A_1B_2C_2C_2B_1A_1$  — передвижение гомойотермных в кислородной задолженности. Эмпирические данные:  $a$  — максимальные скорости бега (табл. 2),  $b$  — максимальные скорости бега в кислородном балансе (страус, пони — Fedak, Seeherman, 1979),  $v$  — максимальные скорости отрыва в прыжках (табл. 3),  $z$  — предполагаемые среднесуточные скорости передвижения  $2 u_p$  (табл. 1); точки  $x, t, a, n, c$  — то же, что на рис. 1

3) бег (галоп) с увеличением длины шага  $L$  путем отрыва от земли с сохранением максимальной резонансной частоты (1) при  $G = G_{\max}$ .

Так как  $\gamma$  (19) в резонансном режиме не растет со скоростью, скорость бега в отсутствие сопротивления воздуха лимитировалась бы только предельными значениями уровня активности  $a$  и составляла бы для всех животных величину  $a_{\max} u_{pr}$ , т. е. была бы одинаковой для животных с массой  $m < 100$  кг и уменьшалась бы вместе с  $u_{pr}$  при  $m > 100$  кг<sup>17</sup>. Относительный вклад сопротивления воздуха квадратично

<sup>17</sup> Для рептилий  $u_{pr} \approx \lambda_r / e = 3$  см/с,  $u_{r\max} = a_{1\max} u_{pr} \sim 1$  м/с ( $\lambda_{r0} = 4$  см/с,  $\lambda_r' \approx \approx -0,7$  (Дольник, 1978),  $a_{1\max} = 30$ , рис. 1). Этот же порядок величины имеет скорость вертикального подъема гомойотермных в кислородном балансе ( $\gamma = 1$ ):  $u_{\max \perp} = a_{1\max} u_{r\perp} \approx 0,6$  м/с,  $u_{r\perp} = \alpha \lambda = 2$  см/с. При таких скоростях сопротивление воздуха в (5), (8) мало для любых размеров (рис. 2). В пределах точности измерений  $u'_{pr}$ , так же как и  $u'_{r\perp}$ , неотличима от нуля. Это соответствует независимости  $u_{r\max}$  и  $u_{\max \perp}$  от размеров (Сухоплов, 1968).

Наблюдаемые максимальные рекордные скорости передвижения животных разных размеров

Объект	$m_c$ $l_0(m/m_0)$	$m$ , кг	$l$ $l_0$	$u_{\max}$ , м/с	Источник	$\gamma$ $\gamma_k$	
Pygerethmus platyurus	2,40	0,025	0,29	5,3	9,9	1, 2a	1,0
Allactagulus acantion	2,48	0,030	0,88	7,6	13,8	1, 2a	1,14
Allactaga elater	2,78	0,060	0,92	8,3	13,4	1, 2a	1,13
Allactaga bobrinski	—	0,060	0,93	8,5	13,4	1, 2a	1,14
Eremodipus lichtensfeini	2,51	0,080	0,86	7,3	11,2	1, 2a	1,05
Dipus sagitta	1,18	0,150	0,91	8,1	11,2	1, 2a	1,10
Jaculus turkmenicus	—	0,150	0,96	9,2	12,7	1, 2a	1,10
Peradipus ctenodactylus	1,30	0,200	0,94	8,8	11,8	1, 2a	1,06
Allactaga severtzovi	1,40	0,250	1,0	10,0	12,7	1, 2a	1,10
Allactaga jaculus	1,70	0,500	1,08	12,0	13,0	2	1,13
Lepus timidus	0,48	3	1,14	14	14	2	1,07
Vulpes vulpes	0,60	4	1,13	13—20	13,2	2a, 3, 4, 5	1,14
Lepus europaeus	0,70	5	1,23	17	13,2	2	1,12
Canis grajus, гончая	0,85	9	1,18	15	13,2	3	1,02
Megaleia rufa	1,25	18	1,25	18	11,2	6	1,09
Canis grajus, борзая тазы	1,30	20	1,3	20	12,2	2a	1,09
Gazella subgutturosa	1,48	30	1,32	21	12,2	2	1,09
Gazella gutturosa	—	30	1,34	22	12,2	2	1,10
Canis grajus, русская борзая	1,64	35	—	22	12,3	2a, 3	1,09
Saiga tatarica	—	35	—	22	12,3	2a	1,10
Struthio camelus	1,60	40	1,36	23	12,0	3, 7	1,10
Acinonyx guttatus	1,70	50	1,4	22—30	14	3, 8, 9, 10	1,16
Equus hemionus onager	2,40	250	1,34	22	8,6	2	0,95
Connochaetes gnou	2,48	300	1,40	25	9,9	2	0,99
Equus quagga charmani	2,60	400	1,29	19,5	6,6	2	0,86
Equus caballus, скаковая лошадь	2,65	450	—	19	6,6	3, 4	0,84
Bizon americanus	3,18	1500	1,34	22	6,6	2	0,82
Bizon bonasus	—	1500	1,18	15	6,6	2	0,65
Elephas maximus	3,48	3000	0,65	7	4,4	3	0,29
Loxodonta africana	3,70	5000	1,04	11	4,4	3	0,43
—	1,85	70	1,0	10	5,0	—	0,70

Примечание. Источники: 1. Фокин, 1978; 2a. Гамбарян, частное сообщение; 2. Гамбарян, 1972; 3. Hill, 1950; 4. Howell, 1944; 5. Зверев, 1948; 6. Dawson, Taylor, 1973; 7. Maloly et al., 1978; 8. Hildebrand, 1959, 1961; 9. Суханов, 1968; 10. Taylor et al., 1973b. В каждом интервале размеров отобраны животные, адаптированные к наибольшей (рекордной) максимальной скорости. Обработка данных об Allactagulus acantion до Acinonyx guttatus включительно методом наименьших квадратов дает: 1)  $u_{\max} \equiv u_{\max 0} (m/m_0)^{1/3}$ ;  $u_{\max 0} = (12,4 \pm 0,22)$  м/с,  $u_{\max} = 0,49 \pm 0,020$ ,  $n = 21$ ,  $r^2 = 0,97$ ; 2)  $u_{\max} \equiv k_c \sqrt{gl}$ ,  $k_c \equiv 40 \equiv 2 \nu / c \rho$ ,  $\rho / \rho = 1,2 \cdot 10^{-3}$ ;  $\nu / c = 0,091 \pm 0,0033$ ; при  $c = 0,5$ ;  $\nu = 0,047 \pm 0,0017$ ,  $n = 21$ ,  $r^2 = 0,97$ ;  $\alpha \equiv \nu / 8 \equiv \alpha_0 (m/m_0)^{\alpha' / 8}$ ;  $\alpha_0 = 0,042 \pm 0,0027$ ,  $\alpha' = 0,96 \pm 0,048$ ;  $m_0 = 1$  кг,  $30 \text{ г} < m < 50$  кг. Ошибки равны стандартным отклонениям,  $r^2$  вычислен для  $\lg u_{\max} / u_{\max 0}$  в  $\lg m / m_0$ .

возрастает со скоростью в (5) и (8). Когда последний член в этих формулах сравнивается с единицей, дальнейшее увеличение скорости становится затрудненным. Возникновение подъемной силы делает более выгодным использование движителя, основанного на сцеплении с воздухом, и переход к полету. Поэтому можно считать, что равенство двух членов в правых частях (5) и (8) должно определять порядок величины и закон изменения с размером максимальных наземных скоростей передвижения животных (рис. 2):

$$u_{\max} = k_c \sqrt{gl}, \quad k_c \equiv 40 \sqrt{\frac{\nu}{c}} \approx 13 \text{ при } \nu = \nu_1 = 0,05; c = 0,5, \quad (23)$$

$$k_{c \max} = 12,5 \pm 2,19$$

где наземное сопротивление  $\nu$  принято равным среднему значению (16), аэродинамическое сопротивление  $c$  (2) принято равным сопротивлению шара объемом  $l^3$  (Александрер, 1970; Ландау, Лифшиц, 1954). Формула (23) хорошо описывает эмпирические данные табл. 2, рис. 2, откуда следует, что (по крайней мере для животных, указанных в табл. 2)  $\nu / c$  не зависит от размеров  $l$ , т. е. показателя  $\gamma' = c'$  (9)<sup>18</sup>. Если бы все из-

<sup>18</sup> На линию (23) попадают животные, находящиеся вблизи как нижней, так и верхней границы изменения  $\nu$  (рис. 1). Это, по-видимому, означает, что изменения  $\nu$  при фиксированных размерах также определяются вариациями  $\alpha$ , в то время как  $\nu$  для всех животных слабо варьирует вблизи нижней границы (16).

менение  $\epsilon'$  (14) обеспечивалось изменением  $\gamma'$ , то величина  $c$  возросла бы с уменьшением  $l$  вплоть до  $c \sim 10-30$  при  $l \sim 1$  см, что исключено по аэродинамическим соображениям, ибо не существует животных с парусностью  $c \gg 1$ . Поэтому формула (20) является дополнительным аргументом в пользу равенства показателей  $\gamma' = c' = 0$ .

Предельные скорости ходьбы и бега (21)–(23) не зависят от скорости метаболизма  $\lambda$  и эффективности  $\alpha$  и достигаются при уровнях активности  $a = u_{\max}/u_p$ ,  $u_p = \alpha\lambda/\gamma$  (10). В кислородном балансе максимальные скорости передвижения гомойотермных  $u_{\max}$  растут по закону (23) вплоть до пересечения с линией  $u_{1\max} = a_{1\max}u_p$ ,  $a_{1\max} \approx 30$  (вблизи  $l \approx 7$  см,  $m \approx 300$  г,  $u_{\max} \approx 10$  м/с), после чего изменяются вдоль последней линии (рис. 2). Дальнейший рост  $u_{\max}$  вдоль линии (23) происходит в кислородной задолженности с  $a > a_{1\max}$  вплоть до пересечения с линией  $u_{2\max} = a_{2\max}u_p$ ,  $a_{2\max} \sim 100$ .

#### 4. ПЕРЕДВИЖЕНИЕ В КИСЛОРОДНОЙ ЗАДОЛЖЕННОСТИ

Независимость механической работы передвижения единицы массы животного  $\alpha\lambda$  от размеров животных и уменьшение эффективности с уменьшением размера животных имеет место только при движении в состоянии кислородного баланса. В состоянии кислородной задолженности все животные, по-видимому, способны использовать полную массу

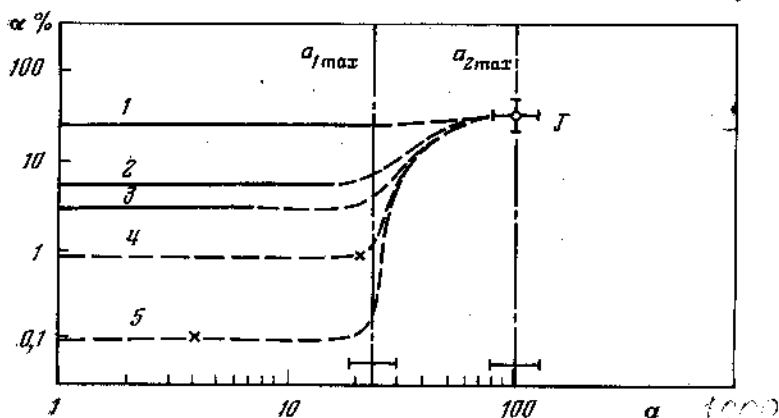


Рис. 3. Эффективность  $\alpha$ -перевода метаболической мощности в механическую мощность передвижения животных разных размеров в зависимости от уровня активности  $a$ . Обозначения:  $a = [Q(u) - Q(0)]/q = u/u_p$ ,  $\alpha = q_m/aq = \gamma/\epsilon$ , где  $Q(u)$ ,  $q$ ,  $q_m$  — мощности: полная метаболическая при передвижении со скоростью  $u$ , основная и механическая соответственно;  $u_p$  и  $\epsilon$  — располагаемая скорость и энергетическая цена передвижения,  $\gamma$  — наземное сопротивление. Сплошные участки линий — значения  $\alpha = \gamma/\epsilon$  при наблюдаемых значениях  $\epsilon$  и фиксированных средних значениях  $\gamma$ . Пунктирное продолжение — уравнение линий:  $\alpha = \alpha_b = \gamma/\epsilon$  при  $a < a_{1\max}$ ,  $\alpha = \alpha_{\max}(\alpha_{\max} - \alpha_b)a_{1\max}/a$  при  $a_{1\max} < a < a_{2\max}$ , соответствующее использованию в кислородной задолженности накопленной в организме энергии с эффективностью  $\alpha_{\max} = 0,4$ . Точка  $J$  — значения  $\alpha$  в максимальных прыжках, ограничительные черточки указывают неопределенности значений  $\alpha$  и  $a$  в этой точке и  $a_{\max}$ . Линии: 1 —  $m = 100$  кг,  $\gamma = 0,04$  бег, прыжок *Equus caballus* (Fedak, Seeherman, 1979; Hill, 1950), 2 —  $m = 1$  кг, бег, прыжок *Bettongia penicillata* (табл. 1, 3), 3 —  $m = 100$  г, бег, прыжок *Dipodomys spectabilis* (Thompson et al., 1980; Hill, 1950), 4 —  $m = 2$  г, полет, прыжок *Schistocera gregaria* (Weis-Fogh, 1964; Александер, 1970), 5 —  $m = 1$  мг, полет *Aphis fobae*, прыжок *Spilopsyllus cuniculus* (Кокшайский, 1970; Bennet-Clark, Lucey, 1967). Для бега 1, 2, 3 принято  $\gamma_{\min} = 0,04$  (Brody, 1945), для полета насекомых  $\gamma = 0,02$  (Кокшайский, 1970; Горшков, 1982)

мышц с эффективностью  $\alpha$ , близкой к максимальной, и энергетической ценой передвижения  $\epsilon$ , не зависящей от размеров (рис. 3). Это можно продемонстрировать на данных по рекордным максимальным одиночным прыжкам животных.

В состоянии кислородной задолженности высвобождается энергия, запасенная в количестве, пропорциональном объему организма, и полная затрата метаболической энергии, приходящейся на единицу массы

Скорости отрыва и длины наблюдаемых максимальных прыжков у животных разных размеров

Виды-рекордсмены	m, г	Скорости отрыва, $u_j$ , м/с	Длины прыжков, см		Источники
			вертикального H	горизонтального L	
<i>Spilopsyllus cuniculus</i>	0,00045	1,1	6		55,1, 2
Неидентифицированный кузнечик	0,25	2,7		75	1
9.3.10 <sup>9</sup> <i>Schistocerca gregaria</i>	2	3,4	Прямое измерение $u_j$		87, 1, 3
<i>Zapus unisignis</i>	50	6,0		370	1, 4
27±4.16 <i>Dipodomys spectabilis</i>	100	6,2		390	1, 4
4.19 <i>Galago senegalensis</i>	200	6,7	226		1, 4
<i>Bettongia penicillata</i>	1000	6,9*	240*		1, 4
<i>Lepyceros melampus</i>	50000	6,9*	240*		4
4.21 <i>Macropus giganteus</i>	50000	7,3*	270*		1, 4
<i>Cervus canadensis</i>	50000	6,9*	240*		4
<i>Odocoileus virginianus</i>	60000	6,9*	240*		4
3.50 <i>Homo sapience</i>	70000	6,0		370	4
<i>Homo sapience</i>	70000	6,8*	236*		6
3.36 <i>Equus caballus</i>	400000	6,3*	200*	(1956)	4

Примечание. В каждой интервале размеров отобраны животные, показывающие наибольшие (рекордные) максимальные скорости отрыва  $u_j$ . Результатам, помеченным звездочкой, возможно, предшествовал небольшой разбег, поэтому отобраны только максимальные рекордные прыжки в высоту (преодоление препятствия), для которых разбег не играет определяющей роли. Остальные данные — прыжки с места. Для целей настоящей статьи важно лишь достоверное наличие нарастания величины  $u_j$  у мелких видов вплоть до размеров галаго и достоверное отсутствие дальнейшего нарастания с ростом размеров животных.

Источники: 1. Александер, 1970; 2. Bennet-Clark, Lucey, 1967; 3. Brown, 1963; 4. Hill, 1950; 5. Hill & Griggs, 1967; 6. Рекорд Московской олимпиады 1980 г. Скорости найдены по формулам:  $u_j = \sqrt{2gH}$  и  $u_j = \sqrt{gL}$ .

организма, не должна зависеть от его размера<sup>19</sup>. В прыжке эта энергия равна  $u_j^2/2\alpha$  — кинетической энергии единицы массы  $u_j^2/2$ , деленной на эффективность  $\alpha$ , где  $u_j$  — скорость отрыва тела от земли, которая однозначно связана с максимальными высотами  $H = u_j^2/2g$  и длинами  $L = u_j^2/g$  прыжков. Высоты и длины рекордных прыжков, начиная с галаго, не увеличиваются с ростом размеров животных (табл. 3, рис. 2). Отсюда следует отсутствие увеличения с ростом размеров животных и эффективности  $\alpha$  в прыжках. Энергетическая цена всего передвижения  $\bar{e}_H = u_j^2/2\alpha g$ ,  $H = 1/\alpha$  ( $\gamma = 1$ ) в вертикальном прыжке и  $\bar{e}_L = u_j^2/2\alpha g L = 1/2\alpha$  ( $\gamma = 1/2$ ) в максимальном горизонтальном прыжке также не зависит от размера (рис. 3)<sup>20</sup>.

Энергетическая цена толчка  $\bar{e}_T = u_j^2/2\alpha g l_H$ , где  $l_H \approx 3l$  — длина толчковой ноги (Александер, 1970),  $\bar{e}_T$  линейно уменьшается с ростом размеров  $l$  (Gold, 1973). Средний уровень активности  $\bar{a}$  в толчке млекопитающих при  $u_j \approx 6$  м/с (табл. 3) равен (см. формулу 10):

$$\bar{a} = \frac{\bar{e}_T}{\lambda} \approx \frac{1}{12\alpha} \frac{u_j^3}{gl_H} \approx 50\alpha^{-1} (l_0/l)^{0,3} \approx 50\alpha^{-1}; \bar{u}_j = u_j/2, \quad (24)$$

которая достигает максимального значения  $a_{\text{max}} \sim 130$  при  $\alpha \sim 0,4$  и увеличивается с уменьшением  $\alpha$ . Поэтому прыжки совершаются всеми жи-

<sup>19</sup> Отношение массы толчковых мышц к массе тела у животных прыгунов-рекордсменов от блохи и саранчи до кенгуру и лошади практически не зависит от размеров, составляя величину порядка 5÷9% (Александер, 1970; Alexander, Bennet-Clark, 1977; Hill, 1950). Поэтому сформулированное утверждение не связано с тем, используется ли во время прыжка энергия, запасенная только в толчковых мышцах или также в других частях организма.

<sup>20</sup> Сущность бега состоит в поддержании накопленной кинетической энергии. Толчок в прыжке есть процесс накопления кинетической энергии. Скорость бега в 90 км/ч (25 м/с) может быть набрана животным независимо от его размера минимум в четырех толчках. Бег в кислородном балансе не сводится к одиночным максимальным прыжкам (ср. Gold, 1973).

вотными, по-видимому, с исключительно высокими эффективностями (рис. 3).

Толчковая мышца составляет 5—9% массы тела, поэтому метаболическая энергия прыжка, приходящаяся на единицу массы (мышцы при  $u_T = 6,7$  м/с, достигает  $20u_T^2/2\alpha = \alpha^{-1} \times 0,1$  кал/г (Александр, 1970). При  $\alpha \approx 0,01$  (как в беге мелких животных) эта энергия составляла бы 10 кал/г, что приводило бы к недопустимому разогреву мышцы на величину  $\sim 10^\circ \text{C}$ .

Метаболическая мощность толчка, приходящаяся на единицу массы, мышцы млекопитающих  $\sim 10u_T^3/4\alpha l_H \sim 4 \text{ Вт/г} \cdot (l_0/l)$ , и среднее ускорение тела в толчке  $\bar{G} = u_T^2/2l_H \sim 7g(l_0/l)$  линейно растут с уменьшением размера  $l$ ,  $l_0 = 0,1 \text{ м}^2$ . При  $l \sim 6 \text{ см}$  (размер Galago,  $m \approx 200 \text{ г}$ ) метаболическая мощность единицы массы мышцы достигает биохимического предела  $\approx 5 \div 7 \text{ Вт/г}$  (Александр, 1970), определенного по максимальной скорости деления бактерий (Горшков, 1981). При дальнейшем уменьшении  $l$  мощность должна оставаться постоянной, а скорости отрыва  $u_T$  и длины прыжков  $L$  должны уменьшаться  $\sim l^{1/3}$  и  $\sim l^{2/3}$  соответственно независимо от величины скорости метаболизма покоя  $\lambda$ . Это находится в хорошем согласии с данными по скоростям отрыва и длинам прыжков животных, меньших галаго (табл. 3, рис. 2), без учета возможности накопления перед прыжком потенциальной энергии упругой деформации тела (см. Alexander, Bennet-Clark, 1977)<sup>22</sup>. Поэтому значения мощностей, развиваемых в прыжках этими животными, являются дополнительным аргументом в пользу универсальности биохимического предела.

### 5. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Кроме обычно измеряемых переменных (массы  $m$  (размера  $l$ )), скорости передвижения  $u$  и метаболической мощности  $Q$  передвижение животного характеризуется эффективностью перевода метаболической мощности в механическую  $\alpha$  и коэффициентами сопротивления (диссипации энергии) за счет соприкосновения с грунтом  $\gamma$  и средой  $c$ , которые изменяются в определенных физических и физиологических границах. Каждый вид передвижения определяется только одним коэффициентом сопротивления (ходьба-бег —  $\gamma$ , полет, плавание —  $c$ ). Условие сохранения энергии накладывает одну связь между всеми переменными и фиксирует отношение величин  $\gamma/\alpha$  или  $c/\alpha$ , определяющее энергетическую цену передвижения. Нахождение каждого из коэффициентов требует дополнительных измерений с добавлением известной силы тяги, осуществляемой через упряжь.

При измерении максимальных скоростей наземного передвижения коэффициент  $\gamma$  выражается через  $c$ . Коэффициент  $c$  в воздухе мало варьирует и достаточно хорошо известен из аэродинамических данных. Это дает возможность определить зависимость от размеров эффективности  $\alpha$  наземного передвижения с достаточной степенью достоверности.

Коэффициенты  $\gamma$  не зависят от скорости передвижения в резонансном режиме колебаний конечностей и туловища. Переход с шага на бег происходит в результате необходимости увеличения длины шага с ростом скорости при сохранении резонансной частоты собственных колеба-

<sup>21</sup> В упругом толчке  $e_T = \alpha \lambda / u = \bar{G} / ag$  (при  $\bar{a} = a_{2\text{max}}$  ускорение  $G = \alpha a_{2\text{max}} \lambda g / u$  и уменьшается в процессе нарастания скорости),  $\bar{G} = \alpha g e_T = u_T^2 / 2l_H$  (см. (7)), длительность толчка  $\tau = u_T / \bar{G}$ , средняя скорость  $\bar{u}_T = \tau \bar{G} / 2 = u_T / 2$ . Метаболическая мощность толчка на единицу всей массы  $ag\lambda = u_T^3 / 2\alpha\tau = u_T^3 / 4\alpha l_H$

В прыжках в высоту центр тяжести поднимается на высоту  $H - H_0$ , где  $H_0 \sim l$  — высота центра тяжести до прыжка. Однако увеличение  $H_0$  компенсируется ростом диссипации энергии (неупругости) в толчке, так что энергия толчка остается почти такой же, как и при упругом толчке с  $H_0 = 0$ :  $e_T = [H - H_0 + \gamma(\theta)l_H] / \alpha l_H = e_T^0 - [H_0 / l_H - \gamma(\theta) / \alpha] e_T^0$  (при  $\gamma(\theta) \sim 0,2$ ,  $\theta = 90^\circ$ ,  $H_0 / l_H \sim 0,2$ ),  $e_T^0 = l / \alpha l_H$ .

Максимальная скорость вертикального подъема в кислородной задолженности  $u_{2\text{max}1} = \alpha \lambda a_{2\text{max}} = 14 \text{ м/с} \cdot (l_0/l)^{0,50}$  увеличивается с уменьшением размеров ( $\alpha = 0,4$ ;  $a_{2\text{max}} = 100$ ,  $\lambda$  взято из (12)) при  $l > l_0$ ; при  $l < l_0$   $u_{2\text{max}1} = u_{\text{max}} = k_0 \sqrt{g l}$  (23)

<sup>22</sup> Сопротивление воздуха несущественно в прыжках всех животных, включая блоху, ибо линия  $u = k\sqrt{gl}$  (23) при  $\gamma = 1$  (не нанесенная на рис. 2) проходит выше пунктирной линии скоростей отрыва  $u_T$  (рис. 2).

ний. Резонансная частота колебаний у каждого животного может меняться путем изменения мышечных натяжений в ограниченных универсальных (не зависящих от размеров) относительных пределах.

При фиксированной эффективности  $\alpha$  и уровне активности  $a$  (отношение метаболической мощности передвижения к основному метаболизму) скорости наземного передвижения растут с уменьшением размера в силу роста метаболизма в единице объема  $\lambda$ . Этот рост может тормозиться путем уменьшения эффективности  $\alpha$ . Эмпирические данные показывают, что уменьшение  $\alpha$  при ходьбе-беге и полете, происходящих в кислородном балансе, в точности компенсирует увеличение  $\lambda$  так, что величина  $\alpha\lambda$  — механическая мощность в единице объема, пропорциональная среднесуточной скорости передвижения  $u_p$ , не зависит от размеров, а энергетическая цена передвижения  $\gamma/\alpha$  уменьшается с ростом размеров. Независимость от размеров сохраняется вплоть до выхода на максимальное физиологически допустимое значение  $\alpha \approx 0,25$ , после чего  $\alpha\lambda$  и  $u_p$  начинают уменьшаться с ростом размеров в силу уменьшения  $\lambda$ .

Так как нет физической причины, ограничивающей эффективность мелких животных, уменьшение  $\alpha$  с ростом размера могло бы достигаться путем уменьшения отношения массы мышц к массе тела, чего не наблюдается. Анализ данных по максимальным прыжкам животных показывает, что в кислородной задолженности все животные, независимо от их размеров, способны развивать максимальные эффективности  $\alpha$ . Энергетическая цена передвижения  $\gamma/\alpha$  в рекордных максимальных прыжках не зависит от размеров. Мелкие животные обладают «излишней» в среднесуточном передвижении массой мышц для возможности эффективных передвижений в экстремальных ситуациях.

Автор глубоко благодарен Т. И. Блюменталь, Г. Г. Винбергу, П. П. Гамбаряну, В. Р. Дольнику, Д. С. Прилежаеву, С. Г. Шерману и М. Е. Шумакову за обсуждения, критику и сообщение необходимой информации.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Александр Р. Биомеханика. М.: Мир, 1970.  
Винберг Г. Г. Зависимость энергетического обмена от массы тела у водных пойкилотермных животных.— Ж. общ. биол., 1976, т. 37, с. 56.  
Гамбарян П. П. Бег млекопитающих. Л.: Наука, 1972.  
Горшков В. Г. Распределение потоков энергии по органам разных размеров.— Ж. общ. биол., 1981, т. 42, с. 417. — 429  
Горшков В. Г. Энергетика передвигающихся животных.— Экология, 1982, № 1, с. 1.  
Дольник В. Р. Энергетический обмен и эволюция животных.— Успехи соврем. биол., 1968, т. 66, № 5, с. 276.  
Дольник В. Р. Энергетический метаболизм и размеры животных.— Ж. общ. биол., 1978, т. 39, с. 805.  
Зверев М. Д. Максимальные скорости передвижения некоторых животных.— Тр. Алма-тинского гос. запов., 1948, т. 7, с. 145.  
Кокшайский Н. В. Энергетика полета насекомых и птиц.— Ж. общ. биол., 1970, т. 31, с. 527.  
Ландау Л. Д., Лифшиц Е. М. Механика сплошных сред. М.: ГИТТЛ, 1954.  
Першин С. В. Плавание и полет в природе. М.: ВИНТИ. Сер. биопика, биобибернетика, биоинженерия, 1979.  
Суханов В. Б. Общая система симметричной локомоции наземных позвоночных. Л.: Наука, 1968.  
Фокин И. М. Локомоция и морфология органов движения тушканчиков. Л.: Наука, 1978.  
Шулейкин В. В. Физика моря. М.: Гостехиздат, 1953.  
Alexander R. McN., Langman V. A., Jayes A. S. Fast locomotion of some African ungulates.— J. Zool. Lond., 1977, v. 183, p. 291.  
Alexander R. McN., Bennet-Clark H. C. Storage of elastic strain energy in muscle and other tissues.— Nature, 1977, v. 265, p. 114.  
Atkins A. R., Nicholson J. D. An accurate constant-work-rate ergometer.— J. Appl. Physiol., 1963, v. 18, p. 205.  
Bakker R. T. Energetic cost of locomotion in lizard.— Physiologist, 1972, v. 15, p. 76.  
Bakker R. T. Locomotion in lizards.— In: Perspectives in Biophysical Ecology/Eds Gotes D., Schmerl R. Berlin: Springer, 1975.  
Baudinette R. V. Locomotory energetics in a marsupial Setonix brachyurus.— Aust. J. Zool., 1977, v. 25, p. 423.  
Baudinette R. V., Nagle K. A., Scott R. A. D. Locomotory energetics in a marsupial (Ante-supials.— J. Comp. Physiol., 1976a, v. 109, p. 159.  
Baudinette R. V., Nagle K. A., Scott R. A. D. Locomotory energetics in a marsupial (Antechinomys spenceri) and a rodent (Notomys alexis).— Experientia, 1976b, v. 32, p. 583.



- Bennet-Clark H. C., Lucey E. C. A.* The jump of the flea: A study of the energetics and a model of the mechanism.— *J. Exptl Biol.*, 1967, v. 47, p. 59.
- Brody S.* Bioenergetics and Growth. N. Y.: Reinhold Publ. Co., 1945.
- Brown R. H. J.* Jumping arthropods.— *Times Sci. Rev.*, p. 6—7, N. Y.: Wiley, 1963.
- Calder W. A.* Consequences of body size vor avian energetics.— In: *Avian Energetics/Ed. Paynter R. A.* Cambr.: Publ. Nuttal. ornitological club № 15, 1974.
- Cavagna G. A.* Force platform as ergometers.— *J. Appl. Physiol.*, 1975, v. 39, p. 174.
- Cavagna G. A., Saibene F. P., Margaria R.* External work in walking.— *J. Appl. Physiol.*, 1963, v. 18, p. 1.
- Cavagna G. A., Saibene F. P., Margaria R.* Mechanical work in running.— *J. Appl. Physiol.*, 1964, v. 19, p. 249.
- Cavagna G. A., Kaneko M.* Mechanical work and efficiency in level walking and running.— *J. Physiol.*, 1977, v. 268, p. 467.
- Cavagna G. A., Thys H., Zamboni A.* The sources of external work in level walking and running.— *J. Physiol.*, 1976, v. 262, p. 639.
- Chassin P. S., Taylor C. R., Heglund N. C., Seeherman H. J.* Locomotion in lions: Energetic cost and maximum aerobic capacity.— *Physiol. Zool.*, 1976, v. 49, p. 1.
- Clapperton J. L.* The energy metabolism of speed walking on the level and on gradients.— *Brit. J. Nutr.*, 1964, v. 18, p. 47.
- Cohen Y., Robbuns C. T., Davitt B. B.* Oxygen utilization by elk calves during horizontal and vertical locomotion compared to other species.— *Comp. Biochem. Physiol.*, 1978, v. 61A, p. 43.
- Crompton A. W., Taylor C. R., Jagger J. A.* Evolution of homeothermy in mammals.— *Nature*, 1978, v. 272, p. 333.
- Dawson T. J.* Energetic cost of locomotion in Australian hopping mice.— *Nature*, 1976, v. 259, p. 305.
- Dawson T. J., Taylor C. R.* Energetic cost of locomotion in kangaroos.— *Nature*, 1973, v. 246, p. 313.
- Danny M.* Locomotion: The cost of gastropod crawling.— *Science*, 1980, v. 208, p. 1288.
- Dickinson S.* The efficiency of bicycle-peddalling as affected by speed and load.— *J. Physiol.*, 1929, v. 67, p. 242.
- Edmeades R. J., Baudinette R. V.* Energetics of locomotion in a monotreme, the Echidna *tachyglossus aculeatus*.— *Experientia*, 1975, v. 31, p. 935.
- Farrell D. J., Leng R. A., Corbett J. L.* Undernutrition in grazing sheep. II. Calorimetric measurement on sheep taken from pasture.— *Aust. J. Agric. Res.*, 1972, v. 23, p. 466.
- Fedak A. M., Seeherman H. J.* Reappraisal of energetics of locomotion shows identical cost in bipeds and quadrupeds including ostrich and horse.— *Nature*, 1979, v. 282, p. 713.
- Fedak A. M., Pinschow B., Schmidt-Nielsen K.* Energy cost of bipedal running.— *Amer. J. Physiol.*, 1974, v. 227, p. 1038.
- Fenn W. O.* Frictional and kinetic factors in the work of sprint running.— *Amer. J. Physiol.*, 1930a, v. 92, p. 583.
- Fenn W. O.* Work against gravity and work due to velocity changes in running.— *Amer. J. Physiol.*, 1930b, v. 93, p. 433.
- Gold A.* Energy expenditure in animal locomotion.— *Science*, 1973, v. 181, p. 275.
- Gray J., Lissmann H. W.* The kinetics of locomotion of the grass-snake.— *J. Exptl Biol.*, 1950, v. 26, № 4, p. 355.
- Greenewalt C. H.* The wings of insects and birds as mechanical oscillators.— *Proc. Amer. Philos. Soc.*, 1960, v. 104, p. 605.
- Hall-Craggs E. C. B.* An analysis of the jump of lesser galago.— *J. Zool. Lond.*, 1967, v. 147, p. 20.
- Heglund N. C., Cavagna G. A., Fedak M. A., Taylor C. R.* Muscle efficiency during locomotion: how does it vary with body size and speed?— *Museum of Comp. Zool. Harvard Univ. Cambridge MA 02138 and Univ. of Milan. Milan, Italy, 1979 (FASEB Abstract speed)*.
- Heglund N. C., Taylor C. R., McMahon T. A.* Scaling stride frequency and gait to animal size: mice to horses.— *Science*, 1974, v. 186, p. 1112.
- Hemmingsen A. M.* Energy metabolism as related to body size and respiratory surfaces, its evolution.— *Rept. Steno Mem. Hosp. Nord. Insulin Lab.*, 1960, v. 9, p. 1.
- Hildebrand M.* Motions of the running cheetah and horse.— *J. Mammal.*, 1959, v. 40, p. 481.
- Hildebrand M.* Further studies on locomotion of the cheetah.— *J. Mammal.*, 1961, v. 42, p. 84.
- Hill A. V.* The dimension of animals and their muscular dynamics.— *Sci. Progr.*, 1950, v. 38, p. 209.
- Hill A. V.* Production and absorption of work by muscle.— *Science*, 1960, v. 131, p. 897.
- Howell A. B.* Speed in animals. Chicago: Univ. Chicago Press, 1944.
- Kleiber M.* The Fire of Life. N. Y.: Wiley, 1961.
- King T.* Seasonal allocation of time and energy resources in birds.— In: *Avian Energetics/Ed. Paynter R. A.* Cambr.: Publ. Nuttal. ornitological club № 15, 1974.
- McMillan F. E., Nelson J. E.* Bioenergetics and body size in dasyurid marsupials.— *Amer. J. Physiol.*, 1969, v. 217, p. 1246.
- Maloiy G. M. O., Alexander R. McN., Nyau R., Jayes A. S.* Allometry of the legs of running birds.— *J. Zool. Lond.*, 1979, v. 187, p. 161.
- Margaria R. P., Cerritelli P., Aghemo P., Sassi G.* Energy cost of running.— *J. Appl. Physiol.*, 1963, v. 18, p. 367.
- McMahon T. A.* Size and shape in biology.— *Science*, 1973, v. 179, p. 1201.

- McMahon T. A. Using body size to understand the structural design of animals: quadrupedal locomotion.—*J. Appl. Physiol.*, 1975, v. 39, p. 619.
- Parsons E. P., Taylor C. R. Energetics of brachiation versus walking: a comparison of a suspended and inverted pendulum mechanism.—*Physiol. Zool.*, 1977, v. 50, p. 182.
- Pinschow B., Fedak M. A., Schmidt-Nielsen K. Terrestrial locomotion in penguins: it costs more to waddle.—*Science*, 1977, v. 195, p. 592.
- Raab J. L., Eng P., Waschler R. A. Metabolic cost of grade running in dogs.—*J. Appl. Physiol.*, 1976, v. 41, p. 532.
- Rubner M. Über den Einfluss der Körpergrösse auf Stoff- und Kraftwechsel.—*Z. Biol.*, 1883, v. 19, S. 535.
- Schmidt-Nielsen K. Energetic cost of locomotion: swimming, running and flying.—*Science*, 1972a, v. 177, p. 222.
- Schmidt-Nielsen K. How animal work. Cambr. Univ. Press, 1972b.
- Taylor C. R., Schmidt-Nielsen K., Raab J. L. Scaling of energetic cost of running to body size in mammals.—*Amer. J. Physiol.*, 1970, v. 219, № 4, p. 1104.
- Taylor C. R., Schmidt-Nielsen K., Dmi'el R., Fedak M. Effect of hyperthermia on heat balance during running in the African hunting dog.—*Amer. J. Physiol.*, 1971a, v. 220, p. 823.
- Taylor C. R., Dmi'el R., Fedak M., Schmidt-Nielsen K. Energy cost of running and heat balance in a large birds the Rhea.—*Amer. J. Physiol.*, 1971b, v. 221, p. 597.
- Taylor C. R., Caldwell S. L., Rowntree V. J. Running up and down hills: some consequences of size.—*Science*, 1972, v. 178, p. 1096.
- Taylor C. R., Rowntree V. J. Running on two or on four legs: which consumes more energy?—*Science*, 1973a, v. 179, p. 186.
- Taylor C. R., Rowntree V. J. Temperature regulation and heat balance in running cheetahs: a strategy for sprinter?—*Amer. J. Physiol.*, 1973b, v. 224, p. 848.
- Taylor C. R., Shkolnik A., Dmi'el R., Bahurov D. Running in cheetahs, gazelles and goats: energy cost limb configuration.—*Amer. J. Physiol.*, 1974, v. 227, p. 848.
- Taylor C. R., Heglund N. C., McMahon T. A., Looney T. R. Energetic cost of generating muscular force during running.—*J. Exptl Biol.*, 1980, v. 86, p. 9.
- Thompson S. D., McMillan R. E., Burke E. M., Taylor C. R. The energetic cost of bipedal hopping in small mammals.—*Nature*, 1980, v. 287, p. 223.
- Tucker V. A. Respiratory exchange and evaporative water loss in the budgerigar.—*J. Exptl Biol.*, 1968, v. 48, p. 67.
- Tucker V. A. Energetic cost of locomotion in animals.—*Comp. Biochem. Physiol.*, 1970, v. 34, p. 841.
- Weis-Fogh T. Lift and metabolic rate of flying locust.—*J. Exptl Biol.*, 1964, v. 41, p. 257.
- White P. G., Yousef M. K. Energy expenditure in reindeer walking on rods and on tundra.—*Canad. J. Zool.*, 1978, v. 56, p. 215.
- Wilkie D. R. The work output of animals: flight by birds and by man-power.—*Nature*, 1959, v. 183, p. 1515.
- Wunder B. A. Energetics of running activity in Merriam's chipmunk (*Entomias merriami*).—*Comp. Biochem. Physiol.*, 1970, v. 33, p. 821.
- Wunder B. A., Morrison P. R. Red squirrel metabolism during incline running.—*Comp. Biochem. Physiol.*, 1974, v. 48A, № 2, p. 153.
- Yousef M. K., Dill D. B., Freeland D. V. Energetic cost of grade walking in man and burro *Equus asinus*: desert and mountain.—*J. Appl. Physiol.*, 1972, v. 33, p. 337.
- Yousef M. K., Robertson W. D., Dill D. B., Johnson H. D. Energetic cost of running in the antelope ground-squirrel *Ammospermophilus leucurus*.—*Physiol. Zool.*, 1973, v. 46, p. 139.

Ленинградский институт ядерной физики  
им. Б. П. Константинова АН СССР

Поступила в редакцию  
25.V.1981

## POWER AND RATE OF LOCOMOTION IN ANIMALS OF DIFFERENT SIZES

V. G. GORSHKOV

*Leningrad Institute of Nuclear Physics, USSR Acad. Sci., Leningrad*

### Summary

The rise of efficiency of the conversion of metabolic power into mechanical one upon the movement of animals under the conditions of oxygen balance accounts for the observed decrease in energetic cost of locomotion with the increase of the animal's size. With the maximally permissible efficiencies attained, the decrease in energetic cost is to be ceased. Under the conditions of oxygen debt, all animals are able to generate efficiencies, close to the maximal one, and the energetic cost of locomotion cease to depend on the animal's size.

Рассмотрим работу механическую мощность на единицу массы  $\dot{W} = \frac{d(\frac{1}{2}v^2)}{dt}$ ,  $v(t)$  — текущая скорость.

$W = \text{const}$ , поэтому  $v \dot{v} = v \beta = \text{const}$ ,  $W = v \cdot \dot{v}$

$$\dot{v}(t) = \beta(t), \text{ т.е. } v(t) = \int \beta(t') dt' = \int \frac{W}{v(t')} dt'$$

Решим интегральное уравнение  $v(t) = \int \frac{W}{v(t')} dt'$  ищем в виде:

$$v(t) = a\sqrt{t} : a\sqrt{t} = \int \frac{W}{a\sqrt{t'}} dt' = \frac{2W}{a} \sqrt{t}, \text{ т.е. } a^2 = 2W$$

$$v(t) = \sqrt{2W\sqrt{t}}, \quad \beta(t) = \frac{\sqrt{W}}{\sqrt{2t}}, \quad v\beta = W \quad (\text{формула мощи})$$

Далее имеем в конце пути длину  $l$ , пройденную с ускорением  $\beta$  и конечной скоростью  $u$ :

$$v(t) = u, \quad l = \int_0^{\tau} v(t) dt = \sqrt{2W} \frac{2}{3} \tau^{3/2} = \frac{2}{3} u \tau$$

$$\bar{v} = \frac{1}{\tau} \int_0^{\tau} v(t) dt = \frac{1}{\tau} \sqrt{2W} \frac{2}{3} \tau^{3/2} = \sqrt{2W} \frac{2}{3} \sqrt{\tau} = \frac{2}{3} u$$

$$\bar{\beta} = \frac{1}{\tau} \int_0^{\tau} \frac{\sqrt{W'}}{\sqrt{2}} \frac{dt'}{v} = \frac{1}{\tau} \sqrt{\frac{W'}{2}} 2\tau^{1/2} = \sqrt{\frac{W'}{2}} 2 \frac{1}{\sqrt{\tau}} = \frac{4}{\tau}$$

Отсюда имеем:

$$W = \frac{u^2}{2\tau}, \quad \tau = \frac{3l}{2u}, \text{ т.е. } \boxed{W = \frac{u^3}{3l}}$$

Отметим, что для постоянного ускорения во все время формулы имеют вид:

$$v(t) = \beta t, \quad v(\tau) = u = \beta \tau, \text{ т.е. } \beta = \frac{u}{\tau}$$

$$\bar{v} = \frac{1}{\tau} \beta \frac{\tau^2}{2} = \frac{u}{2}, \quad \bar{W} = \beta \bar{v} = \beta \frac{u}{2} = \frac{u^2}{2\tau}$$

$$l = \beta \frac{\tau^2}{2} = \frac{u\tau}{2}, \quad \tau = \frac{2l}{u}, \text{ т.е. } \boxed{\bar{W} = \frac{u^3}{4l}}$$