

УДК 591.174+591.173:577.3

ЭНЕРГЕТИЧЕСКАЯ ЭФФЕКТИВНОСТЬ ПОЛЕТА И ПЛАВАНИЯ

В. Г. ГОРШКОВ

Эффективность α передвижения при больших скоростях u совпадает с отношением механической мощности (Tu) к метаболической (Q). Тяга $T = -D(\phi) + mg \sin \phi$, где ϕ — угол подъема, $D(\phi)$ — сопротивление. Измерение Q и скорости u при передвижении на тредбанах и в аэродинамических трубах с разными углами наклона ϕ не дает возможности определить эффективность α , ибо $D(\phi) \neq D(0)$. Вычисление α в предположении $D(\phi) = D(0)$ приводит к завышениям значения α , вплоть до бессмысленных $\alpha > 1$.

При больших скоростях полета животных индуцированное сопротивление мало и коэффициент сопротивления s близок к постоянной величине. При $s = s^m$, где s^m — известная величина для неживых моделей, по измеренным значениям массы тела, метаболической мощности и скорости полета найдены эффективности полета α для различных животных. Корреляция α с массой имеет вид $\lg(\alpha/\alpha_{\max}) = \alpha_1 \lg(m/m_{кр})$, $\alpha_{\max} = 0,25$, где $\alpha_1 = 0,29 \pm 0,042$, $m_{кр} = 3,2$ кг в полете и $\alpha_1 = 0,30 \pm 0,021$, $m_{кр} = 260$ кг в ходьбе — беге. Наклон α_1 , не зависит от величины s^m . Масса $m_{кр}$ зависит от выбора величины s^m . Эта масса является универсальной, не зависящей от вида передвижения при условии, что $c_r/c \geq 5$, где c_r и c — истинные коэффициенты сопротивления воздуха для живых животных. В беге и полете соответственно. Эмпирические данные для плавания также не противоречат универсальной зависимости α от m .

В горизонтальном полете и плавании с постоянной скоростью (u) механическая мощность передвижения затрачивается на компенсацию диссипации (теплового рассеяния) энергии вне организма при соприкосновении поверхности тела с молекулами окружающей среды (воздуха и воды). Значительная часть энергии передается среде в виде волн деформации и турбулентных потоков, которые подвергаются диссипации уже после прохождения передвигающегося тела. Диссипацию генерируемой мышцами механической мощности внутри организма невозможно отделить от диссипации всей метаболической мощности, поэтому она не включается в механическую мощность передвижения. Диссипация энергии вне организма равна произведению плотности потока энергии $\rho_s \frac{u^3}{2} \cdot u$ (ρ_s — плотность среды) на эффективную поверхность сопротив-

ления тела со средой s . Так как коэффициент сопротивления s определяется экспериментально, поверхность s удобно выбрать универсальным образом (Pennycuik, 1969) в виде¹

$$s = l^2, \quad l = (m/\rho)^{1/3}, \quad (1)$$

где m и ρ — масса и плотность животного. Коэффициент сопротивления s отличается легко вычисляемым, не зависящим от l множителем порядка единицы от коэффициента лобового сопротивления C как для обычных тел, для которых C определяется при s , равной наибольшему поперечному сечению, так и для обтекаемых тел, для которых C определяется при s , равной полной поверхности тела (Pennycuik, 1969; Александер, 1970; Алеев, 1976).

Эффективность передвижения. Метаболическую мощность $Q(u)$ передвигающегося со скоростью u животного запишем в виде (Горшков, 1983):

$$Q(u) = (A+1)q, \quad A = a+b, \quad (2)$$

$$b = Q(u \rightarrow 0)/q - 1,$$

¹ Знак тождества (\equiv) везде означает определение новых вводимых величин, т. е. замену переменных; равенства соответствуют законам природы.

где q — стандартная метаболическая мощность (BMR), A — полная активность, a — чистая активность передвижения, или *активность*, b — чистая готовность к передвижению, или *готовность*. В *готовность* b включаются все статические виды активности, не сопровождающиеся передачей среде импульса от тела животного. В *активность* a включаются все динамические виды активности, сопровождающиеся передачей импульса среде, в том числе неподвижное зависание в воздухе, когда скорость тела относительно макроскопических объемов воздуха не равна нулю. Активность $a \geq 0$. При всех видах активности, как правило, $b \geq 0^2$. Рабочая метаболическая мощность aq переводится в механическую αaq с эффективностью α . Закон сохранения энергии, выражающий равенство механической и диссипирующей мощностей при равномерном горизонтальном передвижении, имеет вид

$$\alpha a q = \frac{c}{2} \rho_c u^3 l^2 \equiv T u = - D u, \quad T = |D| \equiv \frac{c}{2} \rho_c u^2 l^2, \quad (3)$$

где T — сила тяги, D — сила сопротивления (обе силы представляют собой проекции полных сил взаимодействия тела со средой на направление передвижения).

Уравнение (3) удобно переписать в виде:

$$u = a^{1/3} \left(\frac{\alpha \rho}{\rho_c} \right)^{1/3} \omega, \quad \omega \equiv (2q/\rho l^2)^{1/3}, \quad (4)$$

где метаболическая скорость ω , имеющая размерность м/с и однозначно вычисляемая по величине основного метаболизма и массе животного (Горшков, 1982а, б), определяет величину скорости передвижения (табл. 1).

Эффективность $\alpha > 0$, ибо механическая мощность может развиваться при расходе метаболической мощности. Эффективность α не может превосходить эффективности работы мышц α_{\max} , ибо часть развиваемой мышцами мощности подвергается диссипации внутри организма. Эффективность аэробной работы мышц $\alpha_{\max} \approx 0,25$. Поэтому можно считать, что α удовлетворяет условию

$$0 < \alpha < \alpha_{\max} \approx 0,25. \quad (5)$$

При известном коэффициенте сопротивления c (3), включающем все виды сопротивления (индуцированное, паразитное, профильное, которые для животных принципиально неизмеримы по отдельности), и при условии, что $a \gg b$, измерение метаболической мощности и скорости полета и плавания однозначно определяет эффективность α (3). Наоборот, независимое измерение эффективности α определяет коэффициент сопротивления c , если известны величины a и u . Измерение эффективности α возможно путем измерения прироста уровня активности a при добавлении в правую часть (3) известной диссипации энергии (Wgody, 1945; Горшков, 1983). (Это может быть достигнуто путем прикрепления к животному тонкой упругой нити с легким предметом на конце, обладающим определенной парусностью. Дополнительную силу сопротивления можно измерить по величине растяжения нити во время полета и плавания.)

Таким образом, горизонтальный полет и плавание характеризуются семью независимыми переменными: b, a, q, c, α, u, l , из которых последние шесть связаны условием сохранения энергии (3), а q скоррелировано с l (табл. 1).

Если коэффициент сопротивления c неизвестен, то по измерению метаболической мощности и скорости передвижения можно определить лишь отношение коэффициентов c/α или связанную с этим отношением

² Готовность $b < 0$ в состоянии гипотермии, в анабиозе $b = -1$.

Наблюдаемые зависимости от размеров животных для стандартной метаболической мощности (j) приходящейся на единицы веса (λ) и сечения (f) и метаболической скорости (ω)

Таксономическая группа	λ_0 , м/с	λ'	$\frac{j_0}{\text{Вт/м}^2}$	f'	ω_0 , м/с	$\omega' = f'/3$	Источник
Aves Passerines	4,3	-0,83	420	0,17	1,1	0,057	1, 2, 3
Aves Nonpasserines	2,5	-0,83	250	0,17	0,89	0,057	1, 2, 3, 4
Mammalia	2,2	-0,80	220	0,20	0,85	0,067	3, 4
Insecta (20° C)	0,37	-0,54	36	0,46	0,47	0,15	3
Reptilia (20° C)	0,20	-0,65	20	0,35	0,38	0,12	3
Pisces (20° C)	0,17	-0,57	17	0,43	0,37	0,14	3, 5

Примечание. $z = z_0 (l/l_0)^{2/3} = z_0 (m/m_0)^{2/3}$, $l_0 = 1$ см, $m_0 = 1$ г. $z \equiv j, \lambda$ или ω ; $j \equiv q/l^2 \equiv \rho \omega^2/2$, $\lambda \equiv q/mg = f/\rho gl$, $\omega \equiv (2j/\rho)^{1/2}$; q , Вт и $m \equiv \rho l^3$, г — стандартный метаболизм и масса организма, $g = 9,8$ м/с², $\rho = 1$ г/см³. Источники: 1 — Laslewski, Dawson, 1967; 2 — Kendeligh et al., 1977; 3 — Дольник, 1978; 4 — Brody, 1945 (Kleiber (1961) для mammalia дает $\lambda_0 = 1,8$ м/с, $\lambda' = -0,73$); 5 — Винберг, 1976. В дополнение к обычному резидентному периоду времени $t \equiv m q^{-1} K$, $K = 1$ ккал/г, калорийность живой органики, скорости λ и ω определяют два характерных периода времени: гравитационный $\tau_\lambda \equiv l/\lambda \equiv m^{1/2} g^{-1/2} (g \rho^{-1/2})$ и эвергетический $\tau_\omega \equiv l/\omega \equiv m^{2/3} q^{-1/3} (2^{1/3} \rho^{-2/3})$.

чистую энергетическую цену передвижения единицы веса:

$$\varepsilon \equiv \frac{aq}{mgu} = \frac{\gamma}{\alpha}, \quad (6)$$

$$\gamma \equiv \frac{|D|}{mg} \equiv \frac{c}{2} \frac{\rho c}{\rho} \frac{u^2}{gl},$$

где g — ускорение силы тяжести, γ — коэффициент диссипации (отношение абсолютной величины силы сопротивления к весу тела).

При передвижении с ускорением G с наклоном θ к горизонту к силе тяги в (3) добавляется член

$$mG + mg \sin \theta.$$

При $G=0$ активность и силы тяги и сопротивления зависят от угла θ и уравнения (3) и (6) приобретают вид:

$$\begin{aligned} \alpha q a(\theta) &= T(\theta) u, \quad T(\theta) = -D(\theta) + mg \sin \theta, \\ -D(\theta) &\equiv \frac{c(\theta)}{2} \rho c u^2 l^2 \equiv -\gamma(\theta) mg \neq -D(0)! \\ \varepsilon(\theta) &\equiv \frac{a(\theta) q}{mgu} = \frac{\gamma(\theta) + \sin \theta}{\alpha}. \end{aligned} \quad (7)$$

Вообще говоря, сила сопротивления при движении с ускорением G и под углом θ не совпадает с силой сопротивления при горизонтальном передвижении, что с определенностью имеет место при наземном передвижении.

Эффективность α при малых диссипативных потерях внутри организма в сравнении с полной диссипацией энергии может зависеть только от величины активности a , независимо от способа передвижения. Зависимость α от a может различаться в разных видах передвижения только при сравнимых по величине внутренних и внешних диссипативных потерях, изменяющихся пропорционально друг другу с коэффициентом пропорциональности, зависящим от вида передвижения. Эмпирически установлено, что при наземном передвижении в кислородном балансе при $a \leq 30$ эффективность α является постоянной, т. е. не зависит от a (Горшков, 1983). Поэтому естественно считать α постоянной величиной вплоть до $a \leq 30$ и для полета, и для плавания.

Считая величину α не зависящей от $a(\theta)$ и, следовательно, от угла θ , из (7) имеем:

$$\alpha = \frac{\Delta T(\theta) u}{\Delta a q}, \quad \Delta T(\theta) = -\Delta D(\theta) + mg \cos \theta \Delta \theta. \quad (8)$$

Формула (8) справедлива, если $da/da \ll \alpha/a$, в противном случае требуются серии измерений при различных ϕ и u . Для наземного передвижения (Cohen et al., 1978) и полета (Tucker, 1968, 1972; Bernstein et al., 1973; Pennycuik, 1975) определены эффективности передвижения α из результатов измерения метаболической мощности при передвижении с различными углами наклонов и заданной скоростью. При этом в (7) полагается $\Delta D(\phi) = 0$. На самом деле член $\Delta D(\phi)$ того же порядка величины, что и второй член в $\Delta T(\phi)$. В частности, $D(\phi) \neq D(0)$. Это однозначно продемонстрировано в опытах с наземным передвижением под уклон, где величины α , полученные в предположении $\Delta D(\phi) = 0$, оказываются сильно завышенными, не удовлетворяют условию (5) и даже превосходят единицу, что означает нарушение закона сохранения энергии (см. обзор Cohen et al., 1978). В полете и плавании также нет основания полагать $\Delta D(\phi) = 0$. Ниже для полета показано, что результаты измерений, обработанные в предположении $\Delta D(\phi) = 0$, дают завышенные значения α , как и при наземном передвижении.

Для определения величины $\Delta D(\phi)$ необходимо, как и при горизонтальном передвижении, проводить дополнительные эксперименты с добавлением известной силы тяги, осуществляемой через какой-либо вид упряжи. Подобные эксперименты технически вполне осуществимы в современных аэро- и гидродинамических трубах, используемых для измерения животных. Однако до сих пор такие эксперименты не проводили ни для полета, ни для плавания. Поэтому измеренных достоверных значений эффективностей α для этих видов передвижения нет.

Полет

В горизонтальном полете вес тела mg уравновешивается подъемной силой L , которую аналогично силе сопротивления (3) можно записать в виде

$$L \equiv \frac{c_{\perp}}{2} \rho c u^2 l^2 = mg, \text{ или } c_{\perp} = \frac{2\rho}{\rho c} \frac{gl}{u^2}. \quad (9)$$

Подъемный коэффициент c_{\perp} фиксируется уравнением (9) и не является независимой переменной. Длина крыльев всех аэробиянтов пропорциональна l , площадь крыльев пропорциональна l^2 (Greenewalt, 1962, 1975). Поэтому обычно используемый коэффициент подъемной силы C_L , который рассчитывается на площадь крыльев, отличается от c_{\perp} не зависящим от l множителем. Отметим, что коэффициенты c и c_{\perp} рассчитываются на одну и ту же поверхность l^2 , однозначно связанную с массой тела (1). Оба коэффициента могут быть непосредственно найдены по измерениям массы, скорости и энергетики полета без сложных измерений поверхностей, создающих лобовое сопротивление и подъемную силу.

Путем деления обеих частей равенства (3) на вес mg уравнения (9) с помощью (9) можно представить в виде, совпадающем с соответствующим уравнением для наземного передвижения (Горшков, 1982а, б, 1983):

$$\begin{aligned} \alpha \lambda &= \gamma u, \quad u = k \sqrt{gl} \quad \text{или} \quad \alpha = k \frac{\sqrt{gl}}{u_p}, \\ \epsilon &\equiv \frac{\lambda}{u_p} = \frac{\gamma}{\alpha}, \quad u_p \equiv \frac{u}{\alpha} = \frac{\alpha \lambda}{\gamma}, \\ \lambda &\equiv \frac{q}{mg}, \quad \gamma \equiv \frac{|D|}{mg} = \frac{|D|}{L} = \frac{c}{c_{\perp}}, \quad k^2 \equiv \frac{2\rho \gamma}{\rho c^2}, \end{aligned} \quad (10)$$

где λ — основная метаболическая мощность, приходящаяся на единицу веса, имеющая, как и ω , размерность скорости (табл. 1); коэффициент диссипации γ (6) в горизонтальном полете равен отношению коэффициентов c/c_{\perp} (γ^{-1} совпадает с обычно используемым отношением L/D , называемым также аэродинамическим качеством); u_p — располагаемая

животным скорость полета; e — энергетическая цена передвижения единицы веса на единичное расстояние (рис. 1); k^2 — число Фруде для скорости полета u .

Располагаемая скорость полета. Введенная в (10) располагаемая скорость полета u_p практически совпадает со среднесуточной скоростью передвижения всех аэробиянтов. Обозначим через $\mathcal{L} \equiv ut$, u , t , b и a — среднесуточные длину, скорость, время, готовность и активность полета;

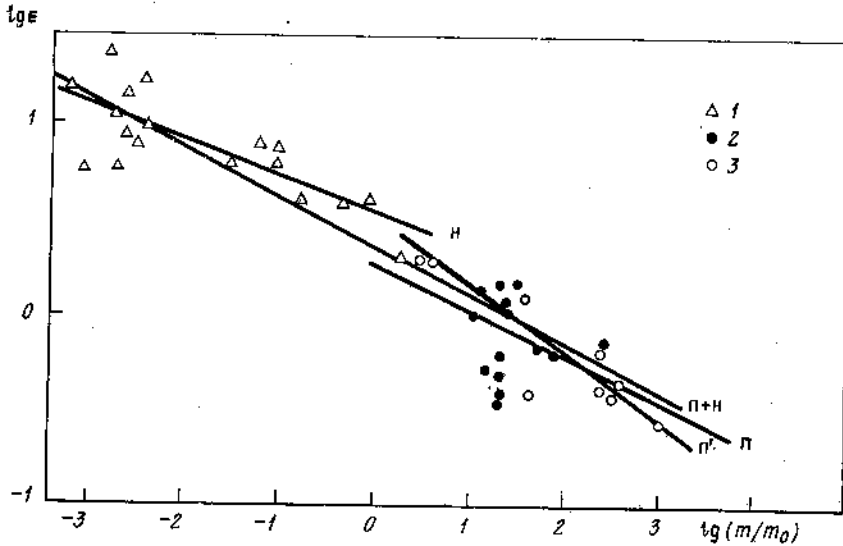


Рис. 1. Энергетическая цена полета. 1 — насекомые, 2 — воробьиные и 3 — неворобьиные птицы. Линии: описание наблюдаемой корреляции степенными функциями $e = e_0(m/m_0)^{e'/3}$, $m_0 = 1$ г, параметры которых найдены методом наименьших квадратов; п+н — птицы и насекомые вместе: $e'/3 = -0,27 \pm 0,016$, $e_0 = 2,3 \pm 0,17$, $N = 41$, $r^2 = 0,87$; п+н — все птицы: $e'/3 = -0,24 \pm 0,062$, $e_0 = 1,9 \pm 0,48$; $N = 23$, $r^2 = 0,40$; н — насекомые: $e'/3 = -0,18 \pm 0,038$, $e_0 = 3,8 \pm 0,68$, $N = 18$, $r^2 = 0,55$; погрешности равны среднеквадратичным отклонениям, r^2 всюду вычислены для логарифмов величин, данные взяты из табл. 2; п' — птицы без ласточек, стрижа и птиц, отмеченных звездочкой в табл. 2

через $\mathcal{L}_1 \equiv u_1 t_1$, u_1 , t_1 , b_1 и a_1 — те же среднесуточные величины для всех остальных видов активности и покоя и через $\mathcal{L} = \bar{u}T$, \bar{u} , $T = 1$ сут, b и \bar{a} — те же среднесуточные величины для всех наблюдаемых видов активности и покоя, $\bar{A} = \bar{a} + b \equiv (DEB - BMR)/BMR$, DEB — среднесуточный бюджет энергии. Из законов сложения энергии, пути и времени получаем:

$$\bar{A}T = At + A_1 t_1, \quad \bar{u}T = ut + u_1 t_1, \quad T = t + t_1;$$

$$A \equiv a + b, \quad A_1 \equiv a_1 + b_1.$$

Отсюда имеем \bar{u} как функцию пяти независимых переменных \bar{A} , A , u , A_1 , u_1 :

$$\bar{u} = (u - u_1)x + u_1, \quad x \equiv \frac{t}{T} = \frac{\bar{A} - A_1}{A - A_1}. \quad (11)$$

Учитывая, что в полете скорости и активности всегда много больше, чем для других видов передвижения, из уравнений (11) получаем \bar{u} как функцию четырех переменных \bar{A} , A_1 , u , U_p :

$$\bar{u} = (\bar{A} - A_1)U_p + u_1, \quad U_p \equiv \frac{u}{A}; \quad A \gg A_1, \quad u \gg u_1. \quad (12)$$

Животное можно считать аэробиянтом, если главная часть среднесуточного передвижения определяется полетом, т. е. если $\mathcal{L} \gg \mathcal{L}_1$, или $ut \gg u_1 t_1$, что при учете (11) эквивалентно неравенству: $\bar{u} \gg u_1$. Это освобождает (12) от трудноизмеримой величины $u_1 \equiv \mathcal{L}_1/t_1$:

$$\bar{u} = (\bar{A} - A_1)U_p, \quad \mathcal{L} \gg \mathcal{L}_1, \quad \text{или} \quad \bar{u} \gg u_1. \quad (13)$$

Если, как, например, для ласточек и стрижей, главная часть среднесуточных энергозатрат определяется полетом, т. е. $At \gg A_1 t_1$, что при учете (11) эквивалентно неравенству $\bar{A} \gg A_1$, то (13) упрощается до выражения

$$\bar{u} = \bar{A} U_p \approx \bar{A} u / A, \quad At \gg A_1 t_1, \quad \text{или} \quad \bar{A} \gg A_1. \quad (14)$$

Значения A и A_1 непосредственно наблюдаются. Для большинства птиц $\bar{A} + 1 \approx 2,5$; $A_1 + 1 \approx 1,5$ (Дольник, 1982), так что в (13) $\bar{A} - A_1 \approx 1$ и, следовательно, $U_p \approx \bar{u}$. В полете, по-видимому, всегда выполняется условие $a \gg b$, поэтому имеем: $\bar{u} \approx U_p \approx u_p$.

Коэффициент сопротивления в полете. Путем изменения ориентации тела животного относительно направления полета, степени расправленности крыльев, амплитуды взмахов и пр. величины подъемной силы L и подъемного коэффициента c_\perp могут меняться, что дает возможность животному летать с любой скоростью от $u=0$ (зависание) до некоторого u_{\max} . Величина максимальной скорости полета определяется максимально достижимыми уровнями активности a и минимально возможными значениями коэффициента сопротивления c (3).

Подъемная сила (9) равна нисходящему потоку импульса, передаваемому телом воздушным массам:

$$mg = C_\perp \rho c_\perp^2 u_\perp^2 / 2, \quad \text{или} \quad u_\perp = k_\perp \sqrt{gl}, \quad k_\perp^2 \equiv \frac{2g}{C_\perp \rho c},$$

где u_\perp — вертикальная скорость этих воздушных масс, k_\perp^2 — число Фруде для u_\perp . При максимальной расправленности крыльев C_\perp достигает своего максимального значения $C_{\perp \max}$, а скорость u_\perp достигает минимального значения $u_{\perp \min} = k_{\perp \min} \sqrt{gl}$. Величина $u_{\perp \min}$ есть скорость нисходящего потока воздуха в зависании (hovering), или, что то же самое, минимальная скорость равномерного падения неактивного животного³.

В области скоростей передвижения $u > u_{\perp \min}$ скорость $u_\perp \propto u$, а коэффициенты $C_\perp \propto c_\perp \propto (u/u_{\perp \min})^{-2}$ (точнее, $u = (C_\perp / c_\perp)^{1/2} u_\perp$). При этом вклад в c (3) индуцированного сопротивления, связанного с генерацией подъемной силы, мал, и коэффициент сопротивления c достигает своего минимального значения, определяемого паразитным сопротивлением наиболее обтекаемого расположения животного, которое практически не зависит от скорости (см. ниже). В этой области активность a растет $\propto (u/u_{\perp \min})^3$ (см. (3)), а коэффициент диссипации $\gamma = c/c_\perp$ растет $\propto (u/u_{\perp \max})^2$.

В области частичного зависания $u < u_{\perp \min}$ скорость $u_\perp = u_{\perp \min}$, $C_\perp = C_{\perp \max}$, а $c_\perp = C_{\perp \max} (u_{\perp \min} / u)^2$, при этом главная часть мощности животного расходуется на создание подъемной силы, коэффициент сопротивления c целиком определяется индуцированным сопротивлением и резко изменяется со скоростью. Теоретические предсказания (Tucker, 1974; Greenewalt, 1975; Pennycuik, 1975) для зависимости индуцированного сопротивления от скорости не согласуются с измерениями (Tucker, 1968; Bernstein et al., 1973; Tucker, 1972; Torre-Vueno, Larochelle, 1978). Эти измерения показывают, что зависимость коэффициента сопротивления c от скорости есть видовая характеристика полета, которая может быть найдена только эмпирически. Будем считать, что α не зависит от a в аэробных условиях. При наблюдаемой, не зависящей от скорости активности a (Bernstein et al., 1973; Tucker, 1972; Torre-Vueno, Larochelle, 1978) из (3) и (10) имеем: $c \propto (u/u_{\perp \min})^{-3}$, $\gamma \propto (u/u_{\perp \min})^{-1}$. Для волнистого попууга (Tucker, 1968) активность с ростом скорости уменьшается: $a \propto (u/u_{\perp \min})^{-1}$, что дает $c/\alpha \propto (u/u_{\perp \min})^{-4}$, $\gamma/\alpha \propto (u/u_{\perp \min})^{-2}$. Во всех наблюдаемых случаях с ростом скорости энергетическая цена $\varepsilon = \gamma/\alpha$ уменьшается $\propto (u/u_{\perp \min})^{-1}$ или $\propto (u/u_{\perp \min})^{-2}$ при $u < u_{\perp \min}$ и увеличивается $\propto (u/u_{\perp \min})^2$ (6), (10) при $u > u_{\perp \min}$, проходя через минимум $\varepsilon_{\min} = \gamma_{\min}/\alpha$ вблизи $u \sim u_{\perp \min}$. Этот минимум наблюдается для волнистого

³ Максимальная скорость вертикального падения: $u_{\perp \max} = k\sqrt{gl}$ при $\gamma=1$; при $c=0,3$: $k=58$, $u_{\perp \max}=210$ км/ч для $m=1$ кг, $u_{\perp \max}=96$ км/ч для $m=10$ г.

попугая (Tucker, 1968) и, по-видимому, находится на пределе измеренных скоростей для скворца (Torre-Bueno, Larochelle, 1978), чайки (Tucker, 1972) и вороны (Bernstein et al., 1973). В дальнейшем рассматривается область оптимальных скоростей $u > u_{\text{д.мин}}$ и под символом c понимается только минимальное значение этого коэффициента.

Из аэродинамических соображений с учетом немногочисленных измерений для птиц (Pennycuik, 1975) можно считать, что для большинства летающих животных коэффициент сопротивления c примерно одинаков. Поэтому примем:

$$c = c^m = \begin{cases} 0,3, & \text{Re} > 600 \text{ (Pennycuik, 1969, 1975),} \\ 0,6 c_{\text{ш}}(\text{Re}), & 6 < \text{Re} < 600, \\ 20/\text{Re}, & \text{Re} < 6 \text{ (закон Стокса),} \end{cases} \quad (15)$$

где $\text{Re} = lu/v$, $v_{\text{возд}} = 0,15 \text{ см}^2/\text{с}$, $c_{\text{ш}}(\text{Re})$ — эмпирическая кривая для шара с объемом V (Ландау, Лифшиц, 1954; Александер, 1970). Коэффициент пропорциональности в промежуточной области определен из условия сшивания с асимптотическими значениями. Индекс «м» означает, что коэффициент является модельным и может отличаться от истинных значений для живых организмов в полете. Ниже все величины, вычисленные при $c = c^m$ (15), снабжены индексом «м».

Полет животных разных размеров. При фиксированной готовности к полету b , известном коэффициенте сопротивления c уравнения (10) мы получаем возможность определить коэффициент диссипации γ — отношение силы сопротивления к весу и эффективность α по скорости u и метаболической мощности полета Q . Готовность к полету b (2) не может быть получена экстраполяцией к нулевым скоростям, как при наземном передвижении, ибо полет при фиксированных γ и c происходит при фиксированной скорости⁴. Так как $b \leq 1$, то отсутствие сведений о b при известных Q и q (2) вносит существенную неопределенность в значения активности a лишь при $a \sim 1$, что редко имеет место в полете.

В табл. 2 приведены значения всех величин, вычисленных по эмпирическим данным для Q , q и u при $c = 0,3$ при $m > 0,4$ г и $c = c(\text{Re})$ при $m < 0,4$ г. Готовность b не измеряли, поэтому в табл. 2 приведены полные величины A , E , α_{tot} , U_p , имеющие смысл для любых b . Однако всюду ниже будем считать, что выполнено условие $a \gg b$ и соответственно имеют место равенства:

$$A = a, \quad E = e, \quad \alpha_{\text{tot}} = \alpha, \quad U_p = u_p, \quad a \gg b.$$

Пределы изменения k и γ совместно с допустимыми пределами изменения эффективности α и активности a в кислородном балансе следующие:

$$13 \leq k \leq 31 \text{ (Re} > 10^6\text{)}; \quad 1 \leq a \leq 30; \quad 0 < \alpha \leq 0,25; \\ \gamma_{\text{мин}} \leq \gamma \leq \gamma_{\text{макс}}, \quad \text{при } c = c^m: \quad \gamma_{\text{мин}}^m = 0,02, \quad \gamma_{\text{макс}}^m = 0,2.$$

Граничная линия допустимых скоростей при фиксированных предельных значениях произведения αa определяется уравнением (3). На рис. 2 эта (почти горизонтальная) граница для скоростей и размеров изображена сплошной линией A_2B_2 при $\alpha a = 5$ ($\alpha = 0,25$; $a = 20$). Большие скорости могут развиваться птицами в кислородной задолженности. Отметим, что соответствующая граница для насекомых (см. табл. 1) с $\alpha a = 7,5$ ($\alpha = 0,25$; $a = 30$) лежит близко к границе для птиц, т. е. летающие насекомые могли бы достигать крупных размеров. Максимальные массы активно летающих животных, полученные из уравнения (3) по данным табл. 1 для λ , при заданных предельных значениях αa , следующие: неворобьиные птицы и млекопитающие $m \leq 120$ кг (Wilkie, 1959), $\alpha a \leq 5$; насекомые $m \leq 70$ кг, $\alpha a \leq 7,5$; рептилии $m \leq 1,4$ кг, $\alpha a \leq 7,5$, от-

⁴ По известной метаболической мощности полета Q , стандартному метаболизму q , скорости полета u , эффективности α и коэффициенту c или γ готовность b можно найти по формуле $b = (Q - \gamma t g u / \alpha) / q - 1$.

Скорость, энергетическая цена и эффективность полета животных

Объект	Таксо- номи- ческая группа	m, г	u, м/с	A	E	γ^M	$\alpha_{tot}^M \cdot 10^2$	U_p , м/с	$\alpha_{tot}^M \cdot 10^2$, м/с	Источник
Alaptus	i	$2 \cdot 10^{-6}$	0,05	1,0	80	0,05	0,08	0,05	0,33	1
Aphis	i	$7 \cdot 10^{-4}$	0,45	4,0	17	0,02	0,1	0,13	0,14	2
Drosophila	i	$9 \cdot 10^{-4}$	1,3	5,0	5,9	0,08	2	0,26	1,3	3
Aedes	i	$1,7 \cdot 10^{-3}$	0,17	3,3	24	(0,002)	(0,008)	0,05	—	12
Drosophila	i	$2 \cdot 10^{-3}$	2,1	10	6,0	0,1	2	0,21	1,9	3
Simulium	i	$2,1 \cdot 10^{-3}$	2,4	24	11	0,13	1	0,10	1,3	3
Simulium	i	$2,5 \cdot 10^{-3}$	1,2	7,0	7,3	0,03	0,4	0,17	0,4	3
Aedes	i	$2,5 \cdot 10^{-3}$	0,25	3,5	15	(0,002)	(0,01)	0,07	—	12
Aedes	i	$3,2 \cdot 10^{-3}$	0,69	4,7	8,1	0,02	0,2	0,15	0,2	3
Aedes	i	$3,9 \cdot 10^{-3}$	0,40	4,0	10	(0,003)	(0,03)	0,10	—	12
Aedes	i	$8,2 \cdot 10^{-3}$	0,89	14	17	0,01	0,06	0,064	0,05	3
Lucilia	i	0,030	8,3	75*	6,4	0,40	6*	0,11	4,5	3
Tabanus	i	0,062	2,5	33	8,3	0,03	0,4	0,076	0,2	3
Apis	i	0,10	8,3	95*	6,4	0,27	4*	0,087	2,4	3
Apis	i	0,10	2,2	29	7,7	0,02	0,3	0,076	0,2	3
Tabanus	i	0,16	2,0	15	4,1	0,01	0,2	0,13	0,1	3
Vespa	i	0,46	3,0	30	4,0	0,02	0,5	0,11	0,22	2
Aeschna	i	0,89	3,0	30	4,2	0,02	0,5	0,10	0,20	2
Schistocerca	i	2,1	3,5	20	2,2	0,02	0,8	0,13	0,26	2,3
Calypte costae	p	3,0	11	13	2,0	0,16	8	0,85	14	4
Archibochus colibris	p	3,7	11	10	2,0	0,14	8	1,1	15	4
Vermivora peregrina	p	11	19*	8,0	1,0	0,3	30*	2,4	70*	2
Spinus pinus	p	13	15	12	1,4	0,17	12	1,3	22	4
Dendroica striata	p	15	11	7,1	0,53	0,09	10	1,6	14	4
Hirundo rustica	p	18	6,4 (9)	2,8	0,61	0,03	4,6	2,3	6,5	6,13,14
Delichon urtica	p	20	7,1 (13)	1,7	0,34	0,03	10	4,2	14	6,13,14
Dendroica striata	p	21	11*	2,0	0,35	0,08	23*	5,5	44*	2
Fringilla coelebs	p	22	15	15	1,5	0,14	9	1,0	14	4
Fringilla coelebs	p	23	14	11	1,1	0,13	12	1,3	17	2
Fringilla montifringilla	p	23	16	14	1,2	0,17	12	1,1	20	4
Pyrrhula pyrrhula	p	30	14	14	1,5	0,11	8	1,0	11	4
Melopsittacus undulatus	p	35	10	11	1,3	0,05	4	0,8	4,0	2
Apus apus	p	41	9,0 (16)	4,0	0,38	0,03	7,4	2,3	6,4	4,11,14
Pronge subis	p	51	10	4,7	0,69	0,05	7	2,1	10	6,10
Sturnus vulgaris	p	73	17	8,6	0,65	0,12	18	2,0	23	7
Columba livia	p	254	13	18	0,71	0,05	7	0,7	3,5	2
Corvus ossifragus	p	275	11	5,4	0,80	0,03	4	2,0	3,6	8
Larus atricilla	p	277	12	4,7	0,60	0,04	7	2,6	3,6	9
Larus atricilla	p	350	13	10	0,38	0,04	11	1,3	5,6	6,10
Columba livia	p	384	16	14	0,40	0,06	15	1,1	7,0	4
Larus delawarensis	p	410	10	10	0,47	0,02	5,1	1,0	2,4	6,10
Anas platyrhynchos	p	1 000	20	13	0,28	0,07	25	1,5	10	4
Anser anser	p	3 000	19	13	0,20	0,05	25	1,5	7,5	1,10
Cygnus cygnus	p	10 000	19	12	0,12	0,03	25	1,6	4,8	1,10
Teratornis merriami	p	25 000	18	9,5	0,08	0,02	25	1,9	3,8	1,4

Примечание. Индексы: i — insecta, p — aves passerines, p — aves nonpasserines. Величины: m — масса тела (г), u — скорость полета (м/с); $A \equiv (Q-q)/q$ — полная активность, где Q и q — метаболические мощности в полете и в покое (для насекомых q приведен к наблюдаемой в полете температуре окружающей среды); $E \equiv Ag/mgu$ — полная энергетическая цена передвижения единицы веса; $g = 9,8 \text{ м/с}^2$, $\lambda = q/mg$ — основная метаболическая мощность единицы веса, в случае отсутствия измерений q величина λ вычислена по табл. 1; $U_p \equiv u/A$ — располагаемая скорость полета; $\gamma \equiv c \frac{2\rho c}{\rho} \cdot \frac{u^2}{gl} \equiv \gamma^M c/c^M$ — коэффициент диссипации, где $i \equiv (m/\rho)^{1/3}$, $\rho = 1 \text{ г/см}^3$, c и c^M — истинный и модельный (15) коэффициенты аэродинамического сопротивления; $\alpha_{tot} \equiv \gamma/E \equiv \alpha_{tot}^M c/c^M$ — полная эффективность полета. Так как $A \equiv a + b$, при $a \gg b$: $A = a$, $E = e$, $U_p = u_p$, $\alpha_{tot} = \alpha$, см. (10). Для полета комаров (источник 12) в условиях частичного зависания значения γ^M и α^M , полученные при $c^M = 0,6 c_{III} (Re) \sim 1$, приведены в скобках; истинные значения γ и α , по-видимому, в 10 раз больше и соответствуют $c \sim 10$. В графе u в скобках даны максимальные скорости длительного полета ласточек и стрижей. * — экстремальные значения, обсуждаемые в тексте. Источники: 1 — вычисления автора при заданных полужирным шрифтом значениях для летающих животных с известными экстремальными массами, 2 — Кокшайский, 1976; 3 — Tucker, 1970; 4 — Должник, 1969, 1975; 5 — Tucker, 1968; 6 — Hails, 1979; 7 — Torre-Bueno, Lagochelle, 1978; 8 — Bernstein et al., 1973; 9 — Tucker, 1972; 10 — Greenewalt, 1975; 11 — Oehme, 1968; 12 — Nays, Van Mandel, 1971; 13 — Люлева, 1971; 14 — Шведль, 1982.

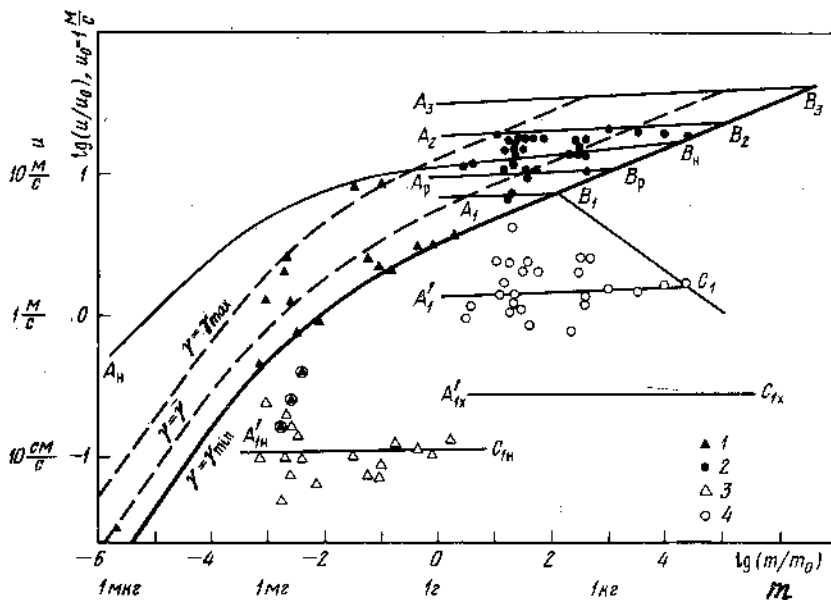


Рис. 2. Скорости полета животных разных размеров. Наблюдаемые скорости полета u : 1 — насекомые, 2 — птицы; располагаемые среднесуточные скорости полета $u_p = u/a$, $a = (Q - q)/q$, Q, q — метаболические мощности полета и покоя; 3 — насекомые, 4 — птицы. Толстая линия — линия постоянного коэффициента диссипации $\gamma = \gamma_{\min}$, штриховые линии $\gamma = \bar{\gamma}$ и $\gamma = \gamma_{\max}$, изгибы всех кривых связаны с зависимостью s от числа Рейнольдса Re . Остальные линии: $A_1B_1C_1$ — максимально возможная располагаемая скорость полета птиц $u_p = \alpha\lambda/\gamma$ при $\alpha = \alpha_{\max}$ (A_1C_1 при $\gamma \geq \gamma_{\min}$, B_1C_1 при $\gamma = \gamma_{\min}$); $A'_1C'_1$ — наблюдаемая располагаемая скорость полета птиц $u_p = \lambda/v = u_{p0}(m/m_0)^{u_p' / 3}$, $m_0 = 1$ г: $u_{p0} = (1,7 \pm 0,48)$ м/с, $u_p' / 3 = 0,020 \pm 0,069$, $N = 23$, $r^2 = 0,0036$; $A'_1C'_1$ — то же для ходьбы-бега гомойотермных (Горшков, 1983), $A'_1C'_1$ — то же для полета насекомых: $u_{p0} = (0,096 \pm 0,020)$ м/с, $u_p' / 3 = -0,029 \pm 0,039$, $N = 18$, $r^2 = 0,029$. Линии A_2B_2 — предел скорости длительного полета птиц (3) ($\alpha a = 5$, $\alpha = 0,25$, $a = 20$), B_2 — предел скорости и массы длительного полета гомойотермных; A_3B_3 — абсолютный предел скорости горизонтального полета птиц ($\alpha a = 25$, $\alpha = 0,25$, $a = 100$), B_3 — предел взлетных скорости и массы парителей; A_pB_p и A_nB_n — предел скорости длительного полета рептилий и насекомых соответственно ($\alpha a = 7,5$, $\alpha = 0,25$, $a = 30$). На линиях A_iB_i , где $i = 1, 2, 3, p, n$, коэффициенты диссипации γ изменяются с показателями $\gamma' = (2\lambda - 1)/3$ (10). Скорости, расположенные ниже линии $\gamma = \gamma_{\min}$, соответствуют полету в частичном зависании: $u < u_{1, \min}$. Эти скорости наблюдаются для комаров (обведены кружками). Данные взяты из табл. 2

куда следует, что ископаемые ящеры с размахом крыльев до 7 м были либо парителями, либо имели метаболические характеристики, отличные от современных рептилий.

Активности $a \sim 100$ у насекомых (*Lucilia, Apis*) характерны для передвижения в кислородной задохленности, в которой длительные полеты невозможны. По-видимому, в полете этих насекомых происходит повышение температуры тела до $\sim 40^\circ\text{C}$, т. е. на 20°C выше стандартной температуры окружающей среды. При $Q_{10} \approx 2,5$ значение основной метаболической мощности q возрастает в $Q_{10}^3 \sim 6$ раз и соответственно активность a (вычисленная в табл. 2 при 20°C) уменьшается в 6 раз (см. (2), (3)) и становится порядка 15. Возможно, что многие значения активностей для насекомых в табл. 2 завышены по той же причине. Величины v, γ и α не зависят от температуры тела в полете.

Полет комаров (*Aedes*, табл. 2, источник 12) происходит достоверно в режиме частичного зависания со скоростями $u \ll u_{1, \min}$. На это указывают помещенные в скобки anomalously малые значения γ и α , вычисленные в табл. 2 при коэффициенте сопротивления $s \sim 1$. Истинные значения γ и α , по-видимому, в 10 раз больше и соответствуют $s \sim 10$, которое целиком определяется индуцированным сопротивлением.

Скорости полета птиц измерены одновременно с метаболическими мощностями в аэродинамических трубах для *Melospittacus undulatus*,

Sturnus vulgaris, *Corvus ossifragus* и *Larus atricilla*. (Для остальных птиц скорости полета взяты из других данных и могут не вполне соответствовать развиваемой мощности полета. В большинстве случаев погрешности в значении скоростей, по-видимому, не превосходят 10—20%.) Для перечисленных птиц измерения проводили с различными углами наклонов аэродинамических труб (Tucker, 1968, 1972; Bernstein et al., 1973). Это дало возможность измерить величину μ , см. (7), (10):

$$\mu^{-1} \equiv \frac{\varepsilon(\theta) - \varepsilon(0)}{\sin \theta} = \alpha^{-1} \left\{ 1 + \frac{\gamma(\theta) - \gamma(0)}{\sin \theta} \right\}. \quad (16)$$

Измеренные значения μ оказались в пределах 20—50% как для $\theta > 0$, так и для $\theta < 0$, что в 5—10 раз превосходит значения α для этих птиц в табл. 2, вычисленные при $c = 0,3$. Это означает, что

$$\gamma(\theta) < \gamma(0) \text{ при } \theta > 0, \quad \gamma(\theta) > \gamma(0) \text{ при } \theta < 0.$$

Согласно определению (7), $\gamma(\theta) \geq 0$. Отсюда при $\theta > 0$ может быть получена нижняя граница на истинную величину эффективности α : $\gamma(\theta) = \alpha \varepsilon(\theta) - \sin \theta > 0$, т. е. $\alpha \geq \sin \theta / \varepsilon(\theta)$. При $\theta < 0$ имеем лишь условие $\gamma(\theta) \geq \gamma(0) > 0$ и ограничение на α получить нельзя. При $\theta > 0$ измерения проводились только для попугая (Tucker, 1968), что дает $\alpha \geq 4\%$, откуда имеем: $\gamma = \alpha \varepsilon \geq 0,05$, $c = \gamma c^m / \gamma^m \geq 0,3$, $\gamma = \gamma(0)$, $\varepsilon = \varepsilon(0)$. Эти значения согласуются со значениями в табл. 2 при условии, что $\gamma(\theta) \ll \gamma(0)$. В предположении $\gamma(\theta) = \gamma(0)$, как это сделано во всех работах, имеем $\alpha > 0,2$, $\gamma > 0,3$ и, следовательно, $c > 1,8$, что противоречит прямым аэродинамическим измерениям даже для мертвых моделей (Pennicuck, 1969, 1975).

Аномально большие эффективности α у птиц *Vermivora peregrina* и *Dendroica striata* указывают на то, что либо завышены скорости полета этих птиц, либо полет происходит с использованием энергии воздушных потоков. Аналогичное явление возникает у ласточек и стрижей, если для средних скоростей полета этих птиц использовать значения $\sim (45 \div 60)$ км/ч, которые принимались ранее (Oehme, 1968; Дольник, 1969; Люлеева, 1971; эти скорости приведены в скобках в табл. 2).

Располагаемая скорость полета u , для ласточек и стрижей, весь день проводящих в воздухе, у которых $a \approx \bar{a}$, не должна существенно отличаться от реальной скорости полета (см. (14)). Это фактически имеет место для ласточек, однако нарушено для стрижей (табл. 2), что указывает либо на завышенность измеренной активности полета a , либо на аномально большую среднесуточную активность $\bar{a} \approx 4$ у стрижей.

Бег животных сопровождается трением о землю, полет — о воздух. С ростом скорости бега трение о землю не меняется, трение о воздух возрастает $\propto u^2$. Максимальные скорости бега достигаются при равенстве диссипаций энергии за счет трения о землю и о воздух (Горшков, 1983). В результате скорости полета и максимальные скорости бега определяются одним и тем же уравнением: $u = k\sqrt{gl}$ (10). При рекордных скоростях бега $k = 13$ для животных любых размеров (Горшков, 1983), т. е. бег происходит при $k \leq 13$. Согласно данным табл. 2, рис. 3, в полете $k = 17,4$ для всех размеров животных ($k^2 = 2\gamma/\rho \cdot c \approx \gamma^m \cdot 10^3$ при $Re > 100$), причем для птиц $k \geq 13$ (для насекомых $k \geq 11$ при $Re > 100$). Таким образом, величину $k = 13$ можно считать переходным значением от бега к полету (см. Горшков, 1983).

При фиксированном k скорости полета изменяются с размером по закону $u \propto l^{1/2} \propto m^{1/2}$ при $Re \gg 60$ ($c = \text{const}$); $u \propto m^{1/3}$ при $Re \ll 60$ ($c \propto (Re)^{-1}$). При $a \gg b + 1$ и $Re \gg 60$ полная мощность передвижения $Q \approx \approx aq = um\gamma g/\alpha \propto mu/\alpha \propto m^{1/2}$ как в полете, так и в беге при не зависящей от скорости α (Wilkie, 1959).

Уменьшение с ростом l энергетической цены полета $\varepsilon = \gamma/\alpha$ обусловлено, так же как и в беге, увеличением α (рис. 3). Наклоны линий для ε (рис. 1) и для α (рис. 3) не зависят от выбора величины коэффициента сопротивления и примерно равны в полете и беге. При выборе $c = c^m$ (15) величины α в полете и беге (рис. 3) различаются в 3—4 раза у живот-

ных равных размеров. При этом $\alpha_{\max} \approx 0,25$ достигается в полете при $m \sim 1$ кг, в беге — при $m \sim 100$ кг.

Если эффективность α не зависит от вида передвижения, это означает, что коэффициенты сопротивления с живых аэробиянтов в 3—4 раза ниже общепринятых модельных (15). Полагая, что α одинаково в полете и беге у животных равных размеров, можно получить связь между

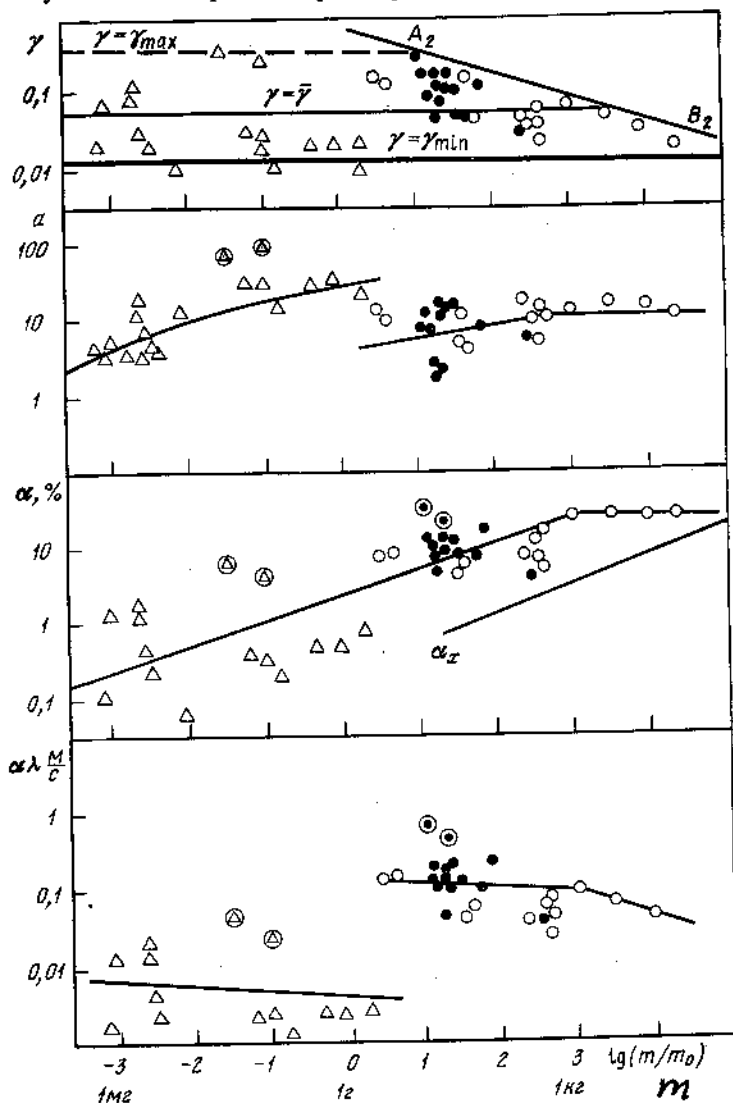


Рис. 3. Коэффициент диссипации, активность и эффективность полета. Обозначения те же, что и на рис. 1. Линии — описание наблюдаемой корреляции функциями $z = z_0(m/m_0)^{z'/3}$, $m_0 = 1$ г, $z = \gamma$, α : $\gamma_0 = 0,055 \pm 0,010$, $\gamma'/3 = 0,027 \pm 0,036$, $N = 38$, $r^2 = 0,014$; $\alpha = \gamma/\varepsilon$, $\alpha_0 = (2,4 \pm 0,44)\%$, $\alpha'/3 = 0,29 \pm 0,042$, $N = 41$, $r^2 = 0,56$ при $\alpha < \alpha_{\max}$ ($\alpha_0 \approx \gamma_0/\varepsilon_0$, $\alpha' \approx \gamma' - \varepsilon'$, что указывает на отсутствие корреляции между ε и γ); линия α_x — эффективность ходьбы и бега: $\alpha_{x0} = (4,2 \pm 0,3)\%$, $\alpha_x'/3 = 0,32 \pm 0,02$, $m_0 = 1$ кг (Горшков, 1983). Линии для α и $\alpha\lambda$ выражаются через линии для λ (табл. 1), γ и α . Кружками обведены экстремальные данные, обсуждаемые в тексте

истинными (не зависящими от моделей) коэффициентами c для бегающих и летающих животных. Согласно (10), имеем $\alpha = \gamma/\varepsilon \equiv (k^2/\varepsilon) (\rho_r c/2\rho)$. Приравнявая эффективности в полете и беге, имеем $c_r/c = k^2 \varepsilon_r/k_r^2 \varepsilon$, где индексом r снабжены соответствующие величины для бега. Учитывая, что $k_r \leq 13$, $\varepsilon_r = 9,1(m/m_0)^{0,30}$ (Горшков, 1983) для бега и $k \geq 13$, $\varepsilon = 1,9(m/m_0)^{0,24}$ (рис. 1) для птиц в полете, $m_0 = 1$ г, получим, что отношение $c_r/c \geq 4,8$ и в пределах ошибок не зависит от l . Следовательно, для живых птиц $c \leq 0,1$ (вместо $c^x \sim 0,3$) и соответственно $\gamma_{\min} \leq 0,005$ и

$\gamma_{\max} \leq 0,05$ (вместо $\gamma_{\min} \sim 0,02$ и $\gamma_{\max} \sim 0,2$), причем у всех летающих птиц $\alpha < 7\%$. Это означало бы, что аэродинамические характеристики живых аэрионтов в несколько раз превосходят лучшие технические достижения для самолетов (Александр, 1970; Кокшайский, 1970).

Масштабная инвариантность. Все измеримые величины являются размерными. Безразмерные величины появляются как отношение различных измеримых величин с одинаковой размерностью, например u^2/gl , u/u_{Lmin} или $Re = ul/v$. Корреляция в изменении двух величин различных размерностей не должна зависеть от выбора единиц измерения и может быть установлена только между построенными для каждой из них безразмерными комбинациями (см. (10)). Если для измеряемого объекта не существует характерных величин той же размерности, то безразмерная комбинация может быть составлена только из отношения изменения величины dz (или dl) к самой величине z (или l). В этом случае связь между изменениями величин разных размерностей, например dz и dl , малыми по сравнению с самими величинами (z и l), может иметь только следующий вид:

$$\frac{dz}{z} = z' \frac{dl}{l}, \quad dz' = \psi(z') \frac{dl}{l}. \quad (17)$$

Малое приращение безразмерной величины dz' может быть пропорционально малому приращению безразмерной величины dl/l (или dz/z) с коэффициентом пропорциональности, равным произвольной функции от единственной конечной безразмерной величины z' . Это и записано во втором уравнении (17). Вид $\psi(z')$ определяется динамическими законами (Gell-Mann, Low, 1954). Общее решение (17) имеет вид:

$$y - y_0 = f(x - x_0), \quad (18)$$

$$x \equiv \lg l, \quad x_0 \equiv \lg l_0, \quad y \equiv \lg z, \quad y_0 \equiv \lg z_0,$$

где функция f однозначно связана с ψ . Характерной особенностью (18) является сохранение вида функции f при произвольном изменении масштаба l_0 , определяющего начало отсчета в логарифмической шкале x_0 . Масштаб z_0 фиксируется выбором l_0 при измеренных в тех же единицах z и l . Из (17) и (18) видно, что функция (18) заметно изменяется на интервалах $\Delta l \sim l$ (Горшков, 1981). В частном случае постоянного z' в определенной области размеров ($\psi(z') = 0$) имеем масштабно инвариантную (scaling) зависимость (см. табл. 1):

$$\lg\left(\frac{z}{z_0}\right) = z' \lg\left(\frac{l}{l_0}\right), \quad \text{или} \quad \frac{z}{z_0} = \left(\frac{l}{l_0}\right)^{z'}, \quad z' \equiv \frac{d \lg\left(\frac{z}{z_0}\right)}{d \lg\left(\frac{l}{l_0}\right)}. \quad (19)$$

Зависимость (19) может возникать также и при наличии выделенного масштаба. В этом случае (в силу линейности законов динамики) показатель z' равен простому рациональному числу. Например, зависимость $u = k\sqrt{gl}$, $k = \text{const}$, может быть записана в виде (19) при $z \equiv u$, $z' = 1/2$, $u_0 = k\sqrt{gl_0}$.

Зависимость (19) обычно используется для обработки результатов биологических измерений (см. табл. 1). Точки резких изменений постоянных наклонов z' соответствуют внешним выделенным размерам. В случае α , e , u_p это массы тела, при которых α достигает значений α_{\max} (5).

Плавание

Плавание осуществляется в среде с $\rho_c = \rho$, где вес тела уравновешивается выталкивающей силой и подъемная сила отсутствует ($c_{\perp} = 0$). Энергетика плавания не зависит от веса. Поэтому характерной величи-

ной, определяющей передвижение, является не метаболическая мощность на единицу веса $q/mg \equiv \lambda$, а метаболическая мощность $q/cl^2 \equiv j/c$ (табл. 1), приходящаяся на единицу характерной поверхности cl^2 , и соответственно метаболическая скорость $\omega \equiv (2j/\rho)^{1/2}$ (4). Уравнения (4) для плавания, выражающие закон сохранения энергии, можно переписать в виде:

$$u = \left(\frac{\alpha a}{c}\right)^{1/2} \omega, \text{ или } a = \frac{c}{\alpha} \left(\frac{u}{\omega}\right)^2. \quad (20)$$

При постоянном отношении c/α активность a должна возрастать $\propto u^3$. Однако экспериментальные данные показывают более слабую зависимость a от u , близкую к $a \propto u^2$. Это означает, что отношение c/α зависит от скорости u . Сводка эмпирических данных длительного плавания рыб (Кляшторин, 1982) (при учете статистически средней связи длины рыбы L с универсальным размером l (1), имеющей вид $L=5,0 l$ (Численко, 1981; Brett, 1965), необходимой для вычисления метаболической скорости ω рыбы по табл. 1) соответствует следующей зависимости c/α от u :

$$\frac{c}{\alpha} = \frac{\alpha_1}{c_1} \left(\frac{u}{u_1}\right)^n, \quad \frac{\alpha_1}{c_1} = 26, \quad n = 1,07 \pm 0,06; \quad (21)$$

$$0,14 \text{ м/с} \leq u \leq u_1 = 1 \text{ м/с}, \quad 1,5 \text{ см} \leq l \leq 9 \text{ см}, \quad (22)$$

где пределы (22) означают границы интервала скоростей и размеров, в которых проверена закономерность (21). Наличие зависимости от u и отсутствие зависимости от l при произвольном изменении скоростей и размеров означает, что соотношение (21) не есть проявление зависимости от числа Рейнольдса $Re=ul/\nu$. Зависимость (21) соответствует поведению $a \propto u^{2-n} \sim u^2$. Наблюдаемая закономерность (21) совместима как с постоянством $c \geq 0,01$ и ростом со скоростью α в интервале $0,03 < \alpha < 0,25$, так и с постоянством $\alpha \leq 0,25$ и уменьшением со скоростью c в интервале $0,08 > c > 0,01$ (см. Матюхин, 1973), а также с изменением обеих величин. Отметим, что с выходом эффективности α на максимально допустимые значения $\alpha_{\max}=0,25$ (5) и коэффициента сопротивления на минимально допустимые значения $c_{\min} \sim 0,01-0,001$ (Алеев, 1976) изменение отношения коэффициентов со скоростью (21) должно прекращаться (см. Матюхин, 1973).

В кислородной задолженности максимальные наблюдаемые активности и эффективности являются универсальными и достигают значений $a_{\max} \approx 130$, $\alpha_{\max} \approx 0,4$ (Горшков, 1983). Рекордные скорости крупных рыб с $l \sim 1$ м и $\omega \approx 0,5$ м/с (табл. 1) достигают величин $u_{\max} = 30$ м/с (Алеев, 1976). Из (20) получаем, что коэффициенты c при таких скоростях имеют порядок $c_{\min} \approx 2 \cdot 10^{-4}$. Если считать, что c у живых рыб и неживых моделей совпадают, т. е. $c_{\min} = c_{\min}^M \approx 10^{-2}$, то получим, что либо при $a_{\max} = 130$ имеем $\alpha_{\max} = (c_{\min}^M / a_{\max}) (u/\omega)^2 \approx 40$, что нарушает закон сохранения энергии: $\alpha_{\max} \leq 1$, либо при $\alpha_{\max} \approx 0,4$ имеем $a_{\max} \approx 10^4$, что никогда не наблюдалось у животных («парадокс Грея») ⁵.

Если считать экстремальные величины a_{\max} , α_{\max} , c_{\min} универсальными, не зависящими от размера тела l , то пиковые скорости плавания должны изменяться с показателем $u'_{\max} = \omega'$, см. (19), т. е. слабо зависеть от размеров (табл. 1). Это фактически имеет место для рыб с массой $m \geq 100$ кг (Алеев, 1976). Однако для рыб меньших размеров $u'_{\max} \approx 0,7-0,9$ (данные Алеева, 1976: $u'_{\max} = 0,69$; данные Ву, 1980: $u'_{\max} = 0,88$). Это однозначно указывает на то, что активность a у этих рыб падает с уменьшением размера и не достигает универсального предела $a_{\max} \approx 130$.

⁵ Коэффициент сопротивления для уставших и зависающих на леске в потоке воды рыб может также существенно превосходить коэффициенты сопротивления свободно плывущей рыбы. Предположение о совпадении этих коэффициентов (Матюхин, 1973) приводит к высоким значениям эффективностей плавания в кислородном балансе, нарушающем условие (5).

Для истинных гидробионтов, единственным видом передвижения которых является плавание ($A_1 = u_1 = 0$ в (11)), выражение для среднесуточной скорости передвижения \bar{u} определяется формулой (14). При $b = 0$ и $n = 1$ из (20), (21) и (14) имеем:

$$\bar{u} = \bar{a}u_p = \left(\frac{\bar{a}}{a}\right)^{1/2} \bar{u}_{\max}, \quad \bar{u}_{\max} \equiv \left(\frac{\alpha\bar{a}}{c}\right)^{1/2} = u_{\min}. \quad (23)$$

Активность $a \geq a_{\min} = \bar{a}$, ибо животное должно растратить всю свою среднесуточную энергию. Наибольшая среднесуточная скорость (23) достигается при наименьшем $a = \bar{a}$, что справедливо при любом $n < 2$. При этом животное должно круглосуточно сохранять активность с минимальной скоростью плавания u_{\min} (совпадающей с \bar{u}_{\max})⁶. Плавающим животным энергетически выгоднее круглосуточно сохранять низкую активность, чем чередовать высокую активность с периодами покоя, что необходимо в полете и выгодно при передвижении по земле (Горшков, 1982а, 1983). Отсутствие зависимости α/c от размеров в (21) означает, что в приближении $\omega' = 0$ (см. табл. 1) среднесуточная скорость плавания u_p при $a = \bar{a}$, аналогично ходьбе и полету, не зависит от размеров для рыб в пределах (22).

Зависимость (21) не противоречит предположению об универсальной зависимости эффективности от размеров тела l , наблюдаемой при наземном передвижении: $\alpha \approx 0,5\%$ (l/l_0), $l_0 = 1$ см (рис. 3), и отсутствию зависимости α от активности a (и скорости u)⁷, если предположить, что в пределах (22) имеет место зависимость коэффициента сопротивления от скорости и размера вида:

$$c \approx 2 \cdot 10^{-2} \frac{l}{u} \cdot \frac{u_0}{l_0}, \quad l_0 = 1 \text{ см}, \quad u_0 = 1 \text{ см/с}.$$

Такая зависимость не противоречит существующим эмпирическим данным (Матюхин, 1973). Для однозначного заключения о характере зависимости эффективности плавания от размера тела необходимы дополнительные измерения α и c .

Таким образом, эмпирические данные для любых животных и любых видов передвижения могут быть согласованы с предположением об универсальной зависимости эффективности передвижения от размеров тела, с отсутствием зависимости от активности в кислородном балансе и выходом на максимально возможную эффективность для всех животных любых размеров в кислородной задолженности.

Автор благодарен Т. И. Блюменталь, Г. Г. Винбергу, В. Р. Дольнику, И. М. Кержнеру, Л. И. Липатову, Л. С. Люлеевой, Л. В. Соколову, В. А. Тряпицыну, С. Г. Шерману и М. Л. Яблонкевичу за обсуждения и помощь.

Список основных обозначений

Независимые переменные

l , см — универсальный размер животного;
 w , м/с — метаболическая скорость;

⁶ Полная располагаемая скорость U_p связана с полной энергетической ценой передвижения E соотношением $E = Aq/mgu = \lambda/U_p$. Поэтому максимум \bar{u} и U_p (14) соответствует минимуму E (Горшков, 1983). При $b \neq 0$ величина $\bar{u} \propto a^{1/2-n}/(a+b)$ и имеет максимум при $a = b/(2-n)$. Если $b/(2-n) > a$, то $u_{\max} > u_{\min}$ (Горшков, 1982а). Отметим, что часто вычисляемый минимум энергетической цены существования $\bar{E}_{\text{tot}} = (A+1)q/mgu$ (Бу, 1980; Кляшторин, 1982) не соответствует максимуму \bar{u} при фиксированном A , ибо стандартный обмен происходит непрерывно независимо от наличия или отсутствия передвижения.

⁷ Общий КПД η , определяемый как отношение механической работы $\alpha a q$ к полной метаболической мощности $(A+1)q$, равен: $\eta = \alpha a/(a+b+1)$ и возрастает с ростом a в области $a \leq b+1$ при постоянном α (Brody, 1945; Матюхин, 1973; Кляшторин, 1982).

a — активность передвижения;
 b — готовность к передвижению;
 α — эффективность передвижения (чистый КПД);
 ϕ — угол подъема или спуска;
 c — коэффициент сопротивления (отличается множителем от коэффициента лобового сопротивления C), $c(\phi) \neq c(0)$;
 u , м/с — скорость передвижения;
 u_{\perp} , м/с — вертикальная скорость воздушных масс, создающих подъемную силу в полете;
 $u_{\perp \min}$, м/с — скорость нисходящих воздушных масс в зависании (выделенная характерная скорость приближенно равна минимальной скорости свободного падения неактивного животного с расправленными крыльями, при $u \sim u_{\perp \min}$ коэффициент диссипации γ и чистая энергетическая цена полета $\epsilon = \gamma/\alpha$ проходят через минимум).

Используемые физические константы (выделенные характерные размерные величины)

$\rho = 10^3$ кг/м³ — плотность живого организма;
 $\rho_c = 1,2 \cdot 10^{-3} \rho$ — плотность воздуха;
 $g = 9,8$ м/с² — ускорение свободного падения.

Переменные, выражающиеся через независимые

$m \equiv \rho l^3$, г — масса организма;
 $j \equiv \rho \omega^3 / 2$, Вт/м² — стандартная метаболическая мощность, приходящаяся на единицу среднего сечения организма;
 $\lambda \equiv j / \rho g l$, м/с — стандартная метаболическая мощность, приходящаяся на единицу веса организма;
 $q \equiv j l^2 \equiv \lambda m g$, Вт — стандартная метаболическая мощность организма (BMR);
 $Q(u) \equiv (a + b + 1) q$, Вт — полная мощность передвигающегося животного;
 $A \equiv a + b$ — полная активность;
 $\epsilon \equiv a q / m g u$ — чистая энергетическая цена передвижения единицы веса на единичное расстояние;
 $E \equiv A q / m g u$ — полная энергетическая цена передвижения единицы веса на единичное расстояние;
 $c_{\perp} \equiv (2\rho/\rho_c) (g l / u^2)$ — подъемный коэффициент (отличается множителем от коэффициента подъемной силы C_L), рассчитанный на скорость u ;
 $D \equiv -c \rho_c u^2 l^2 / 2$ — сила сопротивления; $D(\phi) \neq D(0)$. $\gamma \equiv |D| / m g$ — коэффициент диссипации (в полете: $\gamma = c / c_{\perp}$, γ^{-1} — отношение подъемной силы к величине силы сопротивления);
 $k^2 \equiv 2\rho \gamma / \rho_c c = u^2 / g l$ — число Фруде для скорости u ;
 $C_{\perp} \equiv (2\rho/\rho_c) (g l / u_{\perp}^2)$ — подъемный коэффициент, рассчитанный для скорости u_{\perp} ;
 $k_{\perp}^2 \equiv 2\rho / C_{\perp} \rho_c = u_{\perp}^2 / g l$ — число Фруде для скорости u_{\perp} ;
 $u_p \equiv u/a$, м/с — располагаемая скорость передвижения (приближенно равна среднесуточной скорости передвижения);
 $U_p \equiv \frac{u}{A}$, м/с — полная располагаемая скорость передвижения;
 $\alpha_{\text{tot}} \equiv \gamma/E$ — полная эффективность передвижения.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев Ю. Г. Нектон. Киев: Наук. думка, 1976, с. 453.
 Александер Р. Биомеханика. М.: Мир, 1970, с. 339.
 Винберг Г. Г. Зависимость энергетического обмена от массы тела у водных пойкилотермных животных. — Журн. общ. биол., 1976, т. 37, № 1, с. 56.
 Ву Т. О масштабном эффекте для передвижения водных животных. — В кн.: Биогидродинамика плавания и полета. М.: Мир, 1980, с. 79—112.

- Гориков В. Г. Распределение потоков энергии по организмам разных размеров.— Журн. общ. биол., 1981, т. 42, № 3, с. 417.
- Гориков В. Г. Энергетика передвигающихся животных.— Экология, 1982а, т. 1, с. 1.
- Гориков В. Г. Энергетика биосферы. Л.: ЛПИ им. М. И. Калинина, 1982б, с. 79.
- Гориков В. Г. Мощности и скорости передвижения животных разных размеров.— Журн. общ. биол., 1983, т. 44, № 5, с. 661.
- Дольник В. Р. Биоэнергетика летящей жтицы.— Журн. общ. биол., 1969, т. 30, № 3, с. 273.
- Дольник В. Р. Миграционное состояние птиц. М.: Мир, 1975, с. 397.
- Дольник В. Р. Энергетический метаболизм и размеры животных.— Журн. общ. биол., 1978, т. 39, № 5, с. 805.
- Дольник В. Р. Методы изучения бюджетов времени и энергии у птиц.— В кн.: Бюджеты времени и энергии у птиц в природе: Тр. Зоол. ин-та. Т. 113. Л.: Наука, 1982, с. 3.
- Кляшторин Л. Б. Водное дыхание и кислородные потребности рыб. М.: Легпищепром, 1982, с. 198.
- Кокшайский Н. В. Энергетика полета насекомых и птиц.— Журн. общ. биол., 1970, т. 31, № 4, с. 527.
- Ландау Л. Д., Лифшиц Е. М. Механика сплошных сред. М.: Наука, 1954, с. 588.
- Люльева Д. С. Некоторые особенности биологии ласточек в период миграции.— В кн.: Экологические и физиологические аспекты перелетов птиц: Тр. Зоол. ин-та. Т. 50. Л.: Наука, 1971, с. 183.
- Матюхин В. А. Биоэнергетика и физиология плавания рыб. Новосибирск: Наука, 1973, с. 154.
- Цвелых А. Н. Различия в скорости полета у ласточек.— Зоол. журн., 1982, т. 61, № 5, с. 742.
- Численко Л. Л. Структура фауны и флоры в связи с размерами организмов. М.: МГУ, 1981, с. 208.
- Bernstein M. H., Thomas S. P., Schmidt-Nielsen K. Power input during flight of the fish-crow, *corvus ossifragus*.— J. Exptl Biol., 1973, v. 58, № 3, p. 401.
- Brett J. R. The relation of size to rate of oxygen consumption and sustained swimming speed of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*).— J. Fish. Res., 1965, v. 22, № 10, p. 1491.
- Brody S. Bioenergetics and Growth. N. Y.: Reinhold, 1945, p. 985.
- Cohen Y., Robbins C. T., Davitt B. B. Oxygen utilization by Elk Calves during horizontal and vertical lokomotion compared to other species.— Comp. Biochem. Physiol., 1978, v. 61A, № 1, p. 43.
- Gell-Mann M., Low F. F. Quantum electrodynamics at the small distances.— Phys. Rev., 1954, v. 95, № 9, p. 1300.
- Greenewalt C. H. Dimensional relationships for flying animals.— Smith. Mis. Coll., 1962, v. 144, № 1, p. 46.
- Greenewalt C. H. The Flight of birds.— Trans. Amer. Phylos. Soc., 1975, v. 65, № 4, p. 1.
- Hails C. J. A comparison of flight energetics in hirundines and other birds.— Comp. Biochem. Physiol., 1979, v. 63A, № 4, p. 581.
- Kendeigh S. C., Dolnik V. R., Gavrilov V. M. Avian energetics.— In: Granivorous birds in ecosystems/Eds Pinowski J., Kendeigh S. C. IBP, Cambridge: Univ. Press, 1977, v. 12, p. 127.
- Kleiber M. The fire of life. N. Y.: J. Wiley, 1961, p. 320.
- Lasiewsky R. C., Dawson W. R. Re-examination of the relation between standard metabolic rate and body weight in birds.— Condor, 1967, v. 69, № 1, p. 13.
- Nays J. K., Van Handel E. The fuel for sustained mosquito flight.— J. Insect. Physiol., 1971, v. 17, № 3, p. 471.
- Oehme H. Der Flug des Mauerseglers (*Apus apus*).— Biol. Zbl., 1968, B. 87, № 3, S. 287.
- Pennycuik C. J. The mechanics of bird migration.— Ibis, 1969, v. 111, № 4, p. 525—556.
- Pennycuik C. J. Mechanics of flight.— In: Avian Biology. V. 5/Eds Farner D. S., King J. R. N. Y.: Acad. Press, 1975, p. 1—76.
- Torre-Bueno J. R., Larochelle J. The metabolic coast of flight in unrestrained birds.— J. Exptl Biol., 1978, v. 75, № 2, p. 223—229.
- Tucker V. A. Respiratory exchange and evaporative water loss in the flying budgerigar.— J. Exptl Biol., 1968, v. 48, № 1, p. 67—87.
- Tucker V. A. Energetics cost of locomotion in animals.— Comp. Biochem. Physiol., 1970, v. 34, № 7, p. 841—846.
- Tucker V. A. Metabolism during flight in the laughing gull *Larus articala*.— Amer. J. Physiol., 1972, v. 222, № 2, p. 237—245.
- Tucker V. A. Energetic of natural avian flight.— In: Avian Energetics/Ed. Paynter R. A. Cambridge, Mass.: Publ. Nuttall. Ornitol. Club., 1974, № 15, p. 298.
- Wilkie D. R. The work output of animal: flight by birds and by man-power.— Nature, 1959, v. 183, № 4674, p. 1515.

ENERGETICAL EFFICIENCY OF FLIGHT AND SWIMMING

V. G. GORSHKOV

*Leningrad Nuclear Physics Institute, Acad. Sci. USSR,
Gatchina, Leningrad district*

Summary

The efficiency α of movement of animals at high speed u is equal to the ratio of mechanical power (Tu) to metabolic one (Q). The thrust $T = -D(\theta) + mg \sin \theta$, where θ is lift angle, $D(\theta)$ is drag. The measurement of Q upon movement on treadbans and in wind tunnel with different angles θ does not allow to determine the efficiency α as $D(\theta) \neq D(0)$. The calculation of α in the assumption $D(\theta) = D(0)$ leads to too high values of α , up to nonsense value $\alpha > 1$. At the high flight speed the induced drag is small and drag coefficient c of the live flying animals is close to the constant values. At $c = c^m$, where c^m is the known drag coefficient of nonlive models, the flight efficiencies α for different animals were found by the measured values of body mass m , metabolic power and flight speed. The correlation of α with the mass m has the form $\lg(\alpha/\alpha_{\max}) = \alpha_1 \lg(m/m_{cr})$, where $\alpha_{\max} = 0.25$, $\alpha_1 = 0.29 \pm 0.042$, $m_{cr} = 3.2$ kg in flight and $\alpha_1 = 0.32 \pm 0.016$, $m_{cr} = 260$ kg in running; α_1 does not depend on the value of c^m , m_{cr} depend on the value c^m . The dependence of α upon m may have a universal form provided that $c_r/c \geq 5$, where c_r is the air drag coefficient of live running animals. The data of swimming do not contradict as well the universal dependence α upon m .
