

АКАРОКОМПЛЕКСИ ПРОМИСЛОВИХ САДІВ УКРАЇНИ ТА ОСОБЛИВОСТІ ЇХ СТРУКТУРИ. АКИМОВ І. А., КОЛОДОЧКА Л. О., ПАВЛИЧЕНКО П. Г., ВОЙТЕНКО А. М., КУЛЬЧИЦЬКИЙ О. Г., ВІННИК О. М., ПОГРЕБНЯК С. Г.— ВЕСТН. ЗООЛ., 1993, № 6.— Екологічна різноманітність представників акарокомплексу може забезпечити формування розгалужених ланцюгів живлення на базі розглянутих видів. Найвність прошарку представників акарокомплексу, що мають середні показники трапляння може слугувати індикатором сталості агроценозу плодового саду.

INDUSTRIAL ORCHARD MITE ASSOCIATIONS IN UKRAINE AND THEIR STRUCTURAL PECULIARITIES. AKIMOV I. A., KOLODOCHKA L. A., PAVLITSHENKO P. G., VOITENKO A. N., KULCZYCKI A. G., VINNIK E. N., POGREBNYAK S. G.— VESTN. ZOOL., 1993, N 6.— Ecological diversity of mite associations resulted in forming network alimentary chains based upon species considered. A layer of average occurrence species might represent an indicator for mite coenosis of a fruit orchard.

УДК 598.2:591.174:591.47

А. Н. Цвельх

ИЗУЧЕНИЕ ПОЛЕТА ПТИЦ НА УКРАИНЕ

СООБЩЕНИЕ I. ИССЛЕДОВАНИЕ СВОБОДНОГО ПОЛЕТА

Способность к полету — важнейшая биологическая черта птиц. Традиционно проблемы, связанные с полетом птиц, широко изучаются в наиболее развитых странах: Германии, США, Великобритании, СНГ. Несмотря на значительный прогресс в этой области, достигнутый за последние десятилетия, круг вопросов, касающихся полета птиц, постоянно расширяется. Над этой проблемой работают не только биологи, но и представители других наук. Для успешной ориентации в постоянно растущем потоке информации большую пользу приносит появление обзоров, суммирующих достижения какой-либо лаборатории или же результаты исследований, посвященных определенному аспекту проблемы. Особый интерес представляют исчерпывающие обзоры, обобщающие все исследования, проведенные в какой-либо стране. Примером могут быть блестящие работы, отражающие существенный вклад российских (Кокшайский, 1982) и немецких (Nahligall, 1984) ученых в изучение полета птиц. В этой работе мы попытаемся осветить вклад украинских исследователей в изучение этого вопроса*.

В разное время исследования проводились в Харьковском и Киевском университетах, Институте биологии южных морей (Севастополь), Институтах зоологии и гидродинамики АН Украины (Киев). Первые публикации появились в середине 60-х годов. Это работы М. А. Есильевской об эколого-морфологических адаптациях к полету у жаворонков (1965—1967) и пионерная работа А. Б. Кистяковского (1967) о полете птиц над экраном и глиссировании. В дальнейшем круг вопросов значительно расширился, а количество исследователей, работающих в этой области, возросло. Усилия украинских ученых концентрировались, в основном, на изучении морфологических и экологических адаптаций к полету. Особое внимание уделялось малоизученным сторонам биологии свободного полета птиц, т. е. в настоящее время, благодаря различным экспериментам и теоретическим разработкам, нет недостатка в гипотезах о том, как должны летать птицы, но очень немного сведений о том, как в действительности ведет себя птица в условиях свободного полета.

Учитывая характер работы, мы опускаем анализ литературы — его можно найти в цитируемых работах. Здесь внимание будет сконцентрировано в первую очередь,

* Работа была доложена на X Всесоюзной орнитологической конференции и в краткой форме опубликована в материалах конференции (Цвельх, 1991).

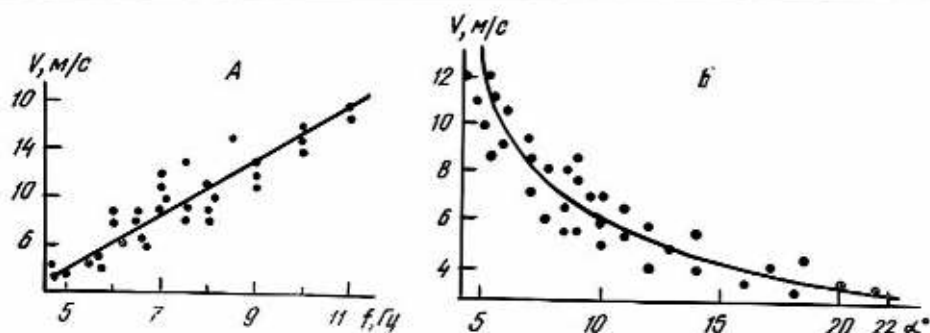


Рис. 1. Зависимость скорости полета лысухи от частоты взмахов крыльев при горизонтальном полете (А) и от угла подъема при взлете (Б) (Комаров, Мордвинов, 1989).

Fig. 1. The coot flight speed as related to wingbeat frequency in horizontal flight (A) and to take-off flight angle (B) (Komarov, Mordvinov, 1989).

на наиболее значимых результатах, полученных украинскими исследователями. Для удобства обзор разбит на разделы, хотя многие вопросы, рассматриваемые в разных разделах, нередко тесно связаны друг с другом.

1. Техника полета. Давно предполагалось, что между частотой взмахов крыльями и скоростью полета птицы может существовать определенная связь. Однако единичные попытки выявить характер этой связи успеха не имели. Энтузиазм исследователей гасился еще и тем, что довольно популярная гипотеза о том, что полет птиц происходит в резонансном режиме, предсказывала отсутствие какой-либо зависимости между этими параметрами. Не способствовали этому и результаты изучения полета птиц в аэродинамической трубе (см. разд. 4).

При исследовании полета серых цапель была найдена криволинейная связь между частотой взмахов крыльями и скоростью полета* (Цвельх и др., 1982, 1984; Tsvelykh et al., 1985), причем ее характер соответствовал характеру зависимости энергетических затрат от скорости полета, полученной в некоторых лабораторных экспериментах и предсказанных теорией (см. также разд. 2). При дальнейшем исследовании этого вопроса достоверная прямолинейная связь между скоростью полета и частотой взмахов крыльями обнаружена при изучении свободного полета пестроносых и речных крачек (Цвельх, 1985, 1986а), морских голубков, галок, грачей и голубей (Цвельх, 1988а), лысух (Комаров, Мордвинов, 1989) (рис. 1, а), чистиков, топорков, тонкоклювых кайр (Мордвинов, 1992а), краснолицего и берингийского бакланов (Мордвинов, 1992б).

Тонкая структура кинематики взмаха при различных режимах и скоростях полета была подробно исследована у лысух (Комаров, Мордвинов, 1989). Анализ кинограмм показал, что с увеличением скорости горизонтального полета время, затрачиваемое на подъем крыла, снижается медленнее, чем время опускания. Была исследована также зависимость скорости полета от угла подъема при взлете (рис. 1, б). Для сравнительной характеристики летных способностей птиц этими же авторами предложен новый показатель — приведенный шаг, ранее применявшийся для характеристики скоростных качеств плавающих животных. Он показывает, сколько длин тела пролетает птица за время одного локомоторного цикла. Этот показатель дает возможность объективно оценить эффективность работы летательного аппарата птицы.

* Здесь и далее скорость полета измерялась в основном при помощи триангуляционной установки (Цвельх, 1978, 1985) или методом кино съемки.

Он с успехом использован для сравнения летных качеств птиц разных экоморфологических групп (Мордвинов, 1992а; 1992б).

2. Энергетика полета. Вопрос о том, сколько энергии затрачивают в полете птицы, всегда привлекал внимание исследователей. Однако существенные методические и технические трудности сильно замедляют прогресс в этой области. Поэтому каждое новое определение энергетических затрат в полете у какого-либо вида птиц становится заметным шагом вперед. Особый интерес представляют сравнительные исследования по энергетике близких видов и изменению энергетических затрат в зависимости от изменений различных параметров полета.

Современные представления о характере зависимости энергетических затрат от скорости полета предполагают ее U-образный характер. Это предполагает существование двух оптимальных скоростей полета: меньшей, оптимальной с точки зрения энергетических затрат за единицу времени, и большей, оптимальной с точки зрения энергозатрат за единицу пути (ее обычно находят при помощи касательной, проведенной от начала координат к U-образной кривой «энергия — скорость»). Два пика распределения скоростей были обнаружены при исследовании свободного полета серых цапель (Цвелых и др., 1984). Причем первому из них (меньшему) соответствует минимальная частота взмахов крыльями. Это дало возможность заключить, что при данной скорости энергетические затраты на полет у серых цапель минимальны. Второй пик, вероятно, соответствует минимальным затратам за единицу пути. Однако критический анализ существующих экспериментальных данных (Цвелых, 1988а) позволил прийти к заключению, что в диапазоне скоростей, наиболее часто используемых птицами, зависимость энергозатрат от скорости полета может аппроксимироваться прямой (или очень пологой кривой). Именно такой характер имеет связь между скоростью и частотой взмахов крыльями у большинства птиц (см. разд. 1). Это открывает возможность судить о напряженности полета птицы по характерной для него частоте взмахов крыльями. Для чаек и врановых оказалось возможным получить уравнения регрессии, связывающие частоту взмахов крыльями и энергетические затраты птицы в полете.

В этом же исследовании было обнаружено, что морские голубки, возвращающиеся в гнездовую колонию, имеют достоверно большую скорость, чем летящие на кормежку. Анализ существующих моделей, могущих объяснить это явление, привел к выводу о том, что в данном случае наиболее вероятной причиной наблюдаемого увеличения скорости полета является компенсация увеличения весовой нагрузки на крыло, обусловленная наполнением пищевого тракта кормом для птенцов.

Целый ряд вопросов стало возможным разрешить в результате изучения полетных энергозатрат береговых ласточек (Цвелых, 1988б). До этого различия в полетных энергозатратах у ласточек объяснялись большей или меньшей степенью использования энергосберегающих типов полета (скользящего, парящего). Однако полетные энергозатраты у этого вида оказались ниже, чем можно было предположить, исходя из его полетного поведения — у береговых ласточек выявлены самые низкие в этой группе относительные энергозатраты в полете — они всего лишь в 2,4 раза превышают метаболизм в покое. Кстати, это пока самые низкие относительные энергозатраты в полете, выявленные в классе птиц. В этом же исследовании была выдвинута гипотеза, связывающая полетные энергозатраты ласточек с большей или меньшей «аэродинамичностью» их органов полета, которая, в свою очередь, связана со степенью использования ласточками различных типов машущего полета. Сравнение удельных энергозатрат в полете ласточек с изученными ранее (Цвелых, 1982) различиями в строении органов полета в этой группе свидетельствует в пользу предложенной гипотезы. К аналогичным выводам приводят и результаты сравнения особенно-

стей строения органов полета, летной биологии и энергетических затрат в полете у представителей семейства вьюрковых (Цвелых, 1988в).

Таким образом, экологическая специализация к более продолжительным полетам на дальность ведет к снижению удельных энергозатрат в полете, что достигается повышением аэродинамического качества летательного аппарата. Выявленная связь между строением органов полета и энергетическими затратами на полет представляет уникальную возможность предсказывать уровень энергозатрат в полете у близких видов путем сравнения строения их летательного аппарата.

3. Полет над экраном. А. Б. Кистяковский (1967, 1970) первым предположил, что птицы, летящие над водой или иной плоской поверхностью, используют экраный эффект, т. е. снижение динамического сопротивления при движении вдоль границы двух сред с разной плотностью. Им же сделан ряд ценнейших наблюдений за поведением птиц при полете над экраном и перечислены группы птиц, наиболее часто использующие такой полет. Этим же автором произведены предварительные визуальные оценки количественных изменений в технике полета птиц при переходе к полету над экраном и описаны ситуации, при которых такой полет обычно используется.

Теоретический анализ некоторых аспектов этой проблемы, учитывающий также результаты оригинальных аэродинамических экспериментов (Белинский и др., 1975), показал, что экраный эффект может проявляться при полете не только над гладкой, но и над волновой поверхностью (правда, здесь моделировался не машущий, а скользящий полет на неподвижных крыльях). Была также вычислена максимальная высота волн, при которой такой полет еще эффективен. Авторы исследования пришли к исключительно важному выводу о том, что прямолинейное равномерное движение крыла на заданной малой высоте над взволнованной поверхностью энергетически более целесообразно, чем движение такого же крыла над невозмущенной поверхностью. Птицы могут увеличить эффект от использования этого явления, изменяя соответствующим образом угол атаки крыльев. В этой работе разработаны критерии и выделены виды птиц, морфологические особенности которых способствуют использованию экранного эффекта.

Измерения числовых характеристик свободного полета чаек в безветрие показали, что переход к полету над экраном не сопровождается изменениями в технике полета, в то время как скорость полета заметно возрастает (Цвелых, 1989). Используя полученные ранее (Цвелых, 1988а) уравнения, связывающие частоту взмахов крыльями, скорость полета и энергетические затраты в полете, и сравнивая ожидаемую при данной частоте взмахов крыльями скорость полета с реально наблюдаемой, впервые удалось оценить энергетический выигрыш птицы от использования эффекта экрана. По этим оценкам при машущем полете над экраном экономия энергии по сравнению с обычным полетом достигает 15 %.

4. Полет в горизонтальном воздушном потоке. Большинство использованных в предыдущих разделах данных получены при исследованиях полета птиц в неподвижном воздухе. Однако птицам редко приходится летать в штиль. Тем не менее вопрос о том, как изменяются полетные характеристики птиц при полете в ветре, разработан очень слабо. А ведь кроме теоретического интереса этот вопрос имеет большое практическое значение, т. к. такие числовые характеристики полета, как скорость или частота взмахов крыльями, могут существенно изменяться при полете в ветре, а они являются главными при определении видовой принадлежности птиц во время радарного прослеживания их перелетов.

До начала наших исследований уже было известно, что скорость полета птиц относительно движущегося воздуха (т. н. воздушная скорость) далеко не соответствует скорости полета в безветрие. Однако

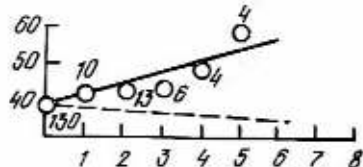
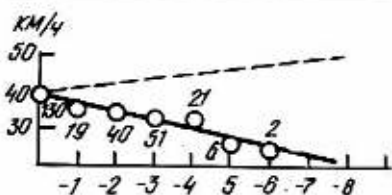


Рис. 2. Влияние встречного (слева) и попутного (справа) ветра на скорость полета морского голубка; штриховая линия — воздушная скорость; цифры на графиках — число измерений при данной силе ветра; по оси ординат — скорость полета, км/ч, по оси абсцисс — скорость ветра, м/с (Цвелых, 1990).

Fig. 2. Effect of the head (left) and tail (right) wind on slender-billed gull flight speed; dashed line — airspeed; figures — number of measurements at certain wind speed; ordinate — flight speed, km/h; abscissa — wind speed, m/sec. (Tsvelykh, 1990).

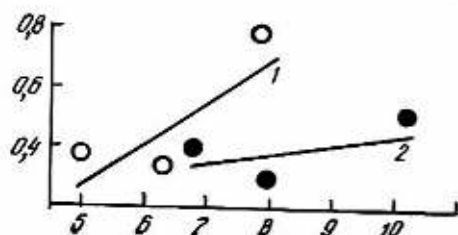


Рис. 3. Зависимость коэффициента регрессии роста воздушной скорости при встречном ветре от условной нагрузки у крачек (1) и чаек (2); по оси ординат — коэффициент регрессии, по оси абсцисс — нагрузка, $g^{1/3}$ (Цвелых, 1990).

Fig. 3. Airspeed regression coefficient at head wind as related to the conditional wing load for terns (1) and gulls (2); ordinate — regression coefficient, abscissa — wing load, $g^{1/3}$ (Tsvelykh, 1990).

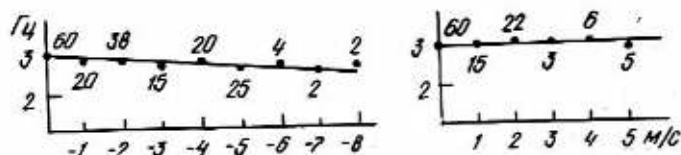


Рис. 4. Влияние встречного и попутного ветра на частоту взмахов крыльев речной крачки; обозначения как на рис. 2 (Цвелых, 1990).

Fig. 4. Effect of the head and tail wind on common tern wingbeat frequency; for designations see fig. 2 (Tsvelykh, 1990).

большинство исследователей игнорировало тот факт, что закономерность изменения воздушной скорости при усилении встречного ветра может быть существенно иной, чем при аналогичном усилении попутного. Практически ничего не было известно о влиянии ветра на технику полета, на способность птиц компенсировать ветровой снос и т. д. В результате исследований (Цвелых, 1984, 1986б, 1990, 1992), проведенных на различных видах птиц, был выявлен ряд закономерностей, которые позволили внести существенные изменения в существующие представления о поведении летящей в воздушном потоке птицы.

Выяснено, что скорость полета линейно коррелирует со скоростью попутного или встречного ветра в широком диапазоне его скоростей. Встречный ветер для летящей птицы — ультимативный фактор, попутный — альтернативный: в первом случае воздушная скорость всегда закономерно возрастает с увеличением скорости ветра, а во втором — обычно снижается (рис. 2); но в зависимости от мотивации может и возрастать. Скорость полета относительно земли при этом, конечно же, снижается при встречном и возрастает при попутном ветре. Степень компенсации ветрового сноса возрастает с увеличением крыловой нагрузки (рис. 3). Частота взмахов крыльями при попутном ветре изме-

няется мало, но при встречном ветре не возрастает параллельно воздушной скорости, как это можно было ожидать (см. разд. 1), а закономерно снижается (рис. 4).

Сопоставление изменений частоты взмахов крыльями с изменениями скорости полета при полете в безветрие, при полете против ветра и в аэродинамической трубе (здесь частота стабильна в широком диапазоне скоростей) позволило прийти к заключению, что в последнем случае моделируется не обычный полет птицы, а своеобразная комбинация элементов режимов полета против ветра и в неподвижном воздухе. Это явление придется учитывать при интерпретации данных, полученных от летящей в аэродинамической трубе птицы.

Выявленные закономерности дали возможность предположить, что при взаимодействии машущего крыла со встречным потоком воздуха происходит перераспределение аэродинамических сил, следствием чего является снижение частоты взмахов крыльями на фоне роста воздушной скорости полета. Это явление может стать ключом к объяснению пока загадочной способности птиц определять направление ветра в полете при отсутствии земных ориентиров, т. к. источником информации о направлении воздушного потока, в котором перемещается птица, могут служить и различия во взаимодействии машущего крыла с воздушными потоками различных направлений.

- Белинский В. Г., Зимчук П. И., Незнамов В. Н., Оршищев В. А., Путилин С. И. К вопросу о полете птиц вблизи экранирующей поверхности // Бионика.— 1975.— 9.— С. 21—26.
- Кистяковский А. Б., Глиссирование и полет над экраном у животных // Вест. зоологии.— 1967.— № 2.— С. 3—8.
- Кистяковский А. Б. Полет над экраном // Бионика.— 1973.— (IV Всесоюз. конф. по бионике).— М., 1973.— 6.— С. 51—54.
- Кокшайский Н. В. Вклад отечественной науки в изучение полета птиц // Зоол. журн.— 1972.— 61, вып. 7.— С. 971—987.
- Комаров В. Т., Мордвинов Ю. Е. Кинематические особенности полета лысухи (*Fulica alga*) в связи с ее экоморфологией // Там же.— 1989.— 68, вып. 6.— С. 93—98.
- Мордвинов Ю. Е. Кинематические особенности полета некоторых чистиковых птиц (*Alcidae*) в связи с их экоморфологией // Там же.— 1992а.— 71, вып. 7.— С. 86—92.
- Мордвинов Ю. Е. Кинематика полета и морфологические особенности крыльев берингийского (*Phalacrocorax pelagicus*) и краснолицего (*Phalacrocorax urile* Gm.) бакланов в сравнении с другими водоплавающими птицами // Экология моря.— 1992б.— Вып. 43.— С. 51—56.
- Цвелых А. Н. Определение высоты, направления и скорости полета птиц триангуляционным методом // Вторая всесоюз. конф. по мигр. птиц.— Алма-Ата, 1978.— Ч. 2.— С. 209—210.
- Цвелых А. Н. Различия в скорости полета у ласточек // Зоол. журн.— 1982.— 61, № 5.— С. 742—746.
- Цвелых А. Н. Зависимость скорости полета и частоты взмахов крыльями речной крачки (*Sterna hirundo*) от скорости попутного и встречного ветра // Докл. АН УССР.— Сер. Б.— 1984.— N 7.— С. 77—79.
- Цвелых А. Н. Исследование закономерностей скорости машущего полета птиц // Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Киев, 1985.— 18 с.
- Цвелых А. Н. Связь скорости полета и частоты взмахов крыльями у пестронозой крачки (*Thalasseus sandvicensis* Lath.) // Докл. АН УССР. Сер. Б.— 1986а.— № 8.— С. 82—83.
- Цвелых А. Н. Влияние ветра на полет серой цапли (*Ardea cinerea*) // Зоол. журн.— 1986б.— 63, вып. 12.— С. 1869—1874.
- Цвелых А. Н. Скорость полета, частота взмахов крыльями и энергетика полета чайки морской голубок // Вестн. зоологии.— 1988а.— № 3.— С. 41—45.
- Цвелых А. Н. Энергетические затраты в полете у береговых ласточек (*Riparia riparia* (L.)) // Докл. АН УССР. Сер. Б.— 1988б.— № 6.— С. 77—78.
- Цвелых А. Н. Биоэнергетика полета и ее связь с эколого-морфологической специализацией у птиц // Экологическая энергетика животных: Тез. докл.— Пушкино, 1988а.— С. 204—205.
- Цвелых А. Н. Опыт оценки эффективности машущего полета птиц над экраном // VIII республ. конф. «Бионика—89»: Тез. докл.— Киев, 1989.— С. 145—146.
- Цвелых А. Н. Влияние встречного и попутного ветра на полет птиц // Зоол. журн.— 1990.— 69, вып. 5.— С. 82—92.

- Цвельх А. Н. Изучение полета птиц на Украине // Матер. 10 Всесоюз. орнитол. конф.— Минск, 1991.— Ч. 2.— Кн. 2.— С. 282—283.
- Цвельх А. Н. О скорости полета длинноногого крохала // Совр. орнитология.— 1992.— 2.— С. 25—28.
- Цвельх А. Н., Загороднюк И. В., Михалевиц О. А. Скорость полета и частота взмахов крыльями серой цапли (*Ardea cinerea*) // Зоол. журн.— 1984.— 63, вып. 4.— С. 590—597.
- Цвельх А. Н., Михалевиц О. А., Загороднюк И. В. Взаимосвязь частоты взмахов крыльями и скорости полета у серой цапли // XVIII Междунар. орнитол. конгр.: Тез. докл. и стенод. сообщ.— М., 1982.— С. 139—140.
- Nachtigall W. Vogelflugforschung in Deutschland // J. Ornithol.— 1984.— 125.— N 2.— S. 157—187.
- Tsvelykh A. N., Michalevich O. A., Zagorodnyuk I. V. Correlation between frequency wing flaps and flight velocity in the Grey Heron // Acta XVIII Congr. Intern. Ornithol.— Moscow, 1982.— P. 1090.

Институт зоології АН України
(252601 Київ)

Получено 27.06.91

ДОСЛІДЖЕННЯ ПОЛЬОТУ ПТАХІВ В УКРАЇНІ. I. ВИВЧЕННЯ ВІЛЬНОГО ПОЛЬОТУ. ЦВЕЛИХ А. Н.— ВЕСТН. ЗООЛ., 1993, № 6.— Знайдено достовірний зв'язок між швидкістю польоту та частотою змахів крил у 12 видів птахів. Тонка структура кінематики змахів за різних режимів польоту була досліджена у лиски. Для характеристики льотних можливостей птахів запропоновано новий показник — приведений крок. В діапазоні швидкостей, що найчастіше використовуються птахами, залежність між енергією та швидкістю апроксимується прямою. У мартінових та вороньох визначено корелятивний зв'язок між частотою змахів крил та енерговитратами. О. Б. Кистяківський вперше висловив припущення про використання птахами екранного ефекта. Оригінальні експерименти з моделями та теоретичний аналіз дозволили дійти висновку, що політ над хвилястою поверхнею є не менш ефективним, ніж над плоскою. Вимір числових характеристик польоту над водяним екраном дозволив оцінити енергетичний вигравш (15 %) від його використання. Доведено, що швидкість відносно повітря при зустрічному вітрі лінійно зростає, при попутному звичайно знижується. Компенсація вітрового зносу збільшується із збільшенням навантаження на крило. Частота помахів крил лінійно зменшується при зустрічному вітрі, при попутному зменшується мало. Показано, що політ в аеродинамічній трубі є своєрідною комбінацією польоту проти вітру та при безвітрі. Птахи, вірогідно, можуть одержувати інформацію про напрямок вітру, використовуючи відмінні у взаємодії крила з повітряними потоками різного напрямку. Це явище може пояснювати загадкову здатність птахів визначати напрямок вітру при відсутності наземних орієнтирів.

BIRD FLIGHT STUDY IN UKRAINE. I. FREE FLIGHT RESEARCH. TSVELYKH A. N.— VESTN. ZOO., 1993, N 6.— Significant correlation between flight speed and wingbeat frequency in 12 bird species is established. Fine wingbeat kinematic structure have been studied in cool. A new parameter — relative step — is suggested to characterize the bird flight ability. In flight speed range mostly common in birds, the relation between energy expenditure and flight speed is in approximate to direct line. The correlations between the energy expenditure and wingbeat frequency in Laridae and Corvidae is found. A. B. Kistyakovsky was first who suggested the screen effect to be used by birds. Original model based experiments and theoretical analysis have led to a conclusion that flight over a wavy surface is not less effective than that over a flat one. Measurements of bird flight characteristics over the water surface show a certain energetic advantage (15 %) of the screen effect use. The air speed is found to be linearly increasing in headwind and usually decreasing in tailwind. The wind drift compensation increased along with wing load increase. The wingbeat frequency linearly decreases in headwind, in tailwind it varies slightly. The flight in a wind tunnel represents a peculiar combination of flight conditions appearing in headwind and still air conditions. A bird is suggested to obtain wind direction information upon interaction of the flapping wing and air flow — this phenomenon is to explain a mysterious ability of the flying bird to determine the wind direction without terrestrial landmarks.