

- Ali Abdel Wahab M. Untersuchungen zur Eiablage der Getreidebähnnchen (*Oulema* sp.).—Wiss. Beitr. Martin-Luther-Univ., 1978, 5, N 14, S. 241—248.
- Ali Abdel Wahab M., Wetzels T., Heyer W. Untersuchungen zur Dormanz der Blauen Getreidehähnchens (*Oulema lichenis* Voet) (Coleoptera, Chrysomelidae).—Arch. Phytopathol. und Pflanzenschutz, 1980, 16, N 3, S. 199—207.
- A'Brook J., Behigno D. A. The transmission of cocksfoot mottle and phleum mottle viruses by *Oulema melanopa* and *O. lichenis*.—Ann. Appl. Biol., 1972, N 2, p. 169—176.
- Heyer W. Biologie und Schadwirkung der Getreidehähnchen *Lema* (*Oulema*) spp. in der industriemäßigen Getreideproduktion.—Nachrichtenbl. Pflanzenschutz. DDR, 1977, 31, N 8, S. 167—169.
- Heyer W. Untersuchungen zur Schadwirkung der Larven von *Oulema melanopus* L. und *O. lichenis* Voet an Winter und Sommerweizen, sowie an Sommergerste.—Wiss. Beitr. Martin-Luther-Univ., 1978, 5, N 14, p. 249—258.
- Mühle E., Wetzels Th. An Getreidae schädigende Insectenarten und Milden.—Phytopathol. und Pflanzenschutz, 1974, N 2, p. 238—262.
- Szabolcs J. Vizsgálatok a gabonaféléket károsító *Lema* (Col.: Chrysomelidae) fakkal kapscolathan.—Növényvédelem, 1974, 10, N 9, p. 389—393.
- Winiarska W. Z obserwacji nad biologią *Lema cyanella* L. (Col., Chrysomelidae, Criocerinae).—Pol. Pismo Entomol., 1973, 43, N 2, p. 373—383.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена АН УССР
Украинская сельскохозяйственная академия

Поступила в редакцию
24.XI 1981 г.

УДК 598.2

А. Н. Цвельх

СКОРОСТЬ ПОЛЕТА И РАЗМЕРЫ ПТИЦ

Еще Гельмгольц (Helmholtz, 1874) теоретически обосновал, что скорость полета птиц должна возрастать с увеличением размеров пропорционально весу в степени 1/6. Современные исследователи (Реннпуцик, 1969; Дольник, 1975) согласны с этим. В работе Пенниквика (1969) приводится график, иллюстрирующий эту зависимость для всех летающих животных: насекомых, рукокрылых и птиц. При таком формальном подходе скорость полета черного стрижа, например, оказалась почти равной скорости полета малой крачки, а одними из самых быстрых птиц оказались типичные парители — грифы, не способные к продолжительному активному полету.

Нет нужды говорить, что измерение скорости полета птиц очень трудоемкий процесс, получение достаточно больших выборок затруднительно, а скорость полета, измеренная в безветрие, не равна воздушной скорости полета, полученной при измерениях в ветреную погоду (Schnell, Hellack, 1979). Игнорирование последнего фактора, как правило, приводит к завышению скорости полета птиц.

Поскольку птицы имеют разнообразное строение органов полета и адаптированы к специфическим условиям существования, мы будем рассматривать относительно гомоморфные группы птиц, сходных по биологии, морфологии и близких систематически, но значительно различающихся размерами. В этих группах нас в первую очередь будут интересовать наиболее быстро летающие представители и их размеры. Кроме литературных данных по скорости полета птиц использованы данные, полученные автором при помощи триангуляционной установки (Цвельх, 1978). Измерения проводились в Каневском и Черноморском заповедниках в безветренную погоду или при незначительном ветре.

По нашим данным, полученным с помощью триангуляционной установки, и данным, полученным при помощи доплеровского радара

* Н. В. Кокшайский (1970) на основании анализа скорости полета 9 видов насекомых и птиц массой от 0,72 мг до 384 г считает, что скорость полета летающих животных возрастает быстрее, чем масса в степени 1/6.

(Schnell, Hellack, 1979), построен график зависимости скорости полета от массы у крачек (рис. 1). Оказалось, что наиболее быстрым полетом обладают темная (*Sterna fuscata*) и пестроногая (*Thalasseus sandvicensis*) крачки. Более крупная — королевская крачка (*T. maximus*) летает значительно медленнее. В случаях, когда приходится наблюдать самую крупную крачку — чеграву (*Hydroprogne caspia*) и пестроклювую крачку, летящих параллельным курсом, видно, что последняя летит значительно быстрее.

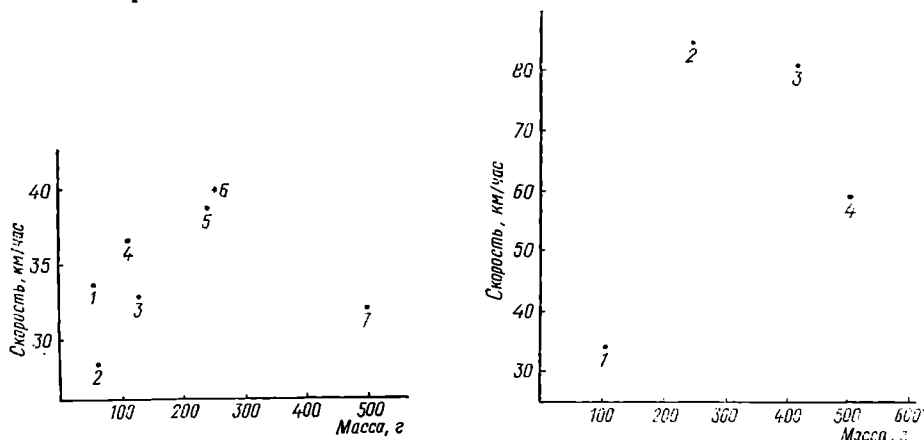


Рис. 1. Зависимость скорости полета от массы у крачек:

1 — *Sterna albifrons*, 2 — *Chlidonias nigra*, 3 — *Anous stolidus*, 4 — *Sterna hirundo*, 5 — *S. fuscata*, 6 — *Thalasseus sandvicensis*, 7 — *T. maximus*.

Рис. 2. Зависимость скорости полета от массы у голубей:

1 — *Streptopelia senegalensis*, 2 — *Columba rupestris*, 3 — *C. palumbus*, 4 — *C. livia* (почтовый).

График зависимости скорости полета диких голубей и почтового голубя от их массы (рис. 2) построен по данным В. Э. Якоби (1964), определившего их скорости полета при помощи киносъемки. И в этом случае, как мы видим, наибольшую скорость полета имеет не самый крупный представитель голубей — скалистый голубь (*Columba rupestris*).

В группе соколов самыми быстрыми являются сапсан (*Falco peregrinus*) и чеглок (*F. subbuteo*) (Юдин, 1950). Обычно считается, что чеглок в машущем полете быстрее, чем сапсан. Кроме того, у чеглока относительно больший, чем у сапсана, размах крыльев, большее удлинение и относительно меньшее крылышко (Гладков, 1949), что также указывает на относительно большую скорость полета чеглока.

В группе благородных или речных уток (род *Anas*) наибольшую скорость полета, как принято считать, имеют чирки. Ю. А. Вязович (1968), измеряя при помощи киносъемки в безветренную погоду скорости полета чирка-свистунка (*A. crecca*) и кряквы (*A. platyrinchos*), получил соответственно средние цифры 72,3 и 54,9 км/час. И. Ф. Кузьмин и А. Г. Сурбанос (1978), измеряя скорости полета уток во время миграции с помощью вертолета, подтвердили мнение о том, что скорость полета чирков выше скорости полета других уток.

В группе куликов самыми быстрыми считаются ржанки (*Meinertzhagen*, 1955), хотя скорость их полета (99,6 км/час), по-видимому, завышена (Якоби, 1966). Скорость полета близкого к ржанкам тулеса (*Squatarola squatarola*), по нашим данным, оказалась не менее 60 км/час. Быстро летают также турухтаны (*Philomachus pugnax*). В период миграций нередко можно наблюдать самцов турухтанов в общих стаях со скворцами (*Sturnus vulgaris*). Скорость полета стай скворцов по данным, полученным с помощью радарных измерений (Eastwood et al.

1962), не ниже 60 км/час. График зависимости скорости полета куликов от массы по литературным (Якоби, 1966; Ноег, 1979) и нашим данным представлены на рис. 3.

Таким образом, мы видим, что масса самых быстрых представителей каждой группы варьирует в пределах 200—300 г. На рис. 1—3 видно, что с увеличением массы скорость полета птиц увеличивается, но по достижению максимума в области 200—300 г прирост скорости прекращается. Если сравнить имеющиеся данные по скорости полета близких

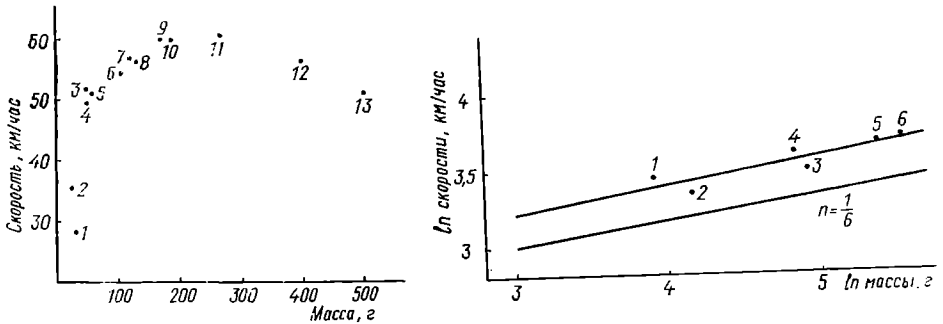


Рис. 3. Зависимость скорости полета от массы у куликов:

1 — *Phalaropus lobatus*, 2 — *Calidris temmincei*, 3 — *C. alba*, 4 — *C. alpina*, 5 — *ferruginea*, 6 — *Arenaria interpres*, 7 — *Calidris canutus*, 8 — *Tringa totanus*, 9 — *Philomachus pugnax*, 10 — *Squatarola squatarola*, 11 — *Limosa lapponica*, 12 — *Numenius phaeopus*, 13 — *Haematopus ostralegus*.

Рис. 4. Зависимость скорости полета от массы у крачек, масса которых не превышает «критической». Обозначения те же, что и на рис. 1.

видов птиц, значительно различающихся по размерам, то выясняется, что птицы, масса которых ближе к 200—300 г, летают быстрее. При сравнении скорости полета таких пар (по понятным причинам, нас интересуют в первую очередь виды, масса которых превышает «критическую») выясняется, что галка (*Corvus monedula*) летает быстрее грача (*C. frugilegus*), кваква (*Nyctycorax nyctycorax*) быстрее серой цапли (*Ardea cinerea*), малая белая цапля (*Egretta garzetta*) быстрее большой белой цапли (*E. alba*) (наши данные), краснозобая гагара (*Gavia stellata*) быстрее чернозобой (*G. arctica*) (Davis, 1971) и т. д.

Таким образом, мы видим, что связь между размерами и скоростью полета птиц не является простой степенной зависимостью, а носит более сложный характер. Представляет также интерес вопрос, растет ли скорость полета пропорционально массе в степени $1/6$ у птиц, масса которых не превышает 300 г (т. е. оценить восходящую ветвь кривой). Имеющиеся данные позволяют сделать такой расчет для групп крачек и куликов. На рис. 4 и 5 в логарифмическом масштабе приведены регрессии, характеризующие зависимость скорости полета от массы для крачек и куликов, масса которых не превышает «критической». Легко убедиться, что угол наклона линии регрессии сходен с углом наклона прямой: $n = 1/6$; для крачек (рис. 4), и достоверно не отличается от угла наклона прямой $n = 1/4$ для куликов (рис. 5). Таким образом, скорость полета крачек массой до 300 г растет пропорционально массе в степени $1/6$, что соответствует уравнению Гельмгольца, однако скорость полета куликов растет значительно быстрее: пропорционально массе в степени $1/4$.

Объяснение прекращения прироста скорости полета птиц по достижению ими «критической» массы в 200—300 г представляется нам в следующем виде. Известно, что с увеличением размеров потребная для полета мощность растет пропорционально массе (Кокшайский, 1970), а располагаемая мощность пропорционально массе только в степени $3/4$. Естественно, что крупные птицы в сравнении с мелкими испытывают значительный недостаток в мощности, потребной для полета. Масса самых крупных птиц, летающих активным продолжительным полетом

(лебедь-шипун — *Cygnus olor* и кудрявый пеликан — *Pelecanus onocrotalus*) редко достигает 12 кг. Приняв, что при массе 12 кг потребная мощность равна располагаемой (т. е. резерв доступной для полета мощности равен нулю) мы построили график зависимости отношения располагаемой мощности к потребной от массы птиц (рис. 6). Легко убедиться, что у птиц массой 200—300 г располагаемая мощность примерно в два с половиной раза превышает потребную. Но главное то, что начиная

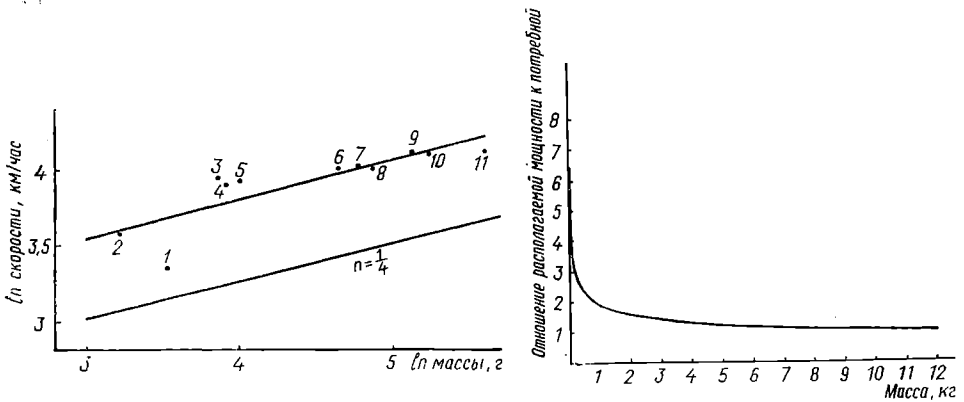


Рис. 5. Зависимость скорости полета от массы у куликов, масса которых не превышает «критической». Обозначения те же, что и на рис. 3.

Рис. 6. Зависимость отношения располагаемой для полета мощности к потребной от массы у птиц.

с этой зоны дальнейшее уменьшение массы птиц ведет к резкому увеличению резерва мощности, а увеличение ее ведет к быстрому спаду резерва до нуля. Примечательно, что птицы массой более 4 кг уже летают при резерве мощности, близком к нулю, поэтому большинство видов птиц такой массы не летают активным продолжительным полетом, а переходят к парению, или ведут преимущественно наземный образ жизни.

Увеличение размеров вызывает также ряд компенсационных приспособлений для сохранения динамического подобия птиц. Одним из таких приспособлений, например, является появление разрезных устройств крыльев. Исследуя летные качества цапель — птиц, довольно близко отвечающих требованиям геометрического подобия и использующих сходные режимы машущего полета, Н. В. Кокшайский (1965) показал, что в ряду желтая цапля → малая белая цапля → большая белая цапля → серая цапля, расположенных в порядке увеличения массы и соответственно дефицита мощности, разрезные устройства появляются уже у малой белой цапли (535 г), но отсутствуют у желтой (237 г), размеры которой позволяют нам отнести ее к быстролетающим птицам. У большой белой и серой цапель количество разрезных устройств соответственно увеличивается. Итак, в рассмотренном гомоморфном ряду только желтая цапля не испытывает заметного дефицита мощности и имеет неразрезное крыло.

Таким образом, с одной стороны, увеличение скорости полета с увеличением размеров диктуется причинами аэродинамического характера, а с другой уменьшение резерва располагаемой мощности вызывает закономерное нарушение геометрического подобия у птиц и появление структур, обеспечивающих нормальный полет при дефиците мощности. Поскольку, как мы убедились, дефицит мощности начинает ощущаться уже при массе более 200—300 г, то изменение морфологических структур органов полета обеспечивает возможность полета без увеличения его скорости для птиц, масса которых превышает «критическую».

Исходя из изложенного, можно сделать следующие выводы:

1. Скорость полета птиц не растет пропорционально массе в степени $1/6$.

2. Зависимость скорости от массы имеет сложный характер. До 200—300 г скорость полета растет пропорционально массе, причем с неодинаковой скоростью у разных групп птиц (например пропорционально массе в степени $1/6$ для крачек и $1/4$ — для куликов). После достижения этой «критической» массы природ скорости прекращается.

3. Данное явление обусловлено тем, что у птиц, масса которых не превышает «критическую», располагаемая мощность значительно превышает потребную. При дальнейшем увеличении размеров это отношение меняется, т. е. резко уменьшается резерв мощности. Это вызывает ряд компенсационных изменений в органах полета птиц, а значит, и закономерное нарушение геометрического подобия, что обеспечивает возможность полета без увеличения его скорости, которое потребовалось бы, если бы такое подобие сохранялось.

SUMMARY

Within homomorphic bird groups, differing in size, the flight velocity increases along with body mass up to the mass 200-300 g (in terns-proportionally to the body mass in a power of $1/6$, in Charadriiform — $1/4$). After approaching the "critical" mass, flight velocity stops increasing. This phenomenon depends on the fact, that in birds whose mass does not exceed the "critical" point, available capacity remarkably exceeds that required for flight. At further body size increase the power deficiency rises, which causes compensatory changes in a bird flight system, i.e. a natural geometric conformity break, permitting the flight ability without a velocity increase.

- Вязович Ю. А. Различия в строении органов полета и аэродинамике некоторых видов утиных птиц, связанные с особенностями их биологии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, 1968.— 26 с.
- Гладков Н. А. Биологические основы полета птиц.— М.: Изд-во Моск. общ. исп. природы, 1949.— 248 с.
- Дольник В. Р. Миграционное состояние птиц.— М.: Наука, 1975.— 400 с.
- Кокшайский Н. В. О методике исследования полета птиц для выяснения физических закономерностей машущего полета.— В кн.: Бионика. М.: Наука, 1965, с. 233—241.
- Кокшайский Н. В. Энергетика полета насекомых и птиц.— Ж. общ. биол., 1970, 31, № 5, с. 527—549.
- Кузьмин И. Ф., Сурбанос А. Г. Использование вертолета при наблюдениях за миграциями птиц.— В кн.: Вторая Всесоюз. конф. по миграциям птиц. Алма-Ата, 1978, ч. 2, с. 189—191.
- Цвелых А. Н. Определение высоты, направления и скорости полета птиц триангуляционным методом.— Там же, с. 209—210.
- Юдин К. А. Морфологические адаптации сем. Falconidae в связи с вопросами систематики.— В кн.: Памяти академика Петра Петровича Сушкина. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1950, с. 135—208.
- Якоби В. Э. Эколого-морфологическое исследование полета диких и домашних голубей.— В кн.: Функциональная морфология птиц. М.: Наука, 1964, с. 15—32.
- Якоби В. Э. Морфо-экологические приспособления к скоростному полету у птиц.— В кн.: Механизмы полета и ориентации птиц. М.: Наука, 1966, с. 64—81.
- Davis A. R. Flight speed of Arctic and Red-throated Loons.— Auk, 1971, 88, N 1, p. 169.
- Eastwood E., Isted G. A., Rider G. C. Radar ring angels and the roosting behaviour of starlings.— Proc. Roy. Soc., 1962, B 156, N 963, p. 242—267.
- Helmholtz H. Ein Theorem über geometrisch ähnliche Bewegungen flüssiger Körper, nebst Anwendung auf das Problem Luftballonz zu lenken.— Monatsber. Kon. Preuss. Akad. Wiss., Berlin, 1874, S. 501—514.
- Meinertzhagen R. The speed and altitude of bird flight (with notes on other animals).— Ibis, 1955, 97, N 1, p. 81—117.
- Noer H. Speeds of migrating waders Charadriidae.— Dan ornithol. foren. tidsskr., 1979, 73, N 3, p. 215—224.
- Pennycuik C. J. The mechanics of bird migration.— Ibis, 1969, 111, N 4, p. 525—556.
- Schnell G. D., Hellack J. J. Bird flight speeds in nature. Optimized or a compromise?— Amer. Natur., 1979, 113, N 1, p. 53—66.