

УДК 598.345:591.174

А. Н. Цвелых

СКОРОСТЬ ПОЛЕТА, ЧАСТОТА ВЗМАХОВ КРЫЛЬЯМИ И ЭНЕРГЕТИКА ПОЛЕТА ЧАЙКИ МОРСКОЙ ГОЛУБОК

Давно предполагалось, что между частотой взмахов крыльями и скоростью полета у птиц существует определенная связь. Однако на основании гипотезы о том, что полет птиц происходит в резонансном режиме, предсказывалось отсутствие такой связи (Степенволт, 1960; Першин, 1977). Действительно, при измерениях этих характеристик у великолепного фрегата (*Fregatta magnificens*) (Schnell, 1974) и у белошеких казарок (*Branta leucopsis*), приученных летать за автомобилем (Butler, Woakes, 1980), связь не была обнаружена. При радарных наблюдениях суточных перелетов черных ворон (*Corvus corone*) найдена достоверная корреляция между частотой взмахов крыльями и вертикальной составляющей скорости при полете с набором высоты или снижении (Althaus, Bruderer, 1982). Однако прямолинейной связи между этими параметрами в горизонтальном полете не обнаружено. При исследовании полета серых цапель (*Ardea cinerea*) найдена криволинейная связь между частотой взмахов крыльями и скоростью, причем ее характер соответствовал характеру зависимости энергетических затрат от скорости полета, полученной в некоторых лабораторных экспериментах и предсказанной теорией (Цвелых и др., 1984). Недавно при исследованиях полета пестроносой крачки (*Thalasseus sandvicensis*) найдена прямая связь между частотой взмахов и скоростью в свободном горизонтальном полете (Цвелых, 1986 а).

Материал и методика. В качестве объекта исследований был взят морской голубок (*Larus genei*). Работы проводились в начале июня 1981—1985 гг. в Черноморском заповеднике (Херсонская обл., УССР), в начальной части Тендровской косы. Для измерений использовалась триангуляционная установка (Цвелых и др., 1984). Частота взмахов крыльями вычислялась при подсчете числа взмахов за время пересечения птицей полосы наблюдения. Полетные характеристики замерялись только для птиц, летевших вдоль косы над морем горизонтальным прямолинейным равномерным машущим полетом. Так как в этот период большая часть морских голубков участвовала в размножении, то птицы, летящие вдоль косы на северо-запад (в направлении гнездовых колоний), считались летящими на колонию, а птицы, летящие в противоположную сторону — на кормежку. Поскольку ветер существенно влияет на летные характеристики птиц (Цвелых, 1986 б), в данной работе использованы результаты, полученные в безветренную погоду.

Средняя скорость полета морских голубков $39,1 \pm 0,424$ км/ч ($n = 130$), средняя частота взмахов крыльями: $3,19 \pm 0,018$ Гц ($n = 119$). Средняя высота полета около 6 м, причем корреляция между высотой полета и скоростью отсутствовала. Распределение скоростей и частот приближается к нормальному (рис. 1).

Найдена прямолинейная достоверная корреляция (рис. 2) между частотой взмахов крыльями (y , Гц) и скоростью полета (x , км/ч): $y =$

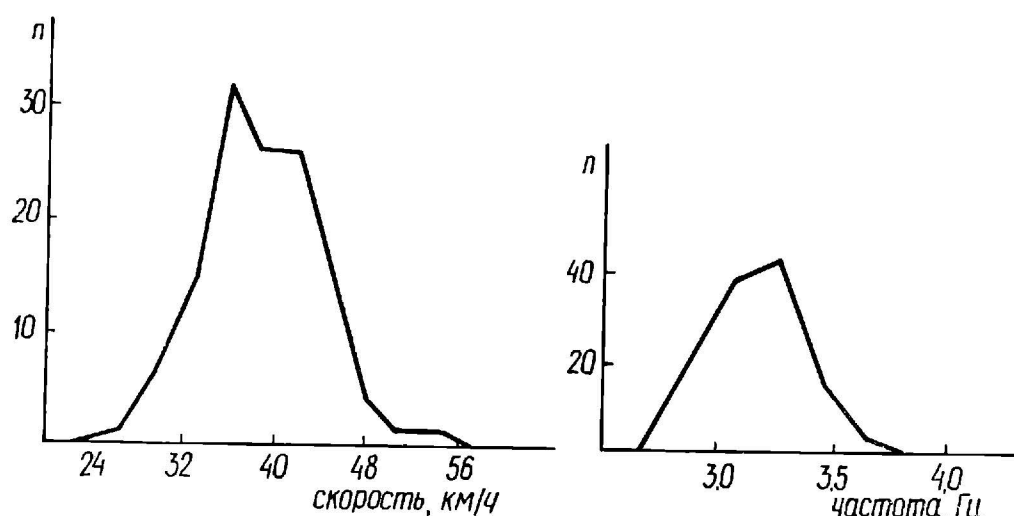


Рис. 1. Распределения скоростей полета и частоты взмахов крыльями морских голубков.

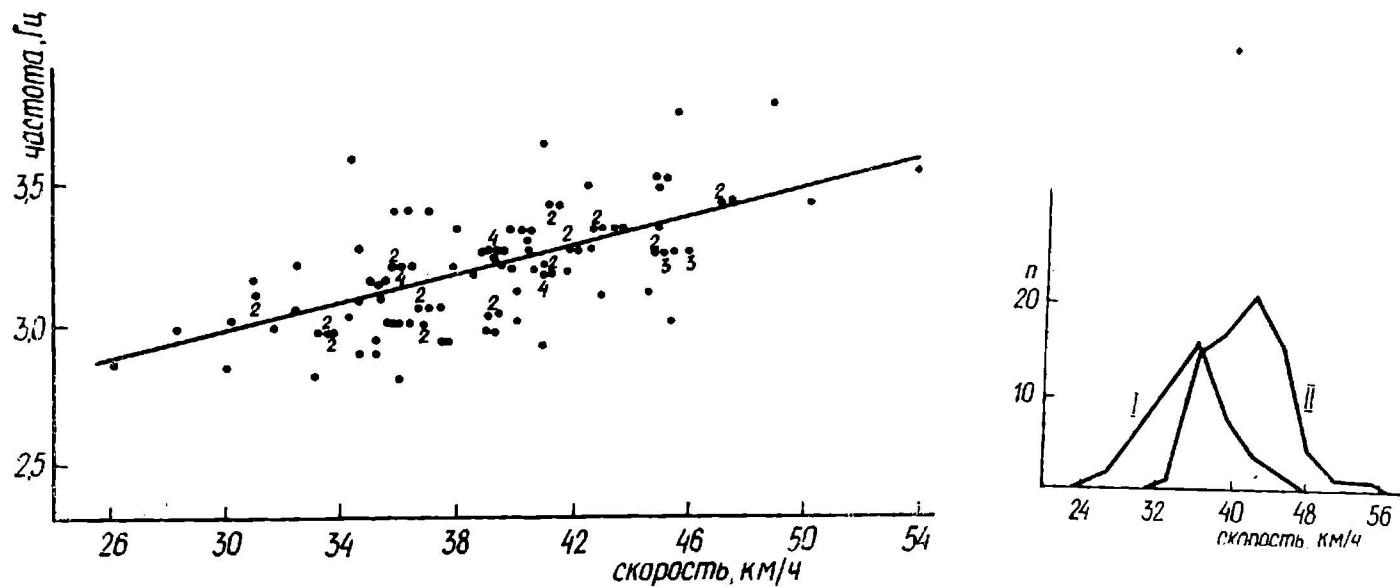


Рис. 2. Связь скорости полета и частоты взмахов крыльями у морского голубка (цифрами обозначено количество данных, приходящееся на одну точку).

Рис. 3. Распределение скоростей полета морских голубков, летящих на кормежку (I) на колонию (II).

$= 2,20 + 0,025x$ ($r = 0,637$; $n = 119$). Проверка зависимости на криволинейность дала коэффициент, достоверно не отличающийся от коэффициента прямолинейной корреляции.

Следовательно, исследуемую зависимость с высокой степенью достоверности можно считать линейной.

При сравнении средних скоростей полета птиц, летящих на колонию и на кормежку, оказалось, что средние скорости полета птиц, летящих на кормежку: $35,9 \pm 0,577$ км/ч ($n = 49$), достоверно ниже скоростей птиц, летящих на колонию: $41,4 \pm 0,466$ км/ч ($n = 74$). Соответственно различается и средняя частота взмахов крыльями. Раздельный расчет связи частоты взмахов и скорости полета для этих двух групп дал сходные уравнения, т. е. птицы увеличивали скорость полета при возвращении на колонию без смены его техники.

Обсуждение. Как уже отмечено, между скоростью полета и частотой взмахов крыльями чайковых птиц существует прямолинейная связь. Известно, что частота взмахов крыльями в свободном полете коррелирует с частотой дыхания (Butler, Woakes, 1980), изменения которой отражают изменения энергетических затрат на полет (Tucker, 1968).

Теоретически предсказано, что зависимость энергетических затрат от скорости полета имеет U-образную форму (Pennycuik, 1969). То есть, существует скорость, при которой энергетические затраты за единицу времени минимальны, однако затраты энергии на единицу пути («цена транспорта») будут минимальными, если птица будет лететь с несколько большей скоростью (ее находят при помощи касательной, проведенной от начала координат к U-образной кривой «энергия — скорость»). Такая U-образная зависимость была обнаружена при экспериментах в аэродинамической трубе с волнистыми попугайчиками (*Melopsittacus undulatus*) (Tucker, 1968).

Исследование полета серых цапель показало, что они предпочитают использовать две скорости, меньшая из которых совпадает с минимальными значениями частоты взмахов крыльями, что свидетельствует о минимальных энергетических затратах на полет с этой скоростью (Цвелых и др., 1984). Это дало возможность заключить, что цапли пользуются обеими скоростями, предсказанными теорией.

Однако при полетах в аэродинамической трубе смеющихся чаек (*Larus atricilla*), сизых голубей (*Columba livia*), рыбных ворон (*Corvus ossifragus*) и белощеих воронов (*Corvus cryptoleucus*) обнаружено постоянное возрастание энергетических затрат с увеличением скорости ветрового потока (Tucker, 1972; Bernstein et al., 1973; Hudson, Bernstein,

1983; Rothe et al., 1987*). У скворцов (*Sturnus vulgaris*) затраты энергии мало изменялись в широком диапазоне задаваемых птицам скоростей, однако при скоростях выше средней, энергетические затраты все же возрастали (Torre-Vueno, Laroshelle, 1978).

Возможно, все эти результаты не противоречат друг другу, т. к. возрастающая кривая или прямая зависимости «энергия — скорость», зарегистрированная для некоторых птиц, может быть просто правой восходящей ветвью исходной U-образной кривой.

Вообще трудно предположить, чтобы птицы часто использовали в естественном продолжительном полете скорости ниже оптимальных (как, впрочем, и повышенные скорости). Ведь такие скорости требуют неоправданно больших энергетических затрат. Поэтому нормальные скорости полета птиц должны варьировать между обеими оптимальными скоростями, а связь между энергетическими затратами и скоростью (в этих пределах) в таком случае будет выражаться восходящей кривой. А учитывая то, что кинематика крылового взмаха меняется с изменением скорости полета птицы так, что энергетические расходы на полет стремятся к минимуму, то кривая «Энергия — скорость» должна быть значительно более пологой, чем это предполагалось до сих пор (Rainer, 1982). С учетом этого уже не вызывает большого удивления прямолинейный характер связи «энергия — скорость», обнаруженный у некоторых птиц.

Для нас особый интерес представляют результаты, полученные для чаек. Мы пересчитали данные, полученные при горизонтальных полетах смеющихся чаек в аэродинамической трубе в условиях низкой турбулентности (Tucker, 1972). Оказалось, что связь между энергетическими затратами и скоростью с большой степенью достоверности может быть описана простым уравнением регрессии, а не параболой, как считал автор исследования. Зависимость удельной мощности (y , Вт/кг) от скорости полета (x , м/с) у смеющихся чаек оказалась следующей: $y = 39,1 + 3,44x$ ($r = 0,971$, птица массой 0,322 кг) и $y = 40,2 + 2,30x$ ($r = 0,895$, птица массой 0,277 кг). Усреднив эти два уравнения (это оправдано т. к. масса экспериментальных птиц колебалась в довольно широких пределах, а диапазоны скоростей задаваемых каждой птице несколько различались) и считая, что масса морских голубков Черноморского заповедника в среднем равна 0,312 кг (Бородулина, 1960), можно вычислить ожидаемые затраты энергии этих чаек при изменениях частоты взмахов крыльями: $y(\text{Вт}) = -8,19 + 9,35x$ (Гц).

Кроме морского голубка, прямолинейная связь между частотой взмахов и скоростью полета, как мы уже отмечали, обнаружена пока только у пестроносой крачки. Может ли такого типа связь существовать у других видов птиц? Мы воспользовались данными, полученными при киносъемке свободного полета нескольких видов птиц при безветрии (Oehme et al., 1977). Хотя данных было получено немного (научная киносъемка полета птиц требует наличия ряда благоприятных обстоятельств), для сизых голубей, галок и грачей выявлена достоверная положительная прямая связь между интересующими нас параметрами (таблица). Интересно, что как раз для представителей врановых птиц и голубей установлено (см. выше) возрастание энергетических затрат с увеличением скорости полета. Используя уравнение «энергия — скорость», полученное при горизонтальных полетах белошейх воронов в аэродинамической трубе (Hudson, Bernstein, 1983), и учитывая сходные размеры представителей этого вида и грача, можно произвести расчеты, аналогичные сделанным для чаек. Ожидаемые энергетические затраты (y , Вт) грачей при изменениях частоты взмахов крыльями (x , Гц), будут

* Хотя авторы этого исследования, усреднив данные измерений по трем птицам, пришли к выводу об U-образном характере зависимости, однако анализ данных, полученных для каждой из птиц, скорее говорит о постоянном возрастании энергозатрат с увеличением скорости.

Уравнения регрессии ($y = a + vx$), описывающие связь скорости полета (x , км/ч) и частоты взмахов крыльями (y , Гц) у врановых и голубей. Рассчитано по данным Oehme et al., 1977 (исходные данные были получены путем тщательного измерения координат точек на графиках)

Вид	n	r	$a + vx$
Галка (<i>Corvus monedula</i>)	8	0,921	$1,83 + 0,075x$
Грач (<i>Corvus frugilegus</i>)	11	0,657	$1,70 + 0,057x$
Голубь (<i>Columba livia</i>)	7	0,897	$3,74 + 0,034x$

описываться уравнением: $y = -0,293 + 9,20x$. При расчетах мы принимали среднюю массу грача равной 521,8 г (Oehme et al., 1977).

Как мы уже отмечали, на колонию и на кормежку морские голубки летят с разными скоростями. Можно предположить различные объяснения этого факта. Например, изменение мотивации: к колонии птицы могут стремиться лететь быстрее; кроме того, это выгоднее энергетически, т. к. увеличение скорости (в определенных пределах) позволяет уменьшить цену транспорта.

Норберг (Norberg, 1981) предложил теоретическую модель, согласно которой птицы, чтобы максимально увеличить количество приносимой птенцам пищи, должны использовать скорость, существенно более высокую, чем даже скорость, оптимальную с точки зрения цены транспорта, при условии, что птицы не кормятся в пути, и приносимые за один раз порции приблизительно равны. Верхний предел этой скорости лимитирован в основном только количеством пищи, поедаемой птицей и могущей компенсировать дополнительные энергетические затраты на полет с повышенной скоростью. Наш случай, в общем удовлетворяет условиям модели: морские голубки кормятся, как правило, в определенных местах, пищевые запасы в этот период значительны, и, учитывая редкость прилетов с кормом к гнезду и другие особенности биологии этих чаек (Бородулина, 1960), можно сделать вывод о том, что птицы приносят максимально возможное количество корма за один раз. Однако, как мы видим (рис. 3), средние скорости, даже летящих с повышенной скоростью на колонию птиц (рис. 3), далеки от максимальных скоростей, зарегистрированных для этого вида птиц (рис. 2). Таким образом, модель Норберга в нашем случае не находит подтверждения. Следует сказать, что на скорость полета, избираемую птицей, могут существенно повлиять и другие факторы, например, встречный ветер, что попросту сведет на нет предполагаемый энергетический выигрыш от использования завышенных скоростей.

С другой стороны, чайки, летящие на колонию, имеют массу большую за счет содержимого желудка и зоба, которым и выкармливаются птенцы. Принято считать, что в прямолинейном горизонтальном полете подъемная сила (y), создаваемая птицей, уравнивается ее массой (P): $y = P = 0,5 \cdot c_y \cdot \rho \cdot S \cdot V^2$, где c_y — коэффициент подъемной силы; ρ — кинематическая вязкость воздуха; S — характерная площадь; V — скорость полета. Вязкость воздуха в данном случае — константа, поскольку скорость птиц, летавших на колонию и на кормежку, измерялась в одно и то же время. Приняв, что существенно изменить характерную площадь и коэффициент подъемной силы птицы не могли, можно считать, что изменения массы птицы пропорциональны квадрату скорости $P \sim V^2$. Учитывая то, что во время исследований биологии чайковых птиц (Бородулина, 1960) добывались преимущественно птицы, прилетающие на колонию с кормежки (для получения массового материала по питанию), можно считать, что масса 312 г близка к массе «сытых» голубков, летящих на колонию. Используя массу и определенные нами скорости чаек, летящих от колонии и на колонию, можно вычислить ожи-

даемую массу переносимой птицей пищи. По нашим расчетам она оказалась равной 77 г. Конечно, трудно было бы ожидать полного соответствия реальных данных теоретически ожидаемым, однако полученная величина в общем сравнима с данными о массе содержания желудков чаек, имеющимися в литературе (Бородулина, 1960). Таким образом, предположение о том, что увеличение скорости полета морских голубков связано преимущественно с увеличением полетной массы за счет наполнения пищевого тракта, кажется более предпочтительным.

В результате изложенного можно сделать следующие выводы:

1. Между скоростью полета, частотой взмахов крыльями и энергетическими затратами на полет у чаек (и у некоторых других видов птиц) существует прямолинейная положительная связь. Это дает возможность судить о скорости и степени напряженности полета птицы по характерной для него частоте взмахов крыльями.

2. Морские голубки, летящие с кормежки на колонию, увеличивают скорость полета преимущественно в связи с увеличением полетной массы за счет содержимого пищевого тракта.

Flight Speed, Wingbeat Frequency and Flight Energetics in *Larus genei*. Tsvelikh A. N.—*Vestn. zool.*, 1988, No. 3.—A direct correlation is revealed between the flight speed, wingbeat frequency in Gulls and some other bird species. The Gulls flying to the breeding colony increase flight speed as related to flight weight increase due to increased intestinal content.

- Бородулина Т. Л. Биология и хозяйственное значение чайковых птиц южных водоемов СССР // Тр. Ин-та морфол. животн. АН СССР.— 1960.— 32.— С. 3—130.
- Першин С. В. О саморегуляции машущего полета аэробиянтов с минимальной затратой энергии // Бионика.— 1977.— 11.— С. 13—23.
- Цвелых А. Н. Связь скорости полета и частоты взмахов крыльями у пестроносой крачки (*Thalasseus sandvicensis*) // Докл. АН УССР.— 1986а — Сер. Б, № 8.— С. 82—83.
- Цвелых А. Н. Влияние ветра на полет серой цапли // Зоол. журн.— 1986б.— 65, № 12.— С. 1869—1874.
- Цвелых А. Н., Загороднюк И. В., Михалевич О. А. Скорости полета и частота взмахов крыльями у серой цапли (*Ardea cinerea*) // Зоол. журн.— 1984.— 63, № 4.— С. 590—597.
- Althaus H. P., Bruderer B. Variation von Flügelschlagfrequenz und Fluggeschwindigkeit bei Raben Krahen *Corvus corone*, gemessen mit Zielfolgeradar // *Ornithol. Beob.*— 1982— 79, N 1.— S. 45—48.
- Bernstein M. H., Thomas S. P., Schmidt-Nielsen K. Power input during flight of the Fish crow, *Corvus ossifragus* // *J. Exp. Biol.*— 1973.— 58.— P. 401—410.
- Butler P. J., Woakes A. J. Heart rate, respiratory frequency and wing beat frequency of free flying barnacle geese *Branta leucopsis* // *J. Exp. Biol.*— 1980.— 85.— P. 213—226.
- Greenewolt C. H. The wing of insects and birds as mechanical oscillators // *Proc. Amer. Phil. Soc.*— 1960.— 104.— P. 605—611.
- Hudson D. M., Bernstein M. H. Gas exchange and energy cost of flight in the white-necked raven, *Corvus cryptoleucus* // *J. Exp. Biol.*— 1983.— 103.— P. 121—130.
- Rothe H. J., Biesel W., Nachtigall W. Pigeon flight in a wind tunnel. II. Gas exchange and power requirements // *J. Comp. Physiol. B.*— 1987.— 157.— P. 99—109.
- Norberg R. A. Optimal flight speed in birds when feeding yong // *J. Anim. Ecol.*— 1981.— 50, N 2.— P.473—477.
- Oehme H., Dathe H. H., Kitzler U. Flight energetics in birds (Research on biophysics and physiology of bird flight IY) // *Fortschr. Zool.*— 1977.— 24.— P. 257—273.
- Pennycuik C. J. The mechanics of bird migration // *Ibid.*— 1969.— 111, N 4.— P. 525—556.
- Rainer J. M. V. Avian flight energetics // *Ann. Rev. Physiol.*— 1982.— 44.— P. 109—119.
- Schnell G. D. Flight speeds and wingbeat frequencies of the magnificent frigatebird // *Auk.*— 1974.— 91, N 3.— P. 564—570.
- Torre-Bueno J. R., Larochelle J. The metabolic cost of flight in unrestrained birds // *J. Exp. Biol.*— 1978.— 75.— P. 223—229.
- Tucker V. A. Respiratory exchange and evaporative water loss in flying budgerigars // 1968.— 48.— P. 67—87.
- Tucker V. A. Metabolism during flight in the Laughing Gull, *Larus atricilla* // *Amer. J. Physiol.*— 1972.— 222, N 2.— P. 237—245.