

УДК 598.345 : 591.174

**СКОРОСТИ ПОЛЕТА И ЧАСТОТА ВЗМАХОВ КРЫЛЬЯМИ  
У СЕРОЙ ЦАПЛИ (*ARDEA CINEREA*)**

А. И. ЦВЕЛЫХ, И. В. ЗАГОРОДНЮК, О. А. МИХАЛЕВИЧ

У серой цапли между скоростью полета и частотой взмахов крыльями существует криволинейная зависимость. Наличие двух пиков на кривой распределения скоростей показывает, что серые цапли чаще всего используют два режима полета: 1) с минимальными энергетическими затратами на полет, 2) с минимальными затратами энергии на единицу пути (с минимальной ценой транспорта).

Скорость полета и частота взмахов крыльями у птиц — важные численные характеристики для решения ряда задач орнитологии, биоэнергетики, бионики и т. д., однако изучены они все еще недостаточно. Считается, что птица может увеличивать скорость полета, повысив частоту взмахов крыльями. Тем не менее эксперименты в аэродинамических трубах показывают крайнюю малую изменчивость частоты взмахов крыльями при значительной изменчивости скоростей полета (Tucker, 1968).

До последнего времени была предпринята только одна попытка (Schnell, 1974) установить связь скорости полета и частоты взмахов крыльями у птиц в свободном полете. С помощью доплеровского радара эти характеристики исследовались у большого фрегата (*Fregata magnificens*). Связь между частотой взмахов крыльями и скоростью полета в данном исследовании не была обнаружена. При экспериментах с белощекой казаркой (*Brania leucopsis*) также не было обнаружено корреляции между этими показателями (Butler, Woakes, 1980). Используя несколько иную методику обработки данных, авторы этой статьи установили наличие такой зависимости у серой цапли (*Ardea cinerea* L.). Результаты работы были доложены на XVIII Международном орнитологическом конгрессе и в краткой форме опубликованы в материалах конгресса (Цвелых и др., 1982).

**МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА**

Работы по измерению скорости полета и частоты взмахов крыльями у серых цапель проводились в районе их гнездовой колонии (до 200 пар) в Каневском заповеднике (Черкасская обл., УССР). Измерения проводились во второй половине июня — первой половине июля 1980—1982 гг. В этот период во всех гнездах цапель были птенцы, поэтому полеты птиц в окрестностях колонии были наиболее интенсивными. Наибольшая полетная активность в дневное время наблюдалась в утренние и вечерние часы, в это же время, как правило, не было ветра, поэтому утренние измерения занимали по 4 ч, начиная с рассвета, а вечерние начинались за 3 ч до заката солнца и продолжались до наступления темноты. Скорости полета птиц определялись при помощи триангуляционной установки, представляющей собой два теодолита, расположенных на расстоянии 50 м друг от друга, и двух линий, провешенных от каждого теодолита.

долита перпендикулярно базису (Цвельх, 1978, 1982, 1982а). Теодолиты были установлены на берегу Днепра параллельно одному из магистральных направлений кормовых полетов цапель.

Частоту взмахов крыльями вычисляли при подсчете числа взмахов за время пересечения птицы полосы наблюдения (синхронно с измерением скорости и несколькими учетчиками одновременно). Полетные характеристики измеряли при безветренной погоде и только для птиц, летевших горизонтальным прямолинейным машущим полетом.

В полевых условиях наблюдателям, работающим с теодолитами, не всегда удается работать согласованно. В результате неизбежно возник-

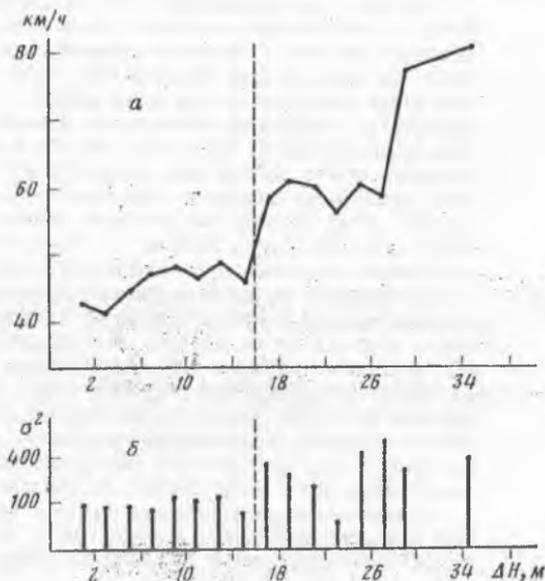


Рис. 1. Изменения скоростей полета (а) и их дисперсий (б) в зависимости от разницы в высотах ( $\Delta H$ ), регистрируемых теодолитами

кают ошибки. При этом скорость обычно завышается до заведомо нереальных величин, хотя известно, что серая цапля не может развивать скорость более 55 км/ч (Кузьмин, Сурбанос, 1978). В связи с этим возникла необходимость разработки критериев для критического отбора данных.

Особенно часто ошибки возникают при измерении полетных характеристик птиц, пролетающих вдалеке от наблюдателей. Поскольку в вычислениях используются тангенсы горизонтальных углов и известно, что ошибки в определении тангенса быстро растут при углах, близких к  $90^\circ$ , результаты замеров, при которых горизонтальные углы превышали  $75^\circ$ , были отброшены. Это ограничило дальность, на которой еще можно измерять скорость полета, до 186,6 м (при базовом расстоянии 50 м).

Нередко случается, что при обработке данных разница в высотах, измеренных при пересечении птицами каждой из перпендикулярных линий, значительна. Это может свидетельствовать о наборе птиц высоты или снижении либо об ошибке наблюдателей. С целью исключения возможных ошибок подобного рода был проведен анализ зависимости скорости полета от разницы в высотах. При этом было установлено (рис. 1, а), что в тех случаях, когда разница высот не превышает 16 м, скорость по-

лета практически не зависит от разницы высот. В дальнейшем наблюдается некоторое увеличение вычисленной скорости полета. Для нахождения границы изменения зависимости был использован критерий Фишера. При попарном сравнении дисперсий скоростей между соседними классами было обнаружено, что дисперсия скоростей достоверно увеличивается при переходе границы 16 м (рис. 1, б;  $F=5,98$ ;  $p<0,05$ ). Учитывая это, результаты, при которых разница в высотах превышала указанную критическую, отбрасывались.

Ошибки часто возникают и в тех случаях, когда угол между линией базиса и направлением полета птицы велик, так как создаются неравнозначные условия в точности измерения для каждого из наблюдателей. Поэтому аналогичным образом была проанализирована зависимость вычисленной скорости полета от разницы в расстояниях между каждым из теодолитов и точками пересечения птиц линии соответствующих перпендикуляров ( $\Delta\theta$ ). Оказалось, что и в этом случае наблюдается скачок скорости после достижения определенной критической величины ( $\Delta\theta$ ), затем дисперсия скорости становится достоверно большей ( $F=2,93$ ;  $p<0,05$ ). Этой разнице в удалениях птицы от линии теодолитов соответствует угол  $26,5^\circ$  (при базе 50 м). Эта критическая величина и была принята нами в качестве предельной при отборе данных.

Отобранные по вышеуказанным критериям данные не зависят от расстояния между линией теодолитов и летящей птицей ( $r=0,08$ ) и достоверно отличаются от массива неотобранных данных ( $t=3,98$ ;  $p<0,001$ ). Из первичных замеров для дальнейшего анализа таким образом было отобрано 106 результатов по скорости и соответственно столько же по частоте, из них 88 для птиц, летевших на колонию, и 18 для птиц, летевших от колонии. Такая неравномерность данных связана с тем, что птицы от колонии часто летели под значительным углом к линии теодолитов и результаты таких замеров не прошли отбора.

Статистическую обработку данных вели по общепринятым методикам (Плохинский, 1961; Лакин, 1980) на микро-ЭВМ «Электроника БЗ-21» по стандартным (Францевич, 1980) и по оригинальным программам.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Установлено, что средняя скорость полета цапель  $41,47 \pm 0,626$  км/ч, средняя частота взмахов крыльями —  $2,68 \pm 0,030$  Гц. Средняя высота полета цапель около 40 м. Было проанализировано соответствие распределений скоростей и частоты взмахов крыльями кривой нормального распределения. Скорость полета имеет два пика (рис. 2, а), один в области 36—41 км/ч (среднее 38,5 км/ч), второй — 45—50 км/ч (среднее 47,5 км/ч). Распределение частот соответствует кривой нормального распределения (рис. 2, б).

Поскольку прямой корреляции между скоростью полета цапель и частотой взмахов крыльями не обнаружено, было вычислено корреляционное отношение. Оно оказалось равным 0,51 ( $p<0,01$ ). Полученный способом скользящей средней график связи скорости полета и частоты взмахов крыльями у цапель (рис. 3) показывает, что частота взмахов крыльями минимальна (около 2,35 Гц) при скоростях полета 37,5—39,5 км/ч, что примерно совпадает со значениями скорости, которую использует большинство птиц (рис. 2, а). При уменьшении и увеличении скорости частота взмахов крыльями возрастает. Дальнейшее одновременное увеличение частоты и скорости соответствует второму пику на кривой распределения скоростей полета цапель (рис. 2, а). Достоверных различий между скоростями полета и частотами взмахов крыльями для птиц, летевших на колонию и от нее, не обнаружено.

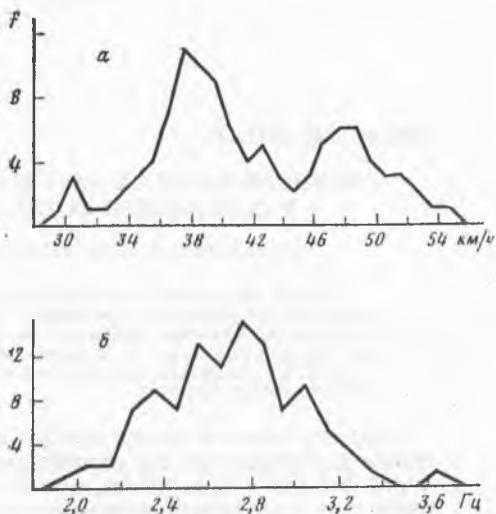


Рис. 2. Распределения скоростей полета (а) и частоты взмахов крыльями (б) у серых цапель

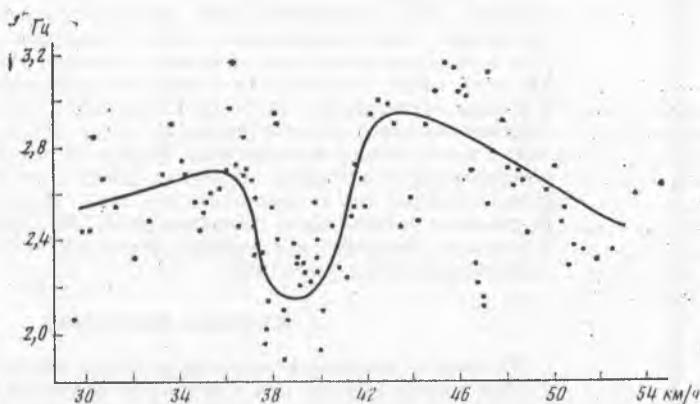


Рис. 3. Связь скорости полета и частоты взмахов крыльями у серой цапли (кривая сглажена методом скользящей средней): каждая точка графика соответствует взвешенному скользящему значению трех исходных замеров

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Как уже отмечено, между скоростью полета и частотой взмахов крыльями у серых цапель существует достоверная криволинейная связь. Шнелл (Shnell, 1974), исследовавший аналогичные полетные характеристики у большого фрегата, приходит к выводу, что скорость полета у этой птицы не коррелирует с частотой взмахов крыльями. Это дало ему основание заключить, что полет птиц происходит на резонансных частотах. Такой вывод, по мнению Шнелла, подтверждало и то, что вариации

скоростей полета и частоты взмахов крыльями у фрегатов соответствовали вариациям в размерах крыльев у этих птиц. Несколько позже Першин (1977) показал, что полет птиц должен происходить на определенных резонансных частотах, зависящих прежде всего от массы птицы. Используя приведенные этим автором формулы и считая, что масса серых цапель колеблется от 1000 до 2000 г (Спангенберг, 1951; Смогоржевский, 1979), мы вычислили крайние значения возможной частоты

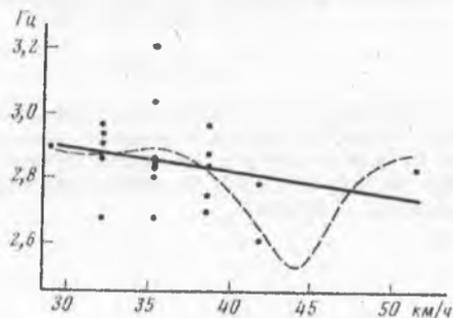


Рис. 4

Рис. 4. Связь скорости полета и частоты взмахов крыльями у большого фрегата (по данным Schnell, 1974); штриховая линия — предполагаемый ход зависимости

Рис. 5. Распределение скоростей полета цапель во время утренних (а) и вечерних (б) наблюдений

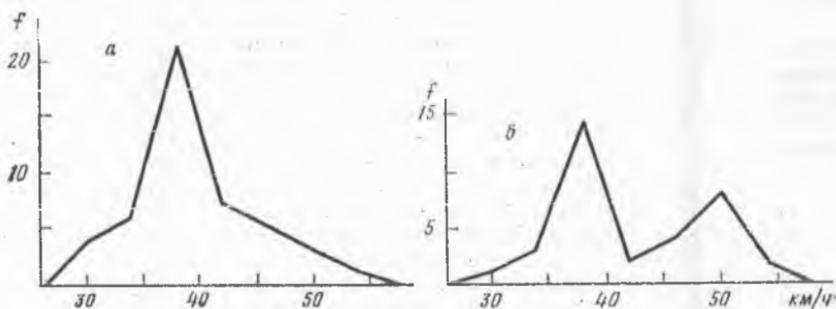


Рис. 5

взмахов крыльями. Теоретически она должна различаться приблизительно в 1,4 раза. Фактически размах частот в исследуемой популяции цапель оказался выше — 1,84, хотя разброс масс в ней, несомненно, меньше, чем для вида в целом. Это свидетельствует о том, что птицы могут изменять частоту взмахов крыльями произвольно.

Мы не считаем, что обнаруженная связь между скоростью полета и частотой взмахов крыльями противоречит выводам о резонансном характере полета птиц. Увеличивая или уменьшая скорость полета, птица несомненно изменяет технику полета и геометрию крыла. Это допускает резонансный режим на иных частотах, чем характерные для исходной скорости полета.

Что касается данных по полету фрегата (Schnell, 1974), то в этом случае было собрано небольшое количество данных в пределах скоростей 29,0—51,5 км/ч. По этим данным мы построили график зависимости между скоростью полета и частотой взмахов крыльями (рис. 4). Заметно, что частота взмахов крыльями уменьшается с увеличением скорости до 42 км/ч. Шнеллу не удалось обнаружить корреляционной зависимости между скоростью полета и частотой, так как он исходил из предположения, что эта зависимость должна быть прямолинейной. Что происходит

на отрезке скоростей 42—51,5 км/ч, неизвестно. Можно только предположить, по аналогии с полученными нами результатами (рис. 3), что частота взмахов крыльями должна начать возрастать.

Судя по данным, полученным при полетах прирученных белошеких казарок (Butler, Woakes, 1980), минимальные значения частоты взмахов крыльями наблюдались при скорости полета 70,2 км/ч, что очень близко к средней скорости их полета (67,3 км/ч). Этой же скорости соответствуют и минимальные значения частоты сердечных сокращений и частоты дыхания, что свидетельствует о минимальных энергетических затратах на полет. Правда, при скорости порядка 70 км/ч зарегистрированы и более высокие значения указанных характеристик.

При экспериментах в аэродинамической трубе (Tucker, 1968) было показано, что минимальный уровень затрат энергии в единицу времени у птицы в полете соответствует определенной скорости. Увеличение или уменьшение скорости приводит к увеличению энергозатрат на полет. Однако с точки зрения затрат энергии на перемещение на единицу расстояния («цена транспорта») птице выгоднее летать с несколько большей скоростью (Pennycuik, 1969). При этом энергозатраты птицы на единицу пути будут меньшими, чем при скорости, оптимальной по затратам энергии в единицу времени.

Таким образом, птица может избирать две скорости полета: одна из них оптимальна с точки зрения энергетических затрат в единицу времени, вторая — оптимизирована с точки зрения цены транспорта. В свое время Мейнерцхаген (Meinertzhagen, 1955) указывал, что локальные кормовые перемещения происходят с меньшей скоростью, чем полет с какой-либо целью (перелеты на ночевку, миграция и т. п.). Таким образом, с большой долей вероятности можно предположить, что два пика скорости полета, отмеченные нами у серой цапли, приблизительно соответствуют двум отмеченным выше оптимальным скоростям. Если учесть, что изменения частоты взмахов крыльями в определенной степени отражают энергетические траты на полет (Butler, Woakes, 1980), то кривая, полученная нами (рис. 3), должна отражать изменение энергетических трат на полет цапель.

Считая, что во время измерений мы регистрировали весь диапазон скоростей полета, характерных для цапель ( $V = 29,5—54,5$  км/ч), интересно посмотреть, отвечают ли обнаруженные пики на кривой распределения скоростей полета теоретическим скоростям, рассчитанным по соответствующим уравнениям. Для этого мы воспользовались уравнениями Таккера и Гринуолта, приведенными в работе Шнелла и Гиллак (Schnell, Hellack, 1979), а также уравнениями Пенниквика (Pennycuik, 1969). Необходимые данные по площади крыла, массе тела и размаху крыльев у цапель взяты из работ Кокшайского (1961, 1964). Расчеты показывают, что энергетические траты на полет у серых цапель имеют минимальные значения при скоростях полета равных: 36,4 (по уравнению Таккера), 32,1 (по Гринуолту) и 31,6 км/ч (по Пенниквику). Цена транспорта минимальна при скоростях соответственно 42,0; 43,8 и 41,7 км/ч.

Как видим, только скорость минимальных энергетических затрат, вычисленная по уравнению Таккера, близка к первому пику распределения скоростей, зарегистрированным нами для серой цапли. Второй пик распределения приходится на значительно большие скорости, чем вычисленные по всем трем уравнениям. Несоответствие теоретически ожидаемых и реально зарегистрированных скоростей полета птиц отмечено также и другими исследователями (Schnell, Hellack, 1979). Скорее всего, это связано с тем, что эмпирические зависимости, послужившие основой для вывода вышеуказанных теоретических уравнений, были получены на небольшом материале ограниченного числа видов птиц и к тому же в лабораторных условиях.

Кроме того, следует учесть также то обстоятельство, что у цапель существует половой диморфизм в размерах. Более мелкие птицы (преимущественно самки) должны иметь большую частоту взмахов крыльями, но одинаковую, если не большую (Цвельх, 1982а) скорость полета, чем более крупные самцы. По данным Смогоржевского (1979), часть самцов сменяет самок на гнезде приблизительно в 10—11 ч. Если сходный ритм сохраняется и в период выкармливания птенцов, когда проводились наблюдения, то мы можем ожидать, что на вечерних наблюдениях измеряется скорость полета у большего числа самок, чем утром. Действительно, вечером наблюдается два пика в распределении скоростей, а утром — только один (рис. 5). Приписывать самцам и самкам столь различающиеся средние скорости до накопления конкретных данных рискованно, однако игнорировать возможность наложения этого процесса на результаты исследования нельзя. С другой стороны, серые цапли, ведущие преимущественно сумеречный образ жизни, вечером совершают более далекие кормовые полеты, чем днем, и чаще используют скорость, оптимальную по цене транспорта.

На основании всего изложенного можно сделать следующие выводы.

1. Между скоростью полета и частотой взмахов крыльями у серой цапли существует криволинейная зависимость.
2. Распределение частот взмахов крыльями соответствует кривой нормального распределения. Наблюдаемый разброс частот взмахов превышает теоретически ожидаемый из гипотезы резонансного полета птиц; это свидетельствует о том, что птицы могут изменять частоту взмахов крыльями произвольно.
3. Распределение скоростей полета у серых цапель имеет два пика, первому из которых соответствует минимальная частота взмахов крыльями, следовательно, при данной скорости полета энергетические затраты на полет минимальны. Второй пик распределения, по-видимому, соответствует минимальным затратам энергии на единицу пути (минимальной цене транспорта).

## ЛИТЕРАТУРА

- Кокшайский Н. В., 1961. О летных качествах цапель.— Тр. Астраханск. заповедн., 5, 269—277.— 1964. Особенности летных качеств цапель с точки зрения теории подобия.— В кн.: Проблемы орнитологии. Львов: Изд-во Львовск. ун-та, 153—157.
- Кузьмин И. Ф., Сурбанос А. Г., 1978. Использование вертолета при наблюдениях за миграциями птиц.— В кн.: II Всес. конф. по миграциям птиц. ч. 2. Алма-Ата, 189—191.
- Лякин Г. Ф., 1980. Биометрия. М.: Высш. школа, 1—293.
- Першин С. В., 1977. О саморегуляции машущего полета аэробиянтов с минимальной затратой энергии.— Бионика, 11, 13—23.
- Плохинский Н. А., 1961. Биометрия. Новосибирск: Изд-во Сибирск. отд. АН СССР, 1—364.
- Смогоржевский Л. А., 1979. Фауна Украины, 5, 1. Киев: Наукова думка, 1—188.
- Спангенберг Е. П., 1951. Семейство цаплевые.— В кн.: Птицы Советского Союза, 2. М.: Сов. наука, 393—475.
- Францелич Л. И., 1980. Обработка результатов биологических экспериментов на микро-ЭВМ «Электроника БЗ-21». Киев: Наукова думка, 1—91.
- Цвельх А. И., 1978. Определение высоты, направления и скорости полета птиц триангуляционным методом.— В кн.: II Всес. конф. по миграциям птиц. ч. 2. Алма-Ата, 209—210.— 1982. Различия в скорости полета у ласточек.— Зоол. ж., 61, 5, 742—746.— 1982а. Скорость полета и размеры птиц.— Вести. зоол., 6, 67—71.
- Цвельх А. И., Михалевиц О. А., Загороднюк И. В., 1982. Взаимосвязь частоты взмахов крыльями и скорости полета у серой цапли (*Ardea cinerea* L.).— В кн.: XVIII Международн. орнитол. конгр. М., 139—140.
- Butler P. J., Woakes A. J., 1980. Heart rate, respiratory frequency and wing beat frequency of free flying barnacle geese *Branta leucopsis*.— J. exptl. Biol., 85, 213—226.
- McNertzshagen R., 1955. The speed and altitude of bird flight.— Ibis, 97, 1, 81—117.
- Pennycook C. J., 1969. The mechanics of bird migration.— Ibis, 111, 4, 525—556.
- Schnell G. D., 1974. Flight speeds and wingbeat frequencies of the magnificent frigate bird.— Auk, 91, 3, 564—570.

Schnell G. D., Hellack J. J., 1979. Bird flight speeds in nature. Optimized or a compromise?— Amer. Natur., 113, 1, 53—66.

Tucker V. A., 1968. Respiratory exchange and evaporative water loss in the flying budgerigar.— J. exptl. Biol., 48, 67—87.

Київський державний університет,  
Інститут зоології АН УРСР (Київ)

Поступила в редакцію  
26 мая 1983 г.

## THE SPEED OF FLIGHT AND FREQUENCY OF WING STROKES IN *ARDEA CINEREA*

A. N. TSVELYKH, I. V. ZAGORODNIUK, O. A. MIKHALEVICH

State University of Kiev and Institute of Zoology, Academy of Sciences  
of the Ukrainian SSR (Kiev)

### Summary

There is a curvilinear dependence between the flight speed and the frequency of wing strokes in *Ardea cinerea*. The presence of two peaks on the curve of speed distribution has shown that the birds use most often two regimes of flight: 1) with the minimal expenditure of energy for flight and 2) with the minimal expenditure of energy for route unit (with the minimal price of transport).