

Ю. КЕСКПАЙК

ТЕПЛОПРОДУКЦИЯ И ПУТИ ТЕПЛООТДАЧИ ПРИ ПОЛЕТЕ У ЛАСТОЧЕК

Общеизвестно, что ласточки 70—80% светлой части суток проводят в полете, останавливаясь лишь для кратковременного отдыха. Именно этот факт послужил основанием для предположения некоторых авторов (Дольник, Блюменталь, 1964) о том, что энергия существования этих стеноотных видов приближается к энергии полета. Однако узкая специализация к воздушному образу жизни требует от организма ряда адаптаций, отражающихся в морфологических и физиологических показателях. Последние можно рассматривать с двух точек зрения: а) морфофизиологические особенности, связанные с актом полета (аэродинамическое качество, особенности кровоснабжения и т. д.), б) морфофизиологические особенности, связанные с биоэнергетикой, особенно теплоотдачей.

Изучение последней — задача настоящей работы.

Материал и методика

Основная часть исследований проведена на двух видах ласточек — деревенской (*Hirundo r. rustica* L.) и городской (*Delichon u. urbica* L.). У подопытных объектов изучались потребление кислорода и температура тела (микроэлектротермометром) в покое и после 3—15-минутного полета при 15—20°С среды (методику определения энергии полета см. Pearson, 1950).

Одновременно (опыты в условиях покоя) определялся калорический эквивалент изменения веса тела на 1 г (1 л O₂ = 4,7 ккал). Калорический эквивалент (КЭ) очень важен для интерпретации данных, полученных Д. Люлеевой (1962), о потере веса в покое и во время полета.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Энергетический обмен

Калорический эквивалент изменения веса тела на 1 г. По нашим данным, калорический эквивалент потери в покое 1 г веса тела при умеренной температуре среды (15—20°) у деревенских ласточек — $4,80 \pm 0,37$, у городских — $4,95 \pm 0,18$.

Как известно, ночью ласточки не совершают дефекации, это происходит у них только утром при вылете из гнезда. Следовательно, все ночные потери — результат расхода энергии (углерод из CO₂ и респирационная H₂O). При использовании калорического эквивалента нам удалось

определить энергетический обмен в состояниях разной активности, по С. Броди (Brody, 1945).

Стандартный метаболизм. Установлено, что нижняя граница термонейтральной зоны у обоих видов ласточек — 27,5—28°. Потребление кислорода у деревенских ласточек в этих условиях — $3,45 \pm 0,13$ мл/г · ч, что дает $0,273 \pm 0,001$ ккал/ч ($6,51 \pm 0,024$ ккал/24 ч), а у городских ласточек соответственно $3,44 \pm 0,22$ мл/г · ч или $0,305 \pm 0,012$ ккал/ч ($7,32 \pm 0,29$ ккал/24 ч).

Теоретические величины, рассчитанные по формуле $\text{ккал/24 ч} = 0,836 W^{0,705}$ (Kendeigh, 1966), только незначительно отличаются от эмпирических: у деревенских ласточек (вес 16,7 г) — 0,284 ккал/ч ($6,81$ ккал/24 ч) и у городских — 0,288 ккал/ч ($6,93$ ккал/24 ч).

Таблица 1

Обмен в покое (при 15—20°) у ласточек

	<i>H. rustica</i>	<i>D. urbica</i>
O ₂ мл/г · ч	6,04 ± 0,30	5,20 ± 0,07
ккал/ч	0,510 ± 0,002	0,490 ± 0,001
ккал/24 ч	12,28 ± 0,05	11,72 ± 0,02
ккал/ч **	—	0,533 ± 0,05
ккал/24 ч **	—	12,79 ± 1,20

Энергия покоя. Результаты настоящего исследования и данные Д. Люлеевой (1962*, по потерям веса — **) о величине энергетического обмена в покое при 15—20° среды приведены в табл. 1.

По теории С. Броди, энергия покоя (при 20°) примерно в 1,7 раза превышает энергию стандартного обмена, что дает следующие значения: у деревенских и городских ласточек

соответственно 0,464 ккал/ч и 0,519 ккал/ч. Эти теоретические величины также совпадают с результатами данного исследования. Как известно, энергия покоя зависит от окружающей температуры, т. е. охлаждающей силы среды (табл. 2).

Так как мускулатура птиц в состоянии работать неограниченное время при режиме, превышающем активность метаболизма в стандартных условиях в 3—5 раз (МК=3—5, Scholander и др., 1950) еще без кислородного дебета, максимальная возможная величина длительного обмена в покое равна 0,915—1,230 ккал/ч у городских и 0,820—1,090 ккал/ч у деревенских ласточек.

Таким образом, у ласточек при температуре среды около 0—5° энергия покоя равняется энергии существования (температура тела не изменяется).

Изменения энергии покоя при различных температурах среды у ласточек отличаются от таковых у воробьиных птиц (весом 20 г), получен-

Таблица 2

Энергия покоя у городских и деревенских ласточек при различной температуре среды и температуре тела 38°
($S=10 W^{2/3}$, Benedict, Fox, 1933)

Температура среды, °C	<i>D. urbica</i>		<i>H. rustica</i>	
	ккал/ч	ккал/м ² · ч	ккал/ч	ккал/м ² · ч
30	0,305	41,2	0,273	41,6
25	0,358	45,4	0,328	50,1
20	0,430	58,1	—	—
15	0,530	71,7	0,510	77,8
10	0,710	96,0	0,785	12,0
5	1,060	143,2	—	—

* Как показывают расчеты, между данными по весовым потерям и по кислороду не существует статистически достоверных различий ($P > 0,050$).

ных Ч. Кенди. Повышенные энергетические потребности у ласточек, по-видимому, объясняются слабо развитой физической терморегуляцией (см. дальше).

Энергия полета. Основные расчеты по энергии полета получены по весовым потерям (Люлеева, 1962, табл. 3).

Используя величину $KЭ = 4,95 \pm 0,18$, получаем энергию полета у городских ласточек, равную $0,816 \text{ ккал/ч}$ ($11,0 \text{ ккал/м}^2 \cdot \text{ч}$).

Таблица 3

Потери веса при полете у городских ласточек

Птицы	Время между взвешиваниями, ч	Изменение веса, г	Потери веса, г/ч
1	2,0	0,400	0,200
2	3,5	0,600	0,171
3	7,0	1,800	0,257
4	6,0	0,400	0,066
5	10,7	2,500	0,234
6	11,0	2,000	0,182

В среднем $0,185 \pm 0,022$

Расчеты энергии полета по данным потребления кислорода дали следующие результаты: у деревенских ласточек — $0,800 \text{ ккал/ч}$ ($12,2 \text{ ккал/м}^2 \cdot \text{ч}$), у городских — $0,660 \text{ ккал/ч}$ (рис. 1). Возможно, что расхождения по энергии полета у городских ласточек по сравнению с данными весовых потерь связаны с длительностью полета и ошибкой интерполяции. Данные по кислороду (интерполяция) получены после 3 мин, а у деревенских ласточек — после 15 мин полета.

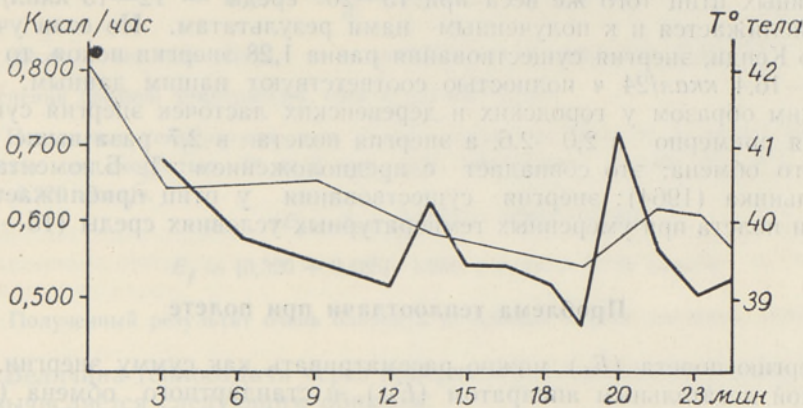


Рис. 1. Динамика понижения потребления кислорода ($O_2 \text{ мл/г} \cdot \text{ч}$) и температуры тела после полета у деревенских ласточек.

Энергетические расходы при полете по расчетам дефицита тепла у городских ласточек — $0,936 \text{ ккал/ч}$ (см. дальнейшие расчеты). Таким образом, разными методами полученные данные отличаются друг от друга (табл. 4). Величина энергии полета $0,660 \text{ ккал/ч}$ маловероятна и свидетельствует о непригодности методики экстраполяции.

Таблица 4

Энергия полета (ккал/ч) у ласточек при температуре среды $17-18^\circ$

<i>H. rustica</i>	<i>D. urbica</i>	Методика
0,800	0,660	По потреблению O_2 после полета (экстраполяция)
—	0,816	По весовым потерям
—	0,936	По дефициту тепла
—	0,955	Теоретическое (рис. 2)

Энергия существования складывается из суммы энергии полета, энергии покоя и неучтенного компонента (уход за собой и энергия пищеварения, табл. 5). Полученные расчеты показывают, что энергия существования у городских ласточек весной и перед миграцией равна 14—19 ккал/24 ч, что соответствует 0,580—0,800 ккал/ч.

Таблица 5

Энергия существования у городских ласточек
(максимальная температура в мае—августе 13—20°, минимальная — 5—11°)

Месяц	Летные часы		Покой и уход за собой днем		Покой в ночное время		Энергия существования, ккал/24 ч
	количество часов	ккал/11—14 ч	количество часов	ккал/3—7 ч	количество часов	ккал/6—8 ч (обмен в покое)	
май	11—13	9,0—10,6	3—5	1,5—2,5	~ 8	~ 4,0	14,5—17,1
июль	11—14	9,0—11,4	4—7	2,0—3,5	~ 6	~ 3,0	14,0—18,9
август	11—13	9,0—10,6	3—5	1,5—2,5	~ 8	~ 4,0	14,5—17,1
В среднем	11—14	9,0—11,4	3—7	1,5—3,5	6—8	3,0—4,0	14,0—19,0

Вычисленная по формулам Ч. Кенди энергия существования для воробьиных птиц того же веса при 15—20° среды — 12—13 ккал/24 ч, что приближается и к полученным нами результатам. Но если учесть, что, по Кенди, энергия существования равна 1,28 энергии покоя, то цифры 15—16,4 ккал/24 ч полностью соответствуют нашим данным.

Таким образом у городских и деревенских ласточек энергия существования примерно в 2,0—2,6, а энергия полета в 2,7 раза выше стандартного обмена; это совпадает с предположением Т. Блюменталь и В. Дольника (1964): энергия существования у птиц приближается к энергии полета при умеренных температурных условиях среды (15—20°).

Проблема теплоотдачи при полете

Энергию полета (E_f) можно рассматривать как сумму энергии, расходуемой летательным аппаратом (E_{la}), и стандартного обмена (E_{st}):

$$E_f = E_{la} + E_{st}, \quad E_{la} = E_f - E_{st}, \quad E_f = (E_f - E_{st}) + E_{st}. \quad (1)$$

По литературным данным (Nisbet и др., 1963), из всей энергии, употребляемой летательной мускулатурой, в механическую работу превращается около 20—25%, а остальная часть рассеивается в виде тепла (1). Следовательно, количество рассеивающего тепла во время полета (Q_f) равняется

$$Q_f = (E_f - E_{st}) 0,80 + E_{st}. \quad (2)$$

Энергия полета у городских ласточек — 0,816 ккал/ч, а величина стандартного обмена — 0,305 ккал/ч, что дает $(E_f - E_{st}) 0,80 = 0,409$ и в целом $Q_f = 0,714$ ккал/ч.

Сохранение теплового баланса при полете осуществляется увеличением теплопередачи кондукцией, конвекцией, радиацией и испарением и определяется следующим уравнением (Бартон, Эдхолм, 1957):

$$M - D = H + E, \quad (3)$$

где M — теплообразование, D — дефицит тепла, H — теплоотдача через поверхность тела (конвекция, кондукция, радиация), E — теплоотдача испарением, $H + E = Q_f$.

Термостабильное состояние во время полета реально лишь без теплового дефицита ($D = Q$), в то время как в начале и после полета оно существует всегда.

Так как начало полета всегда сопровождается повышением температуры тела (дефицитом тепла), энергию полета (E_f) можно определить по уравнению

$$E_f = E_{st} + (E_p - E_{st}) + D + E_k, \quad (а)$$

где E_{st} — стандартный метаболизм, E_p — энергия покоя при определенной температуре среды (в данном случае $17-18^\circ$), $E_{st} + (E_p - E_{st})$ — так же энергия покоя, $(E_p - E_{st})$ — лишние расходы для поддержания температуры тела 38° при определенной температуре среды ($17-18^\circ$), E_k — энергия механической работы летательного аппарата ($20-25\%$ из E_{la}).

$$D + E_k + (E_p - E_{st}) = E_{la}, \quad (б)$$

$$\text{откуда } [D + (E_p - E_{st})] \cdot 1,25 + E_{st} = E_f, \quad (в)$$

$$D = m \cdot c \frac{dt^\circ}{dt} \quad (\text{Бартоу, Эдхолм, 1957}), \quad (г)$$

где m — вес тела (20 г), c — коэффициент теплоемкости (0,8), $\frac{dt^\circ}{dt}$ — скорость изменения средней температуры тела в течение часа.

Повышение температуры тела у двух городских ласточек в начале полета произошло со скоростью 1° на 3 мин (при температуре среды $17-18^\circ$), что дает $D = 0,320$ ккал/ч.

$$(E_p - E_{st}) = 0,490 - 0,305 = 0,185,$$

$$E_f = [0,320 + 0,185] \cdot 1,250 + 0,305 = 0,936 \text{ ккал/ч.}$$

Полученный результат очень близок к остальным нашим расчетам (табл. 4).

Величина теплоотдачи через поверхность подчиняется закону Ньютона и вычисляется следующим образом:

$$H = c \cdot (T_t - T_b) = c\Delta T, \quad (4)$$

где T_t — температура тела, T_b — температура воздуха, c — коэффициент охлаждения.

Для определения теплоотдачи испарением (E) общепринято уравнение (закон Далтона)

$$E = v \cdot (P_a - P_b) \cdot 0,60, \quad (5)$$

где v — вентиляция, л/час, P_a — количество влаги (г/л) в выдыхаемом воздухе, насыщенном водяными парами при температуре тела, P_b — то же самое во вдыхаемом воздухе при данных температурных условиях, 0,60 — цена испарения 1 г воды в килокалориях.

Таким образом и при полете количество рассеиваемого тепла (Q_f) равняется

$$Q_f = c (T_t - T_b) + (P_a - P_b) \cdot 0,60. \quad (6)$$

Пределы температурного гомеостаза у ласточек и его значение. Понятие температурного гомеостаза у ласточек относительно и в пределах его допустимо безвредное повышение температуры тела на 4—5° (по сравнению с температурой тела в покое днем). Стандартная температура тела (ночью в покое при 30°) у городских и деревенских (прирученных) ласточек соответственно $36,9 \pm 0,1$ и $37,7 \pm 0,3^\circ \text{C}$, а днем в тех же условиях около 38°. Температура тела при полете достигает 40—43° (без полипноэ).

Повышение температуры тела с точки зрения теплоотдачи имеет двойное значение. Увеличивается теплосодержание организма, т. е. часть выделяемой энергии в виде тепла аккумулируется по закону

$$k\text{кал} = mc\Delta t, \quad (7)$$

где c — удельная теплоемкость = 0,8 (Бартон, Эдхолм, 1957), m — вес тела (20 г), t — разница между начальной и конечной температурами тела (5°).

Роль прямой аккумуляции тепла в общем тепловом балансе ничтожна — 0,008 ккал.

Главным приходится считать увеличение теплопродукции для сохранения нового уровня температуры тела (по закону Ньютона (4)), а также облегчение увеличения теплопередачи испарением.

Изменение теплового сопротивления. По закону охлаждения Ньютона (4), теплоотдача зависит от коэффициента охлаждения (C), а $\frac{1}{C}$ называется аналогично закону электрического тока тепловым сопротивлением (I)

$$I = I_t + I_o + I_b, \quad (8)$$

где I_t — тепловое сопротивление тканей, I_o — тепловое сопротивление оперения, I_b — тепловое сопротивление воздуха.

В данном исследовании (табл. 6) определено только общее тепловое сопротивление при разных температурных условиях среды по уравнению

$$I = \frac{T_t - T_b}{\text{ккал/ч}}. \quad (9)$$

Таблица 6

Общее тепловое сопротивление (I) у ласточек при разной температуре среды

Температура среды, °C	<i>D. urbica</i>									<i>H. rustica</i>		
	Температура тела 38°			Температура тела 39°			В состоянии гипотермии, температура тела 38—34°			Температура тела 38°		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
30	26,2	0,193	1,07	29,4	0,218	1,21	26,0	0,199	1,12	22,0	0,192	1,07
25	36,3	0,286	1,60	39,2	0,309	1,72	40,0	0,298	1,64	39,8	0,320	1,78
20	41,9	0,310	1,72	44,5	0,327	1,82	48,6	0,360	2,00	—	—	—
15	43,5	0,321	1,79	45,3	0,335	1,86	56,6	0,490	2,76	45,2	0,324	1,80
10	39,6	0,292	1,62	41,0	0,302	1,68	53,3	0,394	2,20	42,6	0,276	1,53
5	31,2	0,231	1,28	32,0	0,237	1,32	48,5	0,352	1,95	—	—	—

$$1 - \frac{^\circ\text{C}}{\text{ккал/ч}}; \quad 2 - \frac{^\circ\text{C}}{\text{ккал/м}^2 \cdot \text{ч}}; \quad 3 - \frac{^\circ\text{C}}{0,18 \cdot \text{ккал/м}^2 \cdot \text{ч}} = 1 \text{ clo}.$$

При полете городских ласточек изменения температуры тела при температуре среды 15° составляют от 39 до 42° , что дает общее тепловое сопротивление у жирных городских ласточек $29,4-33,0 \frac{^\circ\text{C}}{\text{ккал/ч}}$ ($0,218-0,245 \frac{^\circ\text{C}}{\text{ккал/м}^2 \cdot \text{ч}}$, или $1,21-1,36 clo$).

У тощих деревенских ласточек при полете в условиях $17-18^\circ$ среды и температуры тела 41° тепловое сопротивление равно $28,5 \frac{^\circ\text{C}}{\text{ккал/ч}}$ ($0,193 \frac{^\circ\text{C}}{\text{ккал/м}^2 \cdot \text{ч}}$ или $1,07 clo$).

В состоянии гипотермии общее тепловое сопротивление достигает $2,8 clo$ (максимальная величина). Таким образом при полете ласточек общее тепловое сопротивление приближается к минимальному значению, что способствует максимальной теплоотдаче через поверхность тела.

Интенсивность теплопередачи в тканях (I_t) в первую очередь зависит от кровотока и только затем от теплопроводности самих тканей. Есть основание полагать (Eliassen, 1963), что во время полета соотношение ядра и оболочки сильно изменяется и это в конечном счете приводит к исчезновению физиологического градиента (I_t приближается к минимуму). Установлено, что у человека минимальное $I_t = 0,15 clo$ (Бартон, Эдхолм, 1957).

Таким образом, вся теплопередача через поверхности тела определяется фактически физическим градиентом

$$Q_f = c (T_k - T_b) = \frac{T_k - T_b}{I_t + I_b}, \quad (10)$$

где T_k — температура кожи, T_b — температура воздуха.

Если учесть, что при полете ласточек (от 5 м/сек до 28 м/сек) увеличивается теплопередача конвекцией в зависимости от скорости полета и теплоизоляционные свойства окружающего воздуха вследствие движения минимальны, то I_b также около $0,15 clo$.

Общая сумма теплового сопротивления тканей и воздуха составит тогда около $0,30 clo$, что даст тепловое сопротивление оперения при полете у деревенских и городских ласточек соответственно $0,77 clo$ и $0,91-1,06 clo$.

Лучшее теплоизоляционное свойство покровов у городских ласточек связано с наличием опушения и подкожных жировых резервов, что, видимо, имеет большое значение во время полета (у городских ласточек большое место в полете занимает планирующий полет, не связанный с активной работой).

Теплоотдача испарением. Закон Далтона в выражении (5) действителен только при постоянных температуре тела и дыхании, т. е. объективно отражает скорость испарения через дыхательные пути в зависимости от температуры среды. В полете устанавливается термостабильное состояние, температура тела и частота дыхания становятся постоянными и, следовательно, на основе энергетического обмена (потребление кислорода) можно высчитать интенсивность легочной вентиляции. По настоящим результатам у деревенских ласточек соотношение $л/ч$: частота дыхания/ч остается при разной температуре тела практически постоянной величиной (табл. 7).

Таблица 7

Интенсивность легочной вентиляции у деревенских ласточек

Температура тела, °С	Температура среды, °С	Частота дыхания в час (а)	Легочная вентиляция, л/ч (б)	$\frac{б}{а}$ мл
38,0	7	6120	0,560	0,091
37,6	7	6000	0,570	0,095
37,6	7	5400	0,540	0,100
38,2	7	5800	0,650	0,105
39,3	25	4200	0,540	0,095
38,3	25	4080	0,400	0,098
37,5	25	3600	0,330	0,092

В среднем 0,095±0,002

Следовательно, при умеренных температурных условиях среды (25—10°) количество испаряемой воды в зависимости от температуры среды колеблется от 0,02 до 0,08 г H₂O/ч (табл. 8), что дает 0,011—0,048 ккал/ч.

Полученные нами расчеты совпадают с литературными данными (Nisbet и др., 1963) о том,

Таблица 8

Количество испаряемой воды (г/ч) в зависимости от температуры тела и среды у городских ласточек

Температура тела, °С	Температура среды, °С		
	10	20	25
39	0,05	0,03	0,02
40	0,06	0,03	0,02
42	0,08	0,05	0,03

что птицы весом 20 г при полете теряют воду путем респирационного испарения со скоростью 0,02 г/ч.

Если принять, что теплоотдача испарением происходит только по «чистым» физическим правилам, то она составит около 3—4% общей теплоотдачи (при умеренных температурных условиях). По данным Ч. Кенди

(Kendeigh, 1944), у домовых воробьев (*Passer domesticus*) при 10° среды теплоотдача испарением составляет 10%, что гораздо выше полученных нами данных.

Во время полета одновременно с окислительными процессами, связанными с актом полета, происходят и все остальные жизненно важные биологические процессы (синтез белков, жиров и т. д.), из 1 г веса тела при сгорании выделяется около 0,6—0,7 г метаболической воды (1 г жиров дает 1,07 г, 1 г углеводов — 0,6 г и 1 г белков — 0,4 г воды). При полете в умеренных температурных условиях у ласточек потери веса составляют в среднем 185 мг/ч, что дает 0,13 г метаболической воды в час. Несомненно, часть этой воды вновь используется для синтеза белков и т. д. Питание ласточек также состоит из сравнительно влажного корма. Следовательно, при полете в умеренных температурных условиях для выделения избытка воды должны существовать специальные приспособления (Salt, 1964). Однако с точки зрения энергетического обмена выделение влаги через дыхательные пути не выгодно (см. дальше) и, по-видимому, оно происходит через клоаку. При более высоких температурах среды (выше 25°) теплоотдача испарением должна увеличиваться и, как и у других воробьиных птиц весом 20 г, около 25% всего тепла рассеивается респирационным испарением (Bartholomew, Cade, 1963). Через дыхательные пути рассеивается еще 2% тепла при нагревании вдыхаемого воздуха (Бартон, Эдхолм, 1957). Таким образом, у ласточек в полете при

умеренных температурных условиях через дыхательные пути рассеивается около 5—6% общей теплопродукции, а остальная часть, т. е. 95%, выделяется конвекцией, кондукцией и радиацией.

Таким образом из уравнения (6) имеем

$$E = v (P_a - P_b) \cdot 0,60 = 5-6\%,$$

что дает

$$H = 0,95 Q_f, \text{ или } Q_f = 1,05H \quad (11)$$

$$Q_f = c (T_t - T_b) \cdot k_t,$$

где $k_t = 1,05$.

Тепловой баланс во время полета при различных температурных условиях среды. В покое при различной температуре среды вся энергетическая система птиц, как и всех теплокровных животных, в основном предназначена для поддержания постоянства температуры тела. Поскольку в покое конечности не совершают никакой существенной работы, практически вся энергия превращается в тепло. При полете выключена специфическая система химической терморегуляции (терморегуляционный тонус) и для поддержания температурного гомеостаза используется побочное тепло работающих мышц. Следовательно, для сохранения теплового баланса во время полета энергетические расходы увеличиваются на 20—25% (часть энергии для механической работы).

Используя общее тепловое сопротивление в полете $I = 1,02-1,07 clo$ и диапазон колебаний температуры тела, можно установить по закону охлаждения (11) величину теплоотдачи через поверхность тела (табл. 7, рис. 2).

По нашим данным, у городских и деревенских ласточек метаболический коэффициент соответственно равен 2,7 и 2,9. Если принять, что минимальные затраты для полета составляют около 0,700 ккал/ч (МК = 2,5) и максимальные возможности неизнурительной работы — около 1,4 ккал/ч (МК = 5,0), то эти величины и определяют диапазон скоростей полета ласточек (МК = 2,5 для минимальных скоростей около 5 м/сек, МК = 5,0 — около 28 м/сек, Дементьев, 1940).

Для поддержания температурного гомеостаза требуется определенное количество тепловой энергии. Если во время полета произвольный сократительный термогенез (терморегуляционный тонус) выключен, то все эти расходы покрываются регулированием интенсивности полета. Несмотря на относительное постоянство температурного гомеостаза в таких условиях степень охлаждающей силы среды определяет скорость полета относительно земли (в условиях безветренной погоды), как минимальную, так и максимальную (рис. 2).

Минимальная скорость полета определяется следующими условиями: 1. Во время полета выключен произвольный компонент сократительного термогенеза (рис. 2). Полет возможен только при температуре среды 20—25° (уже с учетом усиленной конвекционной теплоотдачи, однако без учета температурной поправки, Бартон, Эдхолм, 1957), но при 20° среды только с минимальным уровнем температуры тела.

Единственная возможность летать с минимальной скоростью — это полет с тепловым дефицитом (+ или —). В таких условиях ласточки должны часть времени летать с повышенной скоростью, набирая «тепловые запасы» в пределах допустимого гомеостаза (повышение температуры тела возможно только до 43°), другую часть — с тепловым долгом (уменьшение теплосодержания в теле до температуры тела 38°). Анало-

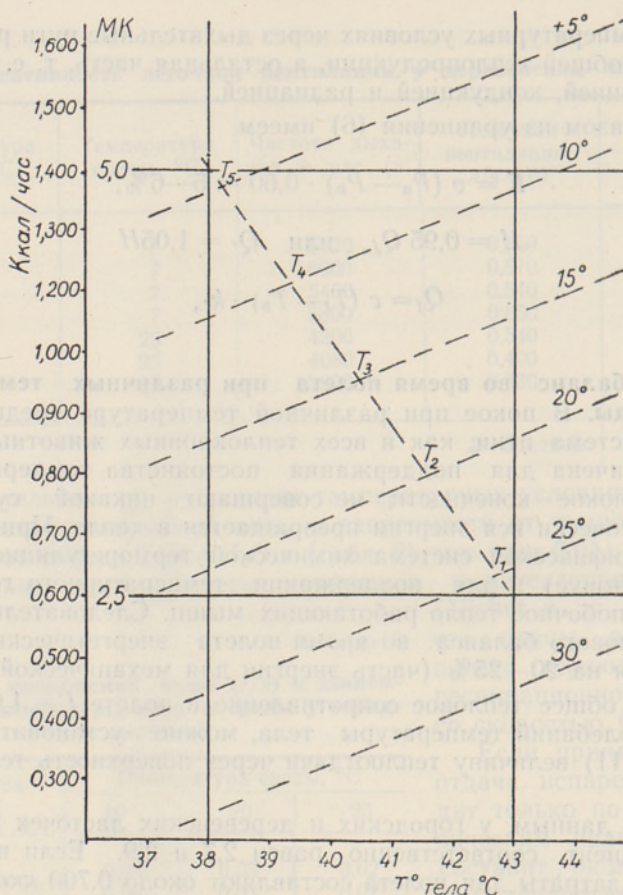


Рис. 2. Энергетический обмен при различной температуре окружающей среды у деревянных ласточек незначительными подкожными жировыми резервами.

38—43 — предел температурного гомеостаза. 2,5М и 5,0М определяют пределы энергетического обмена неизнуряемого полета. $T_1 \dots T_5$ — оптимальная температура тела при полете при различных температурных условиях среды. $30 \dots 5^{\circ}$ — температура окружающей среды.

гично происходит пассивное охлаждение после полета ласточек, и только когда температура тела достигает 38° , включаются дополнительные механизмы химической терморегуляции. При увеличении охлаждающей силы среды со снижением температуры воздуха до 10° минимальная скорость полета возможна в рамках энергетических затрат неизнуряющей работы. Начиная с 5° среды минимальная скорость полета становится невыгодной, так как ласточки должны летать (набирая «тепловые запасы») с кислородным дебетом (в пределах изнуряющей работы). При таком режиме скоростей полета количество спуртов увеличивается с понижением температуры среды. Следовательно, в этом случае полет ласточек происходит не в термостабильных условиях.

2. Во время полета включен произвольный компонент сократительного термогенеза (что кажется мало вероятным). В таких условиях при минимальных скоростях полета дефицит тепла компенсируется терморегуляторной функцией грудной мускулатуры и полет происходит всегда в термостабильном состоянии.

3. Дефицит тепла частично компенсируется теплотой специфического

динамического действия пищи (большинство времени суток ласточки питаются).

Максимальная скорость полета в рамках неизнуряющей работы без увеличения теплоотдачи испарением возможна лишь при 5—10° среды. В других случаях оно связано с потерей воды через респираторную систему (табл. 9).

Таблица 9

Количество выделяемой респираторной воды при максимальной скорости полета в разных температурных условиях (температура тела 43°)

Температура среды, °С	Избыток тепла, ккал/ч	Респираторная вода		Освобожденная метаболическая вода, г/ч	ΔН ₂ О
		г/ч	% веса тела		
25	0,655	1,09	5,5	0,09	+1,00
20	0,450	0,75	3,8	0,11	+0,64
15	0,240	0,40	2,0	0,14	+0,26
10	0,030	0,05	0,3	0,16	-0,11

Так как данными расчетами уже учитывается увеличение теплопередачи конвекцией при полете (без температурной поправки, а с учетом уменьшения теплосопrotивления), единственный путь теплопередачи при высоких температурах — испарение. Однако количество испаряемой респираторной воды при больших скоростях полета и высокой температуре среды (25°) настолько велико, что интенсивный полет может быть только кратковременным.

Настоящим исследованием выяснено, что оптимальные условия существования ласточек находятся в диапазоне температуры среды от 25 до 10° (при 5°, кроме того, ограничителем служит исчезновение аэропланктона) и, по-видимому, определяют ареалы гнездования и зимовок этих видов. То, что ласточки успешно существуют и при температуре среды выше 25°, объясняется особенностями экологической терморегуляции (выбор микроклимата, гнезда всегда в помещениях и т. д.).

Относительное постоянство температуры тела зарегистрировано нами и у других воробьиных птиц (*Fringilla coelebs*), что позволяет после некоторой модификации применить аналогичную энергетическую схему полета и для них.

Интересно отметить, что миграционный полет у воробьиных птиц при преодолении широких препятствий, что требует наиболее оптимальных энергетических условий полета, происходит при более низкой температуре среды, т. е. вследствие большой высоты полета. Для ласточек максимальная и равномерная скорость миграционного полета (неизнуряющая работа) при термостабильном состоянии должна осуществляться на высоте, где температура среды +5°.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Адаптация ласточек к воздушному образу жизни с точки зрения биоэнергетики в основном заключается в следующем:

1. Максимальное аэродинамическое качество у птиц. Благодаря этому полет ласточек гораздо экономнее по сравнению с другими птицами и его

энергия практически является энергией существования. У других видов птиц энергия полета превышает энергию существования согласно теории Броди в 2—4 раза (Nisbet и др., 1963, Pearson, 1964 и др.). По-видимому, только у ласточек оптимальный режим работы мускулатуры в пределах МК от 3 до 5.

2. Полет ласточек связан с экономией воды. При обычных температурных условиях среды (5—25°) основная часть тепла рассеивается через поверхность тела (95%). Только при высокой температуре среды (выше 25°) роль респираторной воды увеличивается.

3. Важное значение в теплоотдаче имеют колебания температуры тела в диапазоне 38—43°, обеспечивающие регуляцию теплосодержания организма. Таким образом полет ласточек осуществляется не в термостабильных условиях организма. Уровень температуры тела при полете зависит от температуры среды и скорости полета.

ЛИТЕРАТУРА

- Бартон А., Эдхолм О., 1957. Человек в условиях холода. М., Изд. ИЛ.
 Дементьев Г. П., 1940. Руководство по зоологии (позвоночные, птицы) 6.
 Дольник В. В., Блюменталь Т. И., 1964. Биоэнергетика миграций птиц. Успехи соврем. биол. 58 (2).
 Люлеева Д. С., 1962. Сезонные изменения веса тела у городской ласточки и других мигрантов в пролетный и гнездовой период. Материалы 3-й Всес. орнитол. конф. 2. Львов.
 Bartholomew E. A., Cade T. I., 1963. The water economy of land birds. Auk 80 (3).
 Benedict F. E., Fox E., 1933. Der Grundumsatz von kleinen Vögeln (Spatzen, Kanarienvögeln und Sittichen). Pflügers Arch. ges. Physiol. 2.
 Brody S., 1945. Bioenergetics and Growth. N. Y., Reinhold.
 Eliassen E., 1963. Preliminary results from new methods of investigating the physiology of birds during flight. Ibis 105 (2).
 Kendeigh Ch., 1944. Effect of air temperature on the rate of energy metabolism in the English Sparrow. J. Exptl Zool. 96 (1).
 Kendeigh Ch., 1966. Interrelation of energy balance, temperature and size in birds. XIV Cong. Intern. Ornith. abstr. Oxford.
 Marshall J., 1961. Biology and comparative physiology of birds. N. Y., Acad. Press.
 Nisbet I. C. T., Drury W. H., Baird I. R., 1963. Weight-loss during migration, I, II. Bird-Banding 34 (3).
 Pearson O. P., 1950. The metabolism of hummingbirds. Condor 54 (4).
 Pearson O., 1964. Metabolism and heat loss during flight in pigeons. Condor 66 (3).
 Salt G. W., 1964. Respiratory evaporation in birds. Biol. Rev. 39.
 Scholander P. F., Walters W., Hock R., Irving L., 1950. Body insulation of some arctic and tropical mammals and birds. Biol. Bull. 99 (2).

Институт зоологии и ботаники
 Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
 5/IV 1967

J. KESKPAIK

PÄÄSUKESE SOOJUSILANSS LENNUL

Resüme

Uuriti pääsukeste, kitsalt eluks õhus spetsialiseerunud liigi soojusbilanssi nende lennul. Katseid tehti kahe pääsukeseliigiga: suitsu- (3 isendit) ja räästapääsukesega (10 isendit).

Katsetest selgus, et lennu kestel produtseeritud soojushulga ülekanne toimub peamiselt kehapiinna kaudu (95%), mitte aga hingamisteede kaudu eralduva vee aurumise teel nagu enamikul lindudel. Selline soojuse ülekandumise omapära on tingitud sulgkatte vähesest soojusisolatsioonivõimest ning kehatemperatuuri muutuse laiaast diapasonist

(38—43°). Eriti tähtis on viimane asjaolu, sest see võimaldab keha soojusmahtuvuse reguleerimisega suurendada või vähendada organismi ja keskkonna vahelist temperatuurivahet. Pääsukeste lend, võrreldes teiste lindudega, on ökonoomne, sest nende aero-dünaamilised omadused on lindude seas parimad.

Eesti NSV Teaduste Akadeemia
Zooloogia ja Botaanika Instituut

Saabus toimetusse
5. IV 1967

J. KESKPAIK

HEAT PRODUCTION AND HEAT LOSS OF SWALLOWS AND MARTINS DURING FLIGHT

Summary

An attempt is made to explore the power consumption of Barn Swallows and House Martins during flight, as well as in relation to standard conditions (standard metabolism), rest conditions (rest energy requirements at various environmental temperatures) and the maintenance cost (existence energy). The experimental procedure consists of the determination of weight loss during flight and of the caloric value of one-gram body weight loss as a fuel; the determination of O_2 -consumption, deep-body temperature (cloacal) and insulation properties in different temperature conditions.

The power consumption during flight (table 4). The weight loss of House Martins during flight is 0.185 ± 0.022 g/h and the "fuel" value of 1 g weight loss is 4.95 ± 0.18 Kcal (that of Swallows — 4.80 ± 0.37). Correspondingly, the power consumption of flying Martins is 0.816 Kcal/bird · h. The other methods that we used yielded 0.936 and 0.955 Kcal/bird · h. The insulation index during flight is 1.02 — 1.07 clo, or $26.2 \frac{\text{Kcal}}{\text{bird} \cdot \text{h} \cdot ^\circ\text{C}}$.

The night-time body temperature for the Swallows is $37.7 \pm 0.3^\circ$, that of Martins — 36.9 ± 0.1 and the day-time ones — about 38° . During the flight the deep-body temperature rises by 4 — 5° (max. value about 43°). The role of the relative temperature homeostasis is discussed from the standpoint of acceleration of the heat loss during flight. The heat loss during the flight at moderate temperature conditions (5 — 25° , fig. 2) is chiefly associated with convection and radiation (95 per cent); only 5 per cent of power is spent on evaporating water (tables 7, 8).

The role of evaporating cooling during flight depended on the flight speed (evaluated by the height of the environmental temperature and by the height of the speed).

The flight of the Swallows and Martins takes place in a non-steady state of temperature conditions, and its mechanism is discussed.

Standard metabolism. The lower critical temperature of the thermoneutral zone of the Swallows and Martins is 27.5 — 28.0° , and the power consumption is correspondingly 0.273 ± 0.001 Kcal/bird · h and 0.305 ± 0.012 Kcal/bird · h (the theoretical value by Kendeigh for small passerine birds of the same weight is 0.284 and 0.288 Kcal/bird · h).

Resting power requirements. The results of power consumption at rest in various temperature conditions are shown in table 2, and the fluctuations of the insulation index in table 6.

Existence energy. The existence energy of the House Martins in the period of time from May to August (minimal environmental temperature 5 — 11°) is 14.0 — 19.0 Kcal/bird per day (table 5).

Academy of Sciences of the Estonian SSR,
Institute of Zoology and Botany

Received
April 5, 1967