

Юри КЕСКПАЙК

РЕЖИМЫ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ЛЕТАТЕЛЬНЫХ МЫШЦ У ПТИЦ В ПОЛЕТЕ (ТЕОРЕТИЧЕСКОЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЕ)

«Прежде всего надо помнить, что летает не аппарат, а птица — живое существо, которое прибегает к полету для выполнения тех или иных функций и этим как бы принуждено к изменению этих функций» (Гладков, 1949, 150).

По общепринятым в настоящее время представлениям о физиологии мышечной деятельности при двигательных актах (Персон, 1969 и др.) и о полете (Гладков, 1949; Шестакова, 1971; Кокшайский, 1974 и др.) нами делается попытка создать геометрическую модель функциональной структуры мышц, которая позволяла бы описать логически возможные режимы функционирования летательных мышц у птиц в полете. Проводятся соответствующая классификация летных режимов и на ее основе, классификация типов полета. Коротко анализируется возможность применения созданных конструкций в исследованиях энергетики и физиологии полета.

Геометрическое представление функциональной структуры мышцы

Фазовая активность мышц регистрируется в виде электромиограммы, изображенной на рис. 1А. Назовем ее реальной ЭМГ, на которой можно различать по крайней мере два качества — наличие потенциалов действия (ЭМГ-активность) и их отсутствия. Если первое качество обозначить 1, а второе 0, то фазовая активность мышцы может быть интерпретирована как чередование двух взаимоисключающих биоэлектрических состояний — состояния 1 и 0. Чередование этих состояний изображается на временной шкале в виде последовательности прямоугольных импульсов и называется в дальнейшем идеализированной ЭМГ (рис. 1Б). Идеализированная ЭМГ подлежит анализу по следующим временным параметрам: протяженность импульса $t(1)$ (время наличия ЭМГ-активности), протяженность интервала $t(0)$ (время отсутствия ЭМГ-активности), полный период T_{Φ} (период повторения ЭМГ-активности).

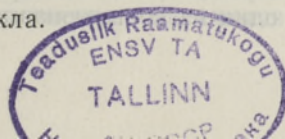
Если обозначить биоэлектрические состояния через узлы, а направления переходов через ориентированные дуги, то образуется бициклический граф переходов, который называется исходным ЭМГ-циклом (рис. 1В).

Между временными параметрами идеализированной ЭМГ и исходного ЭМГ-цикла существуют следующие соответствия:

$t(0)$ — время остановки в 0-узле,

$t(1)$ — время остановки в 1-узле,

T_{Φ} — время однократного прохождения цикла.



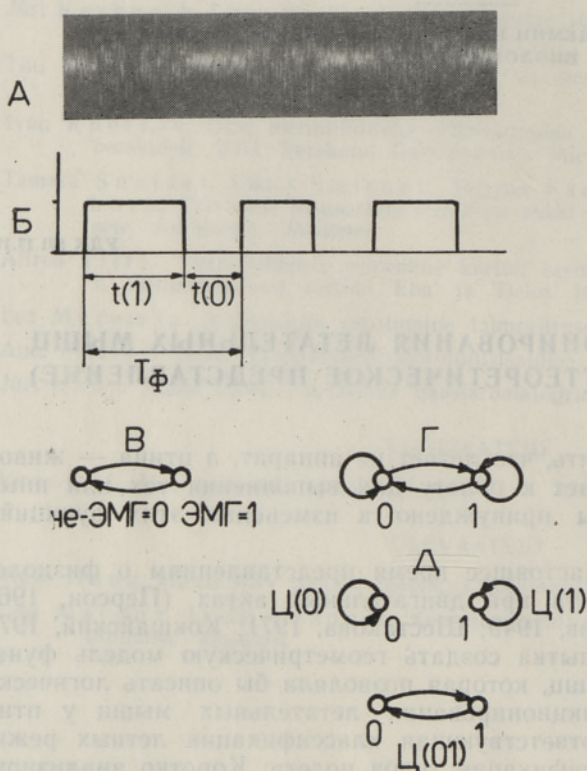


Рис. 1. Конструкция ЭМГ⁺-цикла. А — реальная ЭМГ при фазовой активности большой грудной мускулатуры; Б — соответствующая абстрагированная ЭМГ; В — исходный ЭМГ-цикл; Г — ЭМГ⁺-цикл; Д — структурообразующие траектории ЭМГ⁺-цикла.

Интервалы времени $t(0)$ и $t(1)$ являются величинами случайными, что приводит к необходимости выделения индивидуальной или видоспецифической нормы. Соответствующие нормы, обозначаемые через $t^*(0)$ и $t^*(1)$, могут быть определены, например, на основе ЭМГ-параметров крейсеровского полета птицы (о крейсеровском полете см. Кокшайский, 1974). Полный период обозначается тогда через T_ϕ^* .

Выражаем время остановки в узлах исходного ЭМГ-цикла через безразмерные единицы времени:

$$\tau(0) = \frac{t(0)}{t^*(0)}, \quad \tau(1) = \frac{t(1)}{t^*(1)}. \quad (1)$$

Если

$$\tau(1) \leq 1, \quad \tau(0) \leq 1, \quad (2)$$

то прохождение ЭМГ-цикла осуществляется безостановочно.

При неравенствах

$$1 < \tau(0) < 2, \quad 1 < \tau(1) < 2, \quad (3)$$

прохождение цикла считается относительно безостановочным. Остановки имеют место только тогда, когда

$$\tau(0) \geq 2, \quad \tau(1) \geq 2. \quad (4)$$

Остановки целесообразно выразить в виде периодических процессов — как повторение одного из двух биоэлектрических состояний мышцы (т. е. как прохождение исходного ЭМГ-цикла при условии, что один из составляющих T_ϕ^* равняется 0). Повторение одного и того же

состояния на графе принято обозначать через петлю. Таким образом, соответствующие петли образуются при $\tau(0)=2$ и $\tau(1)=2$. При такой интерпретации остановки рассматриваются как предельные режимы прохождения ЭМГ-цикла. Расширенный петлями исходный ЭМГ-цикл обозначается в дальнейшем через ЭМГ⁺-цикл (рис. 1Г). Предполагается, что ЭМГ⁺-цикл является геометрическим изображением функциональной структуры мышц.

Условимся, что компонентами ЭМГ⁺-цикла являются его траектории. Существуют три элементарные траектории, образующие структуру ЭМГ⁺-цикла, — это Ц(0)-, Ц(1)- и Ц(01)-траектории (Ц(01) и Ц(10) считаются эквивалентными). Движение по фиксированным элементарным траекториям определяется как активность. Различают три типа активностей — П-, Т- и Ф-активности (относительный покой, тоническая и фазовая), являющихся альтернативными. Чередование активностей называется режимом ЭМГ⁺-цикла. Таким образом, активность связывается траекторией, а режим — целостной структурой ЭМГ⁺-цикла.

Средовые режимы ЭМГ⁺-цикла мышц

Существование организма в какой-нибудь вещественной среде невозможно без т. н. средовой активности — без гомеостатических реакций, а также без двигательных актов, обуславливающих пространственное перемещение и поддержание позы. Назовем последние базовыми средовыми функциями организма. Носителями их служат специфические морфо-функциональные конструкции (исполнительные органы), в состав которых входит и система летательных мышц, функциональная структура которых изображается в виде ЭМГ⁺-цикла. Следовательно, существование организма в любой среде — воздушной, водной и др. — связано с мышечной активностью и может быть охарактеризовано режимами ЭМГ⁺-цикла. Набор средовых режимов определяется образом жизни организма, являясь тем самым видовым признаком его.

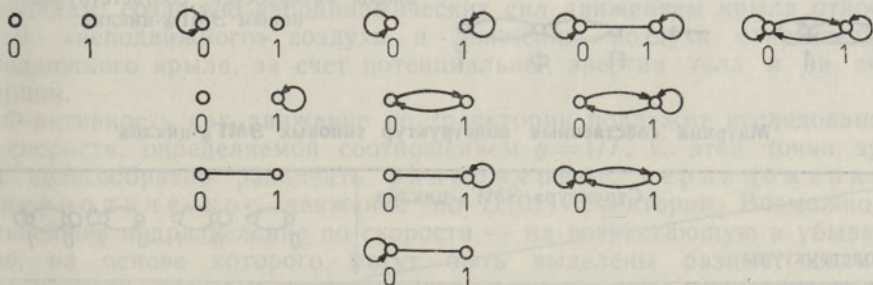


Рис. 2. Множество подструктур структуры ЭМГ⁺-цикла.

Режим ЭМГ⁺-цикла был определен как движение по структуре. Исходя из этого, мы предполагаем, что каждая связанная подструктура структуры ЭМГ⁺-цикла (рис. 2) связана с неким режимом, генерирующим свой специфический идеализированный ЭМГ. Итак, средовые режимы могут быть определены экспериментально, а сопоставлением реальных и идеализированных ЭМГ выявляется принадлежность к определенной функциональной структуре. При таком сравнении выделяются

подструктуры, которые генерируют режимы, являющиеся необходимыми для существования организма в определенной вещественной среде.

Чередование режимов приводит к необходимости разграничения отрезков реальной ЭМГ, соответствующих существованию организма в фиксированной вещественной среде.

Разграничение летного режима (Л-режима) ЭМГ⁺-цикла у птиц совпадает с разграничением акта полета у них. В настоящей статье это осуществляется по событиям — «изменение положения покоя крыльев при взлете» и «восстановление положения покоя крыльев при посадке», которые фиксируют начало и конец полета, и следовательно, временной интервал $[t_0, t_k]$ Л-режима ЭМГ⁺-цикла.

Л-режим ЭМГ⁺-цикла мышц

Исходим из множества связных подструктур структуры ЭМГ⁺-цикла и выделяем из него все подструктуры, которые содержат Ц(01)-траекторию (рис. 2). Так как разграниченные таким образом подструктуры могут порождать Ф-активность, назовем их в дальнейшем Ф-структурами (рис. 3А). Ф-структуры являются для нас совершенными, остальные подструктуры — несовершенными. Последние принимаются в качестве фрагментов совершенных структур.

Утверждается, что множество Ф-структур содержит все возможные модели функциональных структур летательных мышц, которые могут быть осуществлены в действительности. В связи с этим все Ф-структуры принимаем целостными — в качестве структур типовых ЭМГ_Ф-циклов.

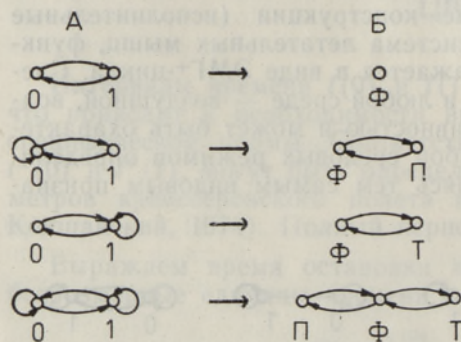


Рис. 3. А — подструктуры структуры ЭМГ⁺-цикла, содержащие Ц(01)-траекторию (Ф-структуры) и принимающиеся за структуры типовых ЭМГ_Ф-циклов; Б — циклы активностей, соответствующие типовым ЭМГ_Ф-циклам.

Матрица собственных подструктур типовых ЭМГ_Ф-циклов

Структура ЭМГ _Ф -циклов				
Подструктуры				
	0	1	1	1
		0	0	1
			0	1
				0

Так как Φ -структуры интерпретируются целостными, допускается их дальнейшее разбиение на подструктуры (таблица). Количество собственных подструктур фиксированного типового ЭМГ $_{\Phi}$ -цикла отражает, таким образом, функциональное разнообразие мышц при организации акта полета.

Очевидно, при выведении типовых функциональных структур летательных мышц необходимо установить соответствие между структурами ЭМГ $_{\Phi}$ -циклов и «структурой» движения крыльев. Так как структура связана с режимом, а режим ЭМГ $^{+}$ -цикла определяется как чередование Φ -, T - и Π -активностей, необходимо установить соответствие между типами активностей и характером движения крыла.

Активность мышцы — движение по траектории — функциональное положение крыла. Φ -активность ЭМГ $^{+}$ -цикла моделирует для нас фазовую активность мышц при машущем полете птицы. Это приводит к необходимости установить соответствие между T_{Φ}^{*} и периодом при цикле движения крыла T_K (о цикле движения крыла см. Кокшайский, 1974). Необходимо подчеркнуть, что пространственная траектория движения любой точки крыла является реальной, в то время как $\Phi(01)$ -траектория только нашей абстракцией. Общим признаком для них служит замкнутость траекторий, что обуславливает «круговое движение» и позволяет сопоставить временные интервалы «полных оборотов».

Непосредственными исследованиями установлено (Aulie, 1972), что у крупных птиц грудная мускулатура активируется при прохождении нижнего полуцикла движения крыла один раз, у мелких птиц (определена у волнистого попугая) — дважды.

Таким образом, Φ -активность моделирует фазовую активность мышц однозначно (по принципу конструкции), а взмах крыла — неоднозначно. Между T_{Φ}^{*} и T_K имеют место следующие отношения: $T_{\Phi}^{*} = T_K$ или $2T_{\Phi}^{*} = T_K$. По этой причине в дальнейшем будем говорить, что движению по $\Phi(01)$ -траектории (Φ -активность) соответствует машущее крыло. Далее, движениям по $\Phi(1)$ - и $\Phi(0)$ -траекториям (T - и Π -активности) соответствуют распрямленное и прижатое к туловищу крыло. Машущее, распрямленное и прижатое к туловищу крыло интерпретируются как функциональные положения крыла, обеспечивающие воздушную локомоцию птицы по следующим физическим принципам: созданию аэродинамических сил движением крыла относительно «неподвижного» воздуха и движению воздуха относительно неподвижного крыла, за счет потенциальной энергии тела и за счет инерции.

Φ -активность как движение по траектории подлежит исследованию по скорости, определяемой соотношением $y = 1/T$. С этой точки зрения целесообразно различать равномерное, неравномерное и периодическое движение по $\Phi(01)$ -траектории. Возможно и дальнейшее подразделение по скорости — на возрастающую и убывающую, на основе которого могут быть выделены разные подтипы Φ -активности, которым соответствуют и характерные результирующие скорости движения крыла. Например, по характеру полета сороки можно предположить тип фазовой активности мышц, который моделируется периодическим изменением скорости при движении по $\Phi(01)$ -траектории.

Режимы летательных мышц — Л-режимы ЭМГ $_{\Phi}$ -цикла — режимы движения крыла. Каждому типовому ЭМГ $_{\Phi}$ -циклу соответствует режим, интерпретируемый как движение по структуре. Последнее может быть охарактеризовано временным рядом чередования Φ -, T - и Π -активностей.

Чтобы установить разнообразие режимов ЭМГ_Ф-циклов, следует сконструировать графы режимов всех типовых циклов. Для этого установим следующие соответствия:

Ф-, Т- и П-активности (или грани ЭМГ_Ф-цикла) — Ф-, Т- и П-узлы как функциональные элементы;

направление перехода — ориентированная дуга.

После соответствующих замен структуры типовых ЭМГ_Ф-циклов обобщаются и представляются в виде циклов активностей, и обозначаются как ФТ-, ФП- и ФТП-циклы (рис. 3Б). Изолированный узел образуется только из ЭМГ_Ф-цикла, структура которого образуется единственно Ц(01)-траекторией. Однако при расшировке Ф-активности было показано, что в ней по характеру движения по Ц(01)-траектории можно выделить разные подтипы. Это обстоятельство позволяет интерпретировать Ф-активность в качестве пары подтипов и конструировать соответствующий бицикл.

Очевидно, все циклы, приведенные на рис. 3, могут быть обобщены. Для этого фиксируем функциональный элемент Ф (или узел Ф). Так как все типы активностей являются альтернативными, Т- и П-элементы (Т- и П-узлы) могут быть объединены и интерпретированы как Ф-элемент (или Ф-узел). Противопоставление Ф- и $\bar{\Phi}$ -элементов позволяет на базе Ф, $\bar{\Phi}$ -цикла исследовать чередование двух активностей любой комбинации (рис. 5А). В новом цикле непосредственно значение имеет только Ф-элемент, который подлежит определению. Элемент $\bar{\Phi}$ содержит неопределенность (Т или П) и интерпретируется как дополнение к Ф. Таким образом, режим Ф, $\bar{\Phi}$ -цикла определяется по отношению Ф-активности, однако допускается и построение циклов, при которых отсчет производится по Т- или П-активностям.

Если считать переходы (чередования активностей) мгновенными, то при разложении прохождения Ф, $\bar{\Phi}$ -цикла во времени на графике получится ступенчатая линия. Каждый прямоугольный импульс по ширине соответствует продолжительности Ф-активности, которая равняется интервалу времени $t_{\Phi} = n t_{\Phi}$ (однократные прохождения Ц(01)-траектории суммируются). Интервал между двумя последовательными импульсами (Ф-интервал) равняется $t_{\tau} = n T_{\tau}$ или $t_{\Pi} = n T_{\Pi}$, где T_{Π} и T_{τ} обозначают период прохождения Ц(0) и Ц(1)-траекторий соответственно, а n — кратность прохождения траектории. Собственное время Ф, $\bar{\Phi}$ -цикла, или ее полный период, равняется тогда $T_{(\Phi, \bar{\Phi})} = t_{\Phi} + t_{\bar{\Phi}}$ (рис. 4).

Хроноструктура чередования активностей имеет смысл в пределах акта полета, изображая временную организацию в функции летательных мышц. Существует однозначное соответствие между функциональными элементами Ф, $\bar{\Phi}$ -цикла и функциональными положениями крыла. Таким образом, анализ Ф, $\bar{\Phi}$ -цикла позволяет выявить и закономерности режимов крыла (чередование функциональных положений крыла) в динамике полета, т. е. судить о типологии полетов.

По радарным исследованиям установлено, что режимы движения крыльев во время стационарных полетов являются видоспецифическими (Demong, Emlen, 1978). Это обстоятельство вызывает необходимость в установлении типологии режимов, порождаемых различными структурами ЭМГ_Ф-циклов, которое осуществляется нами путем расширения Ф, $\bar{\Phi}$ -цикла (рис. 5Б) и последующего выведения ее подструктур аналогично конструированию ЭМГ⁺-цикла.

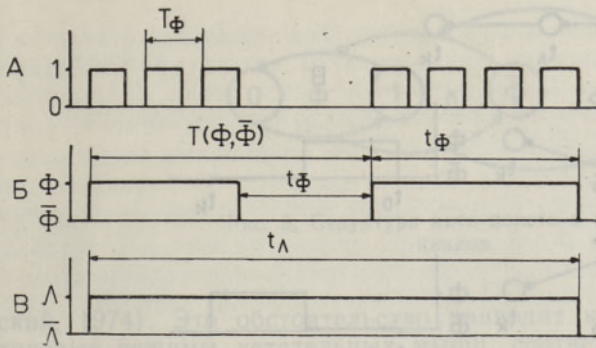


Рис. 4. А — абстрагированная ЭМГ в полете; Б — чередование Φ-активностей в виде прямоугольных импульсов; В — Л-режим в виде прямоугольного импульса. T_Φ — период повторения состояния 1; t_Φ — полупериод Φ-активности; $t_{\bar{\Phi}}$ — полупериод $\bar{\Phi}$ -активности; $T(\Phi, \bar{\Phi})$ — период Φ-активности; t_L — полупериод Л-режима, или продолжительность акта полета.

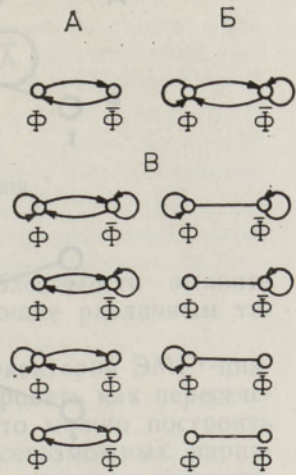


Рис. 5.

Ключевым при расширении $\Phi, \bar{\Phi}$ -цикла является разграничение Φ - и $\bar{\Phi}$ -элементов, что приводит к метризации Φ - и не- Φ -активностей. Очевидно, это целесообразно осуществлять нормированием величин t_Φ и $t_{\bar{\Phi}}$ на основе соответствующих параметров крейссеровского полета птиц, обозначаемых через t_Φ^* и $t_{\bar{\Phi}}^*$ (см. уравнение 1). Последние выступают в качестве видоспецифической (индивидуальной) нормы. Условия прохождения $\Phi, \bar{\Phi}$ -цикла определяются аналогично условиям, приведенным выше для неравенства (см. неравенства 2—4).

Расширение $\Phi, \bar{\Phi}$ -цикла позволяет нам выделить всевозможные структуры Л-режимов любого типового ЭМГ-цикла. Структурами Л-режимов, очевидно, являются все связанные подструктуры структуры расширенного $\Phi, \bar{\Phi}$ -цикла (рис. 5B). Все эти подструктуры моделируют для нас возможные вариации в чередовании типов активностей летательных мышц в акте полета. По этой причине все вышеприведенные структуры назовем типовыми структурами Л-режимов (добавляемый индекс обозначает тип активности — $L_{\Phi T}$ -режим, L_Φ -режим и т. д.).

Рассмотрим сказанное на фоне акта полета. Разграничим акт полета по включению и выключению Л-режима летательных мышц. На временной шкале изображается акт полета в виде прямоугольного импульса, шириной соответствующего интервалу времени $[t_0, t_k]$, где t_0 и t_k означают моменты включения и выключения Л-режима. При такой интерпретации полет отождествляется с Л-режимом мышц, а взлет и приземление — с моментами времени t_0 и t_k .

Если Л-режимы представить в виде узла графа, то акт полета изображается в виде ориентированного пути от начального до конечного события (рис. 6A). Ширина прямоугольного импульса соответствует времени задержки в Л-узле.

Существует особый класс полетов — полеты ненастоящие. Ненастоящие полеты совершаются в режимах взлета и приземления и могут быть интерпретированы как прохождение пути без остановки в Л-узле. Например, для фазанов характерен полет-бегство, в течение которого взлетный режим непосредственно переходит в посадочный. Ненастоящие полеты свойственны курам, индюкам.

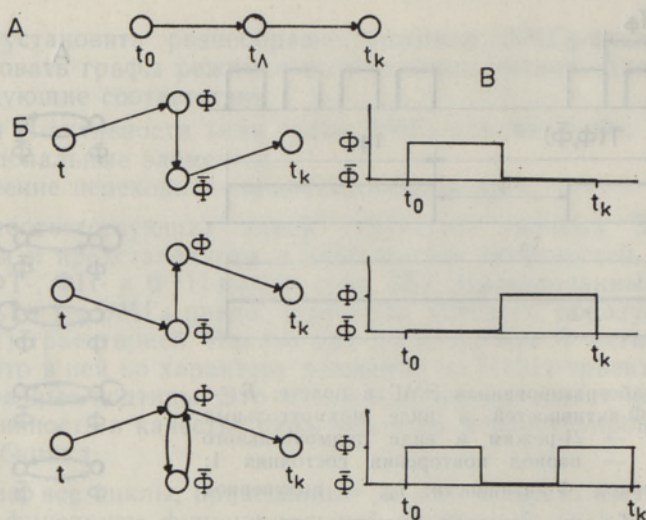


Рис. 6. Сетевые модели акта полета. А — обобщенная модель; Б — конкретные модели; В — соответствующие прямоугольные импульсы.

В последующем мы рассматриваем только настоящие полеты, т. е. прохождение пути с остановкой в Л-узле, измеряемое временем t_L . Если теперь вместо Л-узла поставить некую подструктуру расширенного $\Phi, \bar{\Phi}$ -цикла структуры (рис. 5В), то образуется сеть, в которой любой путь, соединяющий граничные события, изображает структуру акта полета (рис. 6Б). При таком представлении Л-узел разбивается на два — Φ - и $\bar{\Phi}$ -узлы, а время остановки t_L выражается соответственно суммой времен остановок в соответствующих узлах

$$t_L = t_\Phi + t_{\bar{\Phi}}.$$

Это позволяет определить минимальную продолжительность полета, соответствующую минимально допускаемому времени прохождения целостной структуры. Несомненно, минимальная продолжительность полета фиксированного типа не только структуроспецифична, но и видоспецифична.

Классы типовых Л-режимов — типы полета. Каждая сеть, построенная на основе структур Л-режимов типовых ЭМГ Φ -циклов, отражает режим движения крыльев в полете. Последнее, как правило, является основным признаком в разделении типов полета (Гладков, 1949; Кокшай-

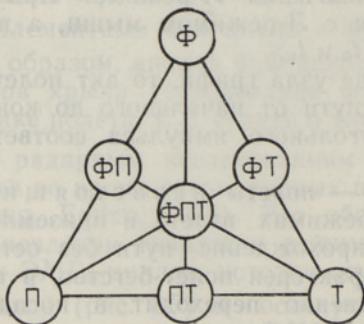


Рис. 7. Граф типовых Л-режимов. Класс Φ -режимов: Φ , ΦT , ΦP , $\Phi P T$ -режимы; класс Т-режимов: Т, $T\Phi$, $T P$ и $T\Phi P$ -режимы; класс П-режимов: П, $P\Phi$, $P T$ и $P\Phi T$ -режимы.

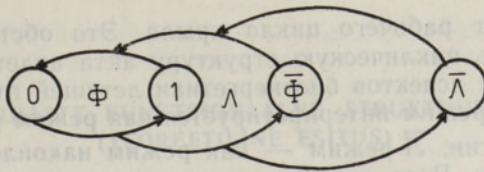


Рис. 8. Структура акта полета в виде цепи циклов.

ский, 1974). Это обстоятельство приводит к необходимости выявить типовые режимы летательных мышц, соответствующие различным типам полета.

Если исходить из трех структурообразующих траекторий ЭМГ⁺-цикла и структуры типовых ЭМГ_Ф-циклов интерпретировать как пересечение трех траекторий в различных комбинациях, то можно построить граф пересечения, содержащий информацию о всевозможных вариациях структур Л-режимов ЭМГ⁺-цикла (рис. 7). По вершинам треугольного графа мы выделяем три класса типовых Л-режимов, которые характеризуют на уровне летательных мышц три общепризнанных типа полета (названия типов по Гладкову, 1949):

- класс Ф-режимов — машущий полет,
- класс Т-режимов — парящий полет,
- класс П-режимов — волнообразный полет.

Таким образом, по функциональной структуре летательных мышц волнообразный полет выделяется как самостоятельный тип, а не является только разновидностью машущего полета (см. например, Гладков, 1949; Шестакова, 1971).

Поскольку все классы Л-режимов пересекаются, при отнесении граничных структур (узлы ФП, ФТ, ПТ и ФТП) к определенному классу, необходимо дополнительно исследовать хроноструктуры чередования типов активностей летательных мышц в полете, а также измерить физиологические параметры (ЭКГ, дыхание), которые характеризуют энергетическое состояние летящей птицы.

Циклическая структура акта полета

Структура акта полета приведена схематически на рис. 4 в виде прямоугольных импульсов. Так как каждая последовательность прямоугольных импульсов моделируется циклом, структура полета изображается как цепь циклов (рис. 8). При таком изображении можно говорить о **циклической структуре** акта полета. Цепь циклов на рис. 8 является конечной начиная с ЭМГ-цикла и кончая Л, L̄-циклом (летный цикл). Л, L̄-цикл при этом выводится логически из чередования Л-режима и не-Л-режима (или Л-режима). Напомним, что Л-режим отождествляется с полетом, что позволяет интерпретировать L̄-режим как не полет. Л, L̄-цикл позволяет исследовать ритмику летной активности организма в единстве вышеприведенных циклов. Каждый цикл имеет свое собственное время (время однократного прохождения цикла). Так как предыдущий бицикл, как целостность, является элементом последующего бицикла — целостности высшего порядка, между собственными временами циклов должна иметь место причинно-следственная связь. Очевидно, решающим при обусловливании этой связи является энерги-

ческий эквивалент рабочего цикла крыла. Это обстоятельство позволяет использовать циклическую структуру акта полета при исследовании динамических аспектов биоэнергетики летящей птицы. В подобных исследованиях Л-режим интерпретируется как **режим рассеивания** (расходования) энергии, \bar{L} -режим — как **режим накопления** (пополнение резервов) энергии. Рассеивателем энергии является ЭМГ-цикл (Φ -активность), при этом скорость расходования определяется сложностью структуры $\Phi, \bar{\Phi}$ -цикла, где $\bar{\Phi}$ -узел служит **замедлителем** расходования. Эффективностью замедлителя определяется продолжительность полета, следовательно, и ритмика накопления и расходования энергии.

ЭМГ в исследованиях физиологии полета

В полете физиологическая система организма птиц перестраивается в целом. Чтобы исследовать этот процесс, целесообразно выделить систему органов, которые непосредственно ответственны за функционирование летательного аппарата. Определяющими при этом являются скелетно-мышечная система крыльев и все сопряженные с ней системы, обслуживающие ее. Это обстоятельство позволяет считать мышечную систему фоновой, по отношению к которой исследуется функционирование дыхательной, сердечной и др. систем. Для выявления причинно-следственных связей между летательными мышцами и обслуживающими их органами предлагается применять метод «черного ящика», на вход которого подается идеализированная ЭМГ, а на выходе регистрируется изменение параметра обслуживающего мышечную систему органа.

Каждый Л-режим функционирования летательных мышц характеризуется специфической хроноструктурой реальной ЭМГ, что позволяет определить ее принадлежность к определенному типовому режиму. Вышесказанное позволяет исследовать особенности физиологических функций, обусловленных различными режимами функционирования, мышц в полете.

Чтобы осуществить подобные исследования, требуется биотелеметрическая регистрация по крайней мере двух параметров, один из которых обязательно ЭМГ, а другой, например, ЭКГ или частота дыхания.

ЛИТЕРАТУРА

- Гладков Н. А. Биологические основы полета птиц. М., 1949.
 Кокшайский Н. В. Очерк биологической аэро- и гидродинамики (полет и плавание животных). М., 1974.
 Персон Р. С. Мышцы-антагонисты в движениях человека. М., 1965.
 Шестакова Г. С. Строение крыльев и механика полета птиц. М., 1971.
 Aulie, A. Co-ordination between the activity of the heart and the pectoral muscles during flight in the pigeon. — *Comp. Biochem. Physiol.*, 1972, **41A**, 43—48.
 Demong, N. J., Emlen, S. T. Radar tracking of experimentally released migrant birds. — *Bird-Banding*, 1978, **49**, 342—359.

Институт зоологии и ботаники
 Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
 9/IV 1980

Jüri KESKPAIK

LINNU TIIVALIHASTE FUNKTSIONAALNE STRUKTUUR LENNU AJAL (TEOREETILINE ESITUS)

Artiklis on lähtutud tiivalihaste faasilisest aktiivsusest, millel on eristatud kaks bioelektrilist seisundit, väärtustega 1 ja 0. Nende seisundite vaheldumist modelleerib bitsükliline graaf — EMG-tsükkel. Viimase alusel on konstrueeritud EMG⁺-tsükkel, mille alamstruktuurid modelleerivad tiivalihaste eri töörežiime. Nende alamstruktuuride alusel töötati välja lennutüüpide ökoloogilis-füsioloogiline klassifikatsioon.

Jüri KESKPAIK

THE FUNCTIONAL STRUCTURE OF MUSCLES IN BIRD'S FLIGHT (THEORETICAL CONSIDERATION)

In the paper we proceed from the phase activity of flight muscles, distinguishing between two bioelectrical states having the values 1 and 0. The alternation of these states is modelled by a bicyclical graph — the EMG cycle. On the basis of the latter, the EMG⁺ cycle is constructed, its substructures representing geometrically the functional structures of flight muscles. Proceeding from these substructures, it has been possible to describe and prognosticate the working regimes of the flight muscles in different flight types.

The results presented in the paper can be applied in studying the flight physiology and flight energetics in birds.