

УДК: 598.2

Сравнение зимних и летних значений энергетического метаболизма покоя и дыхательного коэффициента у лазоревок (*Cyanistes caeruleus*, Aves)

Гаврилов В. В.

Базальный метаболизм лазоревок в зимний период достоверно ниже, чем в летний период. Значения дыхательного коэффициента в зимний период достоверно выше, чем в летний период. Энергетический обмен в покое и дыхательный коэффициент у лазоревок имеют суточные ритмы с минимальным значением в ночные часы (с 2 до 5 часов) и с одним пиком в дневные часы. Максимальная разница между значениями энергетического обмена покоя днем и ночью составила 45% зимой и 15% – летом.

Ключевые слова: лазоревка, энергетический метаболизм, дыхательный коэффициент, суточный ритм.

The comparison of standard metabolic rate and respiratory quotient in Eurasian blue tit (*Cyanistes caeruleus*, Aves) during winter and summer

Gavrilov V. V.

Standard metabolic rate in the Eurasian blue tit during winter significantly lower than during summer. Respiratory quotient in the Eurasian blue tit during winter higher than during summer, but not significantly. Standard metabolic rate and respiratory quotient had well pronounced diurnal rhythms with minimum in the nighttime (from 2 a.m. to 5 a.m.) and maximum in the daytime. The maximum difference between standard metabolic rates during daytime and nighttime was 45% during winter and 15% during summer.

Keywords: Eurasian blue tit, standard metabolic rate, respiratory quotient, diurnal rhythm.

Введение

Энергетическому обмену птиц посвящено большое количество работ, начиная с XIX века. Однако в последнее время появилась точка зрения о

необходимости ревизии данных об энергетическом обмене птиц, поскольку существует множество данных о фенотипической гибкости энергетического обмена и о его обратимых изменениях на коротких временных отрезках [5, 8, 9, 10].

В 1970 г. Ашофф и Поль [3] показали, что измерения энергетического обмена у птиц с дневной активностью, проведенные ночью, в целом на 25—40 % дают более низкие значения, чем измерения, проведенные днем, даже если птицы в это время находились в темноте. Другие исследования подтвердили эту закономерность, но было выяснено, что для воробьиных птиц эта разница составляет около 20 % [1, 4]. Кроме того, на небольшом количестве видов птиц, которые содержались в неволе, было показано, что энергетический метаболизм покоя имеет суточный ритм, который сохраняется при постоянных условиях [1, 4]. В настоящий момент все исследователи энергетического обмена птиц согласны с тем, что дневные значения метаболизма покоя выше, чем ночные. Однако величина этих различий, их постоянство в течение суток, наличие повторяющихся суточных ритмов, связь с другими физиологическими и экологическими характеристиками остается неопределенной. Так в частности взаимосвязь и взаимовлияние энергетического метаболизма в покое и дыхательного коэффициента практически не изучены.

Энергетический обмен птиц умеренной зоны имеет сезонную цикличность. Однако направление сезонных изменений энергетического обмена различное у разных видов. Возможно как повышение уровня энергетического обмена на зиму, так и понижение [1, 4].

Различные данные свидетельствуют, что для точной оценки энергетических затрат птиц в разных условиях и при разном питании необходимо одновременное измерение потребления кислорода и выделения углекислого газа [13]. При окислении разных субстратов выделяется разное количество углекислого газа [2]. Отношение количества образовавшегося в процессе метаболизма углекислого газа к количеству потреблённого кислорода называется дыхательным коэффициентом, этот показатель играет важную роль в физиологии обмена веществ.

Цель исследования

Цель данной работы — измерить энергетический обмен и дыхательный коэффициент птиц, взятых непосредственно из природы, в покое, в термонейтральной зоне при стандартных условиях, но в разное время суток и в разные сезоны.

В качестве объекта исследования использованы синицы лазоревки (*Cyanistes caeruleus*), обитающие в Подмосковье круглый год.

Материалы и методы

Исследования проводили в 2009—2014 гг. на территории Звенигородской биологической станции им. С.Н. Скадовского биологического факультета МГУ в западном Подмосковье. Свободноживущих птиц отлавливали паутинными сетями или западками, и, после соответствующих стандартных измерений, взвешивания и кольцевания, помещали в камеру газового анализатора, где определяли стандартный энергетический обмен методом непрямой калориметрии, который основан на измерении газообмена животного [6]. Измеряли потребление кислорода и выделение углекислого газа птицей с помощью проточного респирометра FoxVox-C фирмы Sable Systems Int. (USA). Одновременно регистрировали скорость потока воздуха через камеру, температуру в камере и концентрацию углекислого газа и кислорода. Скорость потребления кислорода и выделения углекислого газа определяли методом проточной респирометрии [6]. Уличный воздух в термостате разделялся на два равных по величине потока, один из которых поступал в герметичную респираторную камеру, в которой размещалась птица, а другой — в аналогичную пустую (контрольную) камеру. Через камеры непрерывно пропускали воздух независимыми насосами, установленными после камер. Интенсивность вентиляции респирометрических камер (скорость потока) устанавливали в пределах 600—850 мл/мин. Объем камер составляет около 2 л. Поглотители воды не использовались. Скорость потребления кислорода и выделения углекислого газа птицей вычислялась на основании измерения разности концентраций этих газов на выходе из респираторной камеры с птицей и на выходе из пустой аналогичной камеры. Скорость потребления кислорода и выделения углекислого газа равна разности этих концентраций, умноженной на скорость потока воздуха через камеры. Концентрацию углекислого газа и кислорода после респираторной камеры с птицей и аналогичной пустой камеры измеряли последовательно в одном приборе в течение 24—30 и 6—10 мин соответственно. Тем самым осуществляли калибровку газоанализатора. Частота снятия показаний прибором 1 раз в 10 с. Все объемы газов приводились к стандартным условиям (STPD) - газоанализатор FoxVox-C делает это автоматически. Измерения проводили днем в течение 2,5—3,2 ч и ночью (8—10 ч) в затемненной камере при постоянной температуре 25° С, которая соответствует термонейтральной зоне. Время от момента поимки птицы до помещения ее в камеру составляло 20—40 мин. Опыты начинали в разное время суток. Дыхательный коэффициент определяли во время опыта. Энергети-

ческий обмен птиц рассчитывали непрерывно на основе вычисленных значений дыхательного коэффициента в данный момент времени [6]. Для анализа использовали минимальные значения энергетического обмена птицы в опыте, которые обычно регистрировали через 1,0—1,5 ч после начала эксперимента, или позже, когда желудочный тракт птицы был пуст. Усреднения делали на отрезке не менее 4 мин в программе MatLab после выделения минимальных значений. Аналогично использовали минимальные значения дыхательного коэффициента, полученные в опыте. После окончания опыта птицу отпускали. Некоторых птиц отлавливали и измеряли несколько раз. Всего проведено 86 опытов. Поскольку продолжительность экспериментов составила более 3 часов для одного значения энергетического обмена птиц, то все время суток мы смогли разбить на 8 трех часовых интервалов, для которых и были получены соответствующие значения метаболизма покоя и дыхательного коэффициента. Годовой цикл был разделен на 2 условных периода: зима — с середины ноября по начало апреля, и лето — с середины апреля по начало ноября. Цифры приводятся как среднее \pm стандартное отклонение.

Результаты и обсуждения

Средняя масса тела лазоревок, использованных в опытах, существенно различалась: летом средняя масса лазоревок днем была $10,9 \pm 0,7$ г ($n = 25$), ночью — $11,4 \pm 0,6$ г ($n = 14$); зимой днем — $12,0 \pm 0,8$ г ($n = 28$), зимой ночью — $12,5 \pm 0,5$ г ($n = 19$). Чтобы в дальнейшем исключить влияние массы тела на энергетический метаболизм покоя птиц, для всех энергетических данных, мы приводим значения удельной интенсивности энергетического обмена, то есть величину энергетического метаболизма в единицу времени и на 1 грамм массы тела птицы. Влияния массы тела птиц на дыхательный коэффициент ни в ночных, ни в дневных опытах не обнаружено.

Минимальные значения энергетического метаболизма покоя лазоревок были получены в ночные часы: с 2 до 5 часов (рисунок 1). Эти значения соответствуют всем условиям базального (стандартного) метаболизма птиц (BMR) и могут сравниваться между собой и с таковыми же, полученными в других работах. У лазоревок базальный метаболизм в зимний период достоверно ниже, чем в летний период - $BMR_{зима} = 1,57 \pm 0,17$ кДж/сут*г ($n = 19$), $BMR_{лето} = 1,69 \pm 0,16$ кДж/сут*г ($n = 14$) ($p < 0,05$, t-test).

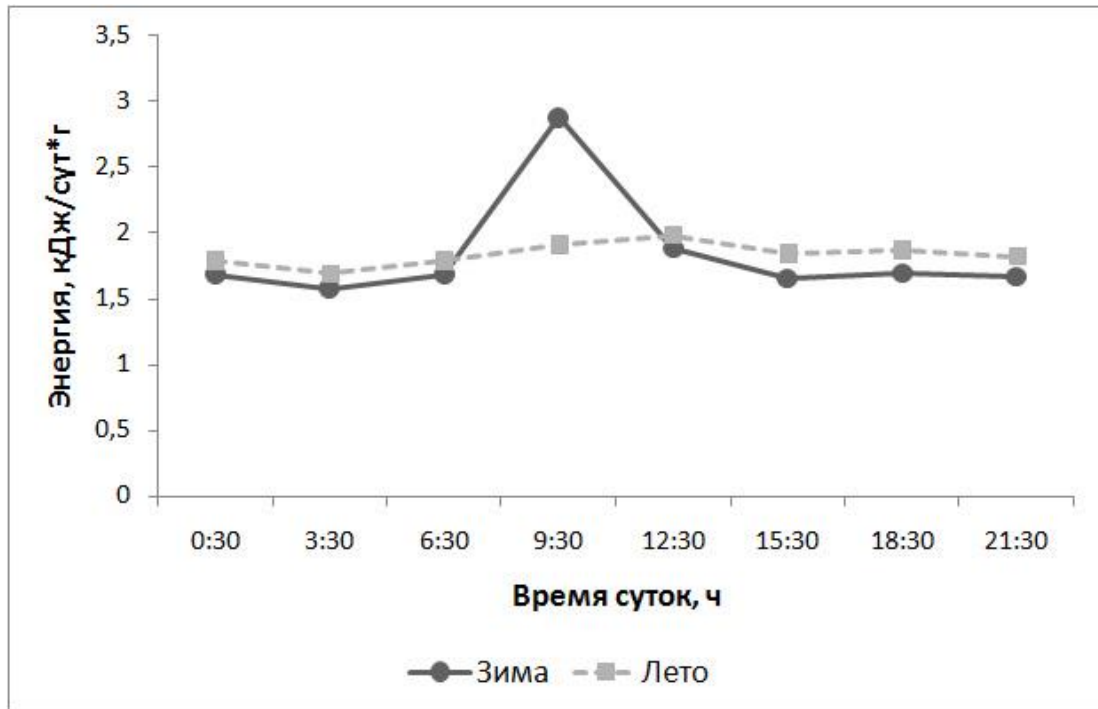


Рисунок 1 — Суточные циклы энергетического метаболизма покоя лазоревок зимой и летом

Энергетический метаболизм покоя у лазоревок в зимнее время имеет ярко выраженный суточный ритм, с минимальным значением в ночные часы (с 2 до 5 часов) и с одним пиком в дневные часы (с 8 до 11 часов) (рисунок 1). Несмотря на то, что все измерения энергетического метаболизма покоя лазоревок были сделаны в темной камере, из рисунка видно, что энергетический метаболизм лазоревок зависит от светового суточного ритма. Весь день в осенне-зимний период можно условно разделить на: ночь — с 20 часов вечера до 8 утра; день — с 8 утра до 17 часов; сумерки — с 17 до 20 часов. Энергетический метаболизм лазоревок низок весь ночной период, с минимумом примерно в середине ночи — с 2 до 5 часов, днем энергетический метаболизм резко возрастает, в поздние дневные часы и в сумерки энергетический метаболизм лазоревок плавно снижается от дневного уровня к ночному (рисунок 1). Энергетический обмен лазоревок в покое достоверно отличается в зависимости от времени измерения ($p < 0,001$, критерий Краскела-Уоллиса: $H(7, N= 64) = 45,16$). При попарном сравнении минимальные значения энергетического метаболизма покоя, полученные с 2 до 5 часов, достоверно отличаются от значений, полученных с 8 до 11 и с 11 до 14 ($p < 0,01$, U-критерий Манна-Уитни). А максимальные значения энергетического метаболизма покоя, полученные с 8 до 11 часов, достоверно отличаются от всех значений, кроме тех, что были получены с 11 до 14 часов ($p < 0,01$, U-критерий Манна-Уитни).

Энергетический метаболизм покоя у лазоревок в летнее время также имеет ярко выраженный суточный ритм, с минимальным значением в ночные часы (с 2 до 5 часов). Однако единственный пик энергетического обмена приходится на другое время в дневные часы (с 11 до 14 часов) (рисунок 1). Энергетический метаболизм лазоревок летом низок весь ночной период, с минимумом примерно в середине ночи — с 2 до 5 часов, днем энергетический метаболизм возрастает, в поздние дневные часы и в сумерки энергетический метаболизм лазоревок плавно снижается от дневного уровня к ночному (рисунок 1). Энергетический обмен лазоревок в покое в летнее время также достоверно отличается в зависимости от времени измерения ($p < 0,001$, критерий Краскела-Уоллиса: $H(7, N=64) = 41,86$). При попарном сравнении минимальные значения энергетического метаболизма покоя, полученные с 2 до 5 часов, достоверно отличаются от значений, полученных с 8 до 11 и с 11 до 14 часов ($p < 0,01$, U-критерий Манна-Уитни). А максимальные значения энергетического метаболизма покоя, полученные с 11 до 14 часов, достоверно отличаются от всех ночных значений (с 23 до 8 часов) ($p < 0,05$, U-критерий Манна-Уитни) и не отличаются от других дневных значений.

Минимальные значения дыхательного коэффициента лазоревок (ДК) были получены в ночные часы: с 2 до 5 часов (рисунок 2). У лазоревок значения дыхательного коэффициента в зимний период ($ДК = 0,74 \pm 0,03$ $n = 19$) выше, чем в летний период ($ДК = 0,72 \pm 0,02$ $n = 14$), но различия недостоверны ($p > 0,05$, t-test).

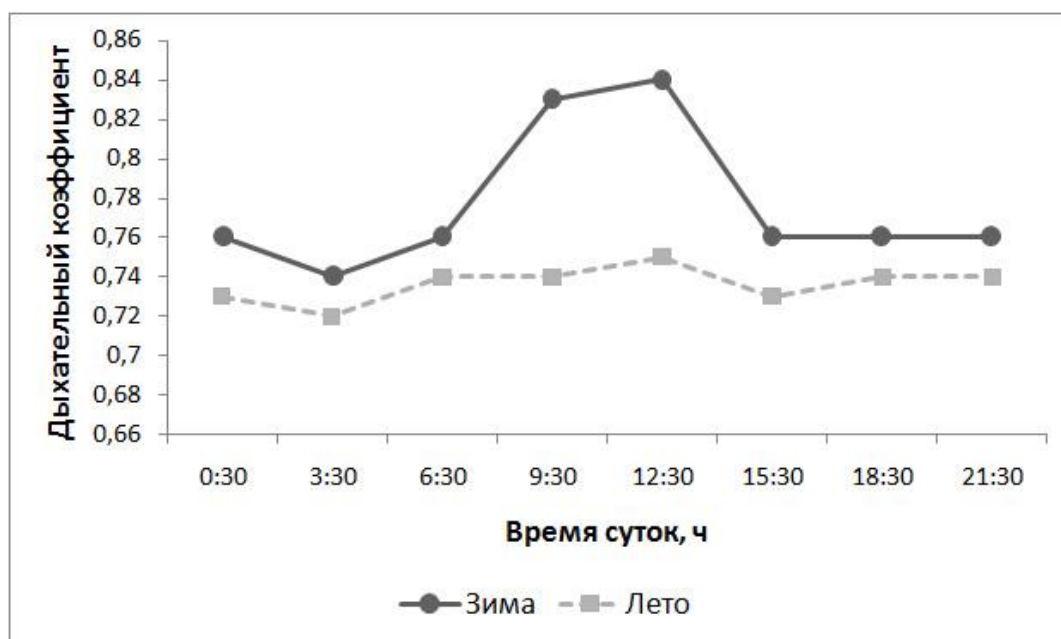


Рисунок 2 — Суточные циклы дыхательного коэффициента лазоревок зимой и летом

Минимальный дыхательный коэффициент свободноживущих лазоревок также и зимой и летом имеет ярко выраженный суточный ритм, с минимальным значением в ночные часы (с 2 часов до 5 часов) и с одним пиком в дневные часы (с 11 до 14 часов) (рисунок 2). При этом зимние значения дыхательного коэффициента всегда выше летних значений, а сами суточные ритмы практически совпадают.

Летом ритм дыхательного коэффициента лазоревок практически повторяет ритм энергетического обмена с незначительным отличием в позднее дневное и сумеречное время (рисунок 2). Как и энергетический метаболизм покоя, дыхательный коэффициент лазоревок достоверно отличается в зависимости от времени измерения, но достоверность различий меньше ($p < 0,05$, критерий Краскела-Уоллиса: $H(7, N=67) = 16,72$). При попарных сравнениях различия в значениях минимального дыхательного коэффициента следуют различиям энергетического метаболизма покоя, но достоверность различий несколько уменьшается ($p < 0,05$, U-критерий Манна-Уитни). Небольшие отличия существуют только для времени с 14 до 17 и с 17 до 20 часов.

Зимой ритм дыхательного коэффициента лазоревок отличается от ритма энергетического обмена (рисунки 1, 2). Зимой пик дыхательного коэффициента лазоревок приходится на период с 11 до 14 часов, а пик энергетического обмена на период с 8 до 11 часов. В другие периоды времени ритм дыхательного коэффициента лазоревок совпадает с ритмом энергетического обмена. Зимой дыхательный коэффициент лазоревок также достоверно отличается в зависимости от времени измерения ($p < 0,05$, критерий Краскела-Уоллиса: $H(7, N=67) = 15,52$). Пик дыхательного коэффициента с 11 до 14 часов, достоверно выше ночных значений дыхательного коэффициента (с 23 до 8 часов) ($p < 0,05$, U-критерий Манна-Уитни).

В литературе существует только одно значение базального метаболизма лазоревок, полученное для птиц в осенний период в Скандинавии: $BMR = 1,5$ кДж/сут*г [7]. Значения, полученные в данном исследовании для свободноживущих птиц в Подмосковье, выше литературных данных. По единичному сравнению нельзя заключить, связаны ли эти различия с популяционными особенностями исследованных птиц или с различиями в методах исследования.

Можно сравнить энергетический метаболизм лазоревок из подмосковной популяции с другими птицами, используя обобщающие уравнения зависимо-

сти энергетического обмена от массы тела птиц, опубликованные в последнем крупном обзоре [10]. Энергетический метаболизм воробьиной птицы массой 11,4 г по обобщающему уравнению составляет 1,55 кДж/сут*г, что близко к значению базального метаболизма лазоревки в зимний период.

Сезонная цикличность базального метаболизма у мелких воробьиных птиц (массой менее 200 г), обитающих в умеренных широтах, обычно сильно выражена. Наиболее часто происходит повышение уровня базального метаболизма на зиму [1, 4]. Лазоревки, обитающие в Подмосковье, демонстрируют обратную зависимость.

Максимальная разница между значениями энергетического обмена покоем днем и ночью составила 45 % зимой и 15 % летом, что соответствует как выводам Ашоффа и Поля [3], так и выводам других авторов [1, 4]. Сравнивая значения, полученные в другие часы, получим значительно меньшие различия.

При исследовании ритма энергетического обмена покоем у других видов птиц, ранее была получена несколько иная картина. Ритмы энергетического метаболизма имели 2 пика в дневное время — утренние и вечерние часы, и один минимум с 2 до 4 часов ночи [1, 4].

В предыдущих исследованиях неоднократно отмечалось, что дыхательный коэффициент у птиц ночью ниже, чем днем [11, 12, 13] при этом минимальные значения наблюдались при ночном голодании. Днем дыхательный коэффициент зависит от типа пищи и продолжительности периодов дневного голодания и, возможно, от характера активности птиц [13].

По величине дыхательного коэффициента можно судить об основных субстратах, используемых при окислении кислородом. Величина, близкая к 0,7, свидетельствует о преобладании жирового обмена, близкая к 0,8 — о преобладании белкового обмена, а близкая к 1 — о том, что используются главным образом углеводы [2]. Исходя из изменения дыхательного коэффициента лазоревки, можно судить, что в ночные часы окисляются преимущественно жиры, а днем — либо непосредственно белки, извлекаемые из пищи, либо смесь из основных окисляемых субстратов: белков, жиров и углеводов. Зимой пищу лазоревки в меньшей степени составляют жиры, а в большей белки или смесь из основных окисляемых субстратов: белков, жиров и углеводов.

Взаимосвязь и взаимовлияние энергетического метаболизма в покое и дыхательного коэффициента мало изучены у птиц. У лазоревки суточные ритмы

энергетического метаболизма покоя и минимального дыхательного коэффициента практически совпадают. Птицы имеют низкие энергетические траты в покое при дыхательных коэффициентах, значения которых ближе к 0,7, а более высокие — при дыхательных коэффициентах, значения которых ближе к 0,9. Эти результаты свидетельствуют о том, что у лазоревок действительно существует связь между величиной дыхательного коэффициента и уровнем энергетических затрат. При этом наиболее низкие энергетические затраты и, можно предположить, более спокойное состояние соответствуют процессу окисления жиров, а более высокие энергетические затраты, более активное состояние требуют окисления белков и углеводов.

Выводы

Таким образом, базальный метаболизм лазоревок в зимний период достоверно ниже, чем в летний период. Значения дыхательного коэффициента в зимний период недостоверно выше, чем в летний период. Энергетический обмен в покое и дыхательный коэффициент у лазоревок имеют суточные ритмы с минимальным значением в ночные часы (с 2 до 5 часов) и с одним пиком в дневные часы. Период, на который приходятся пики энергетического метаболизма и дыхательного коэффициента, может различаться в зависимости от сезона. В зимнее время пик энергетического обмена приходится на период с 8 до 11 часов. В летнее время пик энергетического обмена приходится на период с 11 до 14 часов. Минимальный дыхательный коэффициент свободноживущих лазоревок и зимой, и летом имеет пик в период с 11 до 14 часов. Зимние значения уровня энергетического обмена лазоревок ниже уровня летних значений, за исключением пика в период с 8 до 11 часов, который выше всех других значений. Зимние значения дыхательного коэффициента лазоревок, с учетом суточного ритма, всегда выше летних значений. Максимальная разница между значениями энергетического обмена покоя днем и ночью составила 45 % зимой и 15 % летом.

Энергетический метаболизм лазоревок, обитающих в Подмосковье, соответствует уровню энергетического обмена воробьиных птиц, однако влияние различных экологических и физиологических факторов на их уровень энергетического метаболизма требует дальнейшего изучения. Исходя из изменения дыхательного коэффициента лазоревок, можно судить, что в ночные часы окисляются преимущественно жиры, а днем — либо непосредственно белки, извлекаемые из пищи, либо — смесь из основных окисляемых субстратов: белков, жиров и углеводов. Зимой пищу лазоревок в меньшей степени составляют жиры, а в большей — белки или смесь из основных окисляемых субстратов: белков, жиров и углеводов. Можно предположить, у лазоре-

вок существует связь между величиной дыхательного коэффициента и уровнем энергетических затрат: наиболее низкие энергетические затраты и более спокойное состояние соответствуют процессу окисления жиров, а более высокие энергетические затраты, более активное состояние требуют окисления белков и углеводов.

Благодарность

Исследование поддержано РФФИ, грант № 12-04-01288-а.

Литература

1. Гаврилов В.М., Гомойотермия – ароморфоз для освоения планеты Земля. Lap Lambert Academic Publishing GmbH & Co Saarbrucken, Germany, 2012. — 358 с.
2. Шмидт-Ниельсен К. Физиология животных. Приспособление и среда. Книга 1. Пер. с англ. М.: Мир. 1982. — 416 с.
3. Aschoff J., Pohl H. Rhythmic variation in energy metabolism // *Federation Proc.* 1970. Vol. 29. №4. P. 1541—1552.
4. Kendeigh S.C., Dolnik V.R., Gavrilov V.M. Avian energetic // *Granivorous birds in ecosystem/ ed. by J.Pinowski & S.C.Kendeigh. Cambridge. Cambridge Univ. Press. 1977. P. 78—107.*
5. Konarzewski M., Ksiazek A. Determinants of intra-specific variation in basal metabolic rate // *J. Comp. Physiol. B.* 2012. Vol. 183. P. 27—41.
6. Lighton J.R.B. Measuring metabolic rates. A manual for scientists. Oxford, Oxford Univ. press. 2008. — 201 p.
7. Lindström A., Kvist A. Maximum energy intake rate is proportional to basal metabolic rate in passerine birds // *Proc. R. Soc. Lond. B.* 1995. Vol. 261. P.337—343.
8. McKechnie A.E. Phenotypic flexibility in basal metabolic rate and the changing view of avian physiological diversity: a review // *J. Comp. Physiol. B.* 2008. Vol. 178. № 3. P. 235—247.
9. McKechnie A.E., Wolf B.O. The allometry of avian basal metabolic rate: good predictions need good data // *Physiol. Biochem. Zool.* 2004. Vol. 77. № 3. P. 502—521.
10. McNab B.K. Ecological factors affect the level and scaling of avian BMR // *Comp. Biochem. Physiol. A: Physiol.* 2009. Vol. 152. №1. P. 22—45.
11. Powers D.R. Diurnal variation in mass, metabolic rate, and respiratory quotient in Anna's and Costa's hummingbirds // *Physiol. Zool.* 1991. Vol. 64. №3. P. 850—870.

12. Prinzinger R., Schäfer T., Schuchmann K. -L. Energy metabolism, respiratory quotient and breathing parameters in two convergent small bird species: The fork-tailed sunbird *Aethopyga christinae* (nectariniidae) and the chilean hummingbird *Sephanoides sephanoides* (trohilidae) // *J. Therm. Biol.* 1992. Vol. 17. № 2. P. 71—79.

13. Walsberg G.E, Wolf B.O. Variation in the respiratory quotient of birds and implications for indirect calorimetry using measurements of carbon dioxide production // *J. Exp. Biol.* 1995. Vol. 198. P. 213—219.

Literature

1. Gavrilov V.M., Gomojotermiya – aromorfoz dlya osvoeniya planety Zemlya. Lap Lambert Academic Publishing GmbH & Co Saarbrucken, Germany, 2012. — 358 s.

2. Shmidt-Niel'sen K. Fiziologiya zhivotnykh. Prispoblenie i sreda. Kniga 1. Per. s angl. M.: Mir. 1982. — 416 s.

3. Aschoff J., Pohl H. Rhythmic variation in energy metabolism // *Federation Proc.* 1970. Vol. 29. №4. P. 1541—1552.

4. Kendeigh S.C., Dolnik V.R., Gavrilov V.M. Avian energetic // *Granivorous birds in ecosystem/ ed. by J.Pinowski & S.C.Kendeigh. Cambridge. Cambridge Univ. Press. 1977. P. 78—107.*

5. Konarzewski M., Ksiazek A. Determinants of intra-specific variation in basal metabolic rate // *J. Comp. Physiol. B.* 2012. Vol. 183. P. 27—41.

6. Lighton J.R.B. Measuring metabolic rates. A manual for scientists. Oxford, Oxford Univ. press. 2008. — 201 p.

7. Lindström A., Kvist A. Maximum energy intake rate is proportional to basal metabolic rate in passerine birds // *Proc. R. Soc. Lond. B.* 1995. Vol. 261. P.337—343.

8. McKechnie A.E. Phenotypic flexibility in basal metabolic rate and the changing view of avian physiological diversity: a review // *J. Comp. Physiol. B.* 2008. Vol. 178. № 3. P. 235—247.

9. McKechnie A.E., Wolf B.O. The allometry of avian basal metabolic rate: good predictions need good data // *Physiol. Biochem. Zool.* 2004. Vol. 77. № 3. P. 502—521.

10. McNab B.K. Ecological factors affect the level and scaling of avian BMR // *Comp. Biochem. Physiol. A: Physiol.* 2009. Vol. 152. №1. P. 22—45.

11. Powers D.R. Diurnal variation in mass, metabolic rate, and respiratory quotient in Anna's and Costa's hummingbirds // *Physiol. Zool.* 1991. Vol. 64. №3. P. 850—870.

12. Prinzinger R., Schäfer T., Schuchmann K. -L. Energy metabolism, respiratory quotient and breathing parameters in two convergent small bird species: The fork-

tailed sunbird *Aethopyga christinae* (nectariniidae) and the chilean hummingbird *Sephanoides sephanoides* (trohilidae) // *J. Therm. Biol.* 1992. Vol. 17. № 2. P. 71—79.

13. Walsberg G.E, Wolf B.O. Variation in the respiratory quotient of birds and implications for indirect calorimetry using measurements of carbon dioxide production // *J. Exp. Biol.* 1995. Vol. 198. P. 213—219.