

УДК: 598.2

Суточный цикл калорического эквивалента потерь массы тела у синиц москотовок (*Parus ater*, Aves) в осенне-зимний период

Гаврилов В. В.

Калорический эквивалент потерь массы тела москотовок в осенне-зимний период имеет ярко выраженный суточный ритм, с максимальными значениями в ночные часы и с минимумом в первой половине дня. Величина различий между максимальными и минимальными значениями калорического эквивалента москотовок достигает 240%. Суточный цикл калорического эквивалента имеет отличия от ритма других энергетических показателей и хорошо соотносится с ритмом локомоторной активности москотовок.

Ключевые слова: *москотовка, суточные ритмы, калорический эквивалент, масса тела, энергетический метаболизм.*

Diurnal rhythm of caloric equivalent of the body mass loss in the Coal Tit (*Parus ater*, Aves) in the autumn-winter period

Gavrilov V. V.

Caloric equivalent of the body mass loss in the Coal Tit (*Parus ater*, Aves) in the autumn-winter period had a well pronounced diurnal rhythm with minimal values in the morning and maximum at night. The differences between minimum and maximum values of caloric equivalent of the body mass loss was 240%. Diurnal rhythm of caloric equivalent of the body mass loss had differences from the rhythms of other energetic characteristics and equal to the rhythm of the locomotor activity of Coal Tits.

Keywords: *Coal Tit, diurnal rhythm, caloric equivalent, body mass, energetic metabolism.*

Связь между животным и окружающей средой осуществляется за счет передачи и трансформации энергии. Животные получают энергию главным образом при окислении питательных веществ. Еще в самых первых работах об энергетическом обмене животных было сформировано понятие об калорическом коэффициенте. Калорический коэффициент это количество тепла (калорий), которое выделяется при окислении в организме (или сгорании) одного грамма вещества. И для трех видов веществ, окисляющихся в организме — белков, жиров и углеводов — были получены соответствующие табличные значения. Однако эти значения не получили большого практического применения, поскольку живой организм в своем естественном состоянии крайне редко для питания (окисления) использует эти субстраты в чистом виде. Обычно это какая-нибудь смесь из белков, жиров и углеводов. Поэтому примерно в шестидесятые годы двадцатого века было сформулировано другое понятие — калорический эквивалент потерь массы тела. Калорический эквивалент потерь массы тела — отношение затраченной за определенное время энергии к происходящим при этом потерям массы тела. Величина калорического эквивалента потерь массы тела определяется соотношением сжигаемых для метаболизма веществ и потерь воды на респирационное охлаждение. В следствии этого, калорический эквивалент потерь массы может использоваться для расчета расхода энергии по потерям массы и для определения респирационных потерь воды [2, 3, 4, 5, 6, 8, 9].

Было обнаружено, что калорический эквивалент изменения веса тела у птиц существенно колеблется под влиянием нескольких факторов и единого для всех случаев калорического эквивалента не существует. Это привело к тому, что исследований калорического эквивалента сравнительно немного. Однако они показали, что калорический эквивалент потерь массы тела можно классифицировать и определять зависимость

величины калорического эквивалента от различных влияющих на него факторов [2, 3, 4, 5, 6, 8, 9].

В настоящей работе исследуется калорический эквивалент потерь массы тела у синиц москочков, взятых непосредственно из природы, в стандартных условиях. Цель работы — измерить калорический эквивалент москочков в разное время суточного цикла, определить наличие суточного ритма калорического эквивалента, а также связь калорического эквивалента с другими энергетическими показателями москочков.

Объект исследования — синицы москочки (*Parus ater*) обитающие в Подмосковье в осеннее-зимний период, после прохождения осенней линьки и до наступления весеннего брачного периода.

Материалы и методы

Исследования проводили с октября по март 2009—2013 гг. на территории Звенигородской биологической станции им. С. Н. Скадовского биологического факультета МГУ в западном Подмосковье (Московская обл., координаты: 55°44' с.ш., 36°51' в.д.). Свободноживущих птиц отлавливали паутинными сетями или западками, и, после соответствующих стандартных измерений, взвешивания и кольцевания, помещали в камеру газового анализатора, где производили измерения стандартного энергетического обмена методом непрямой калориметрии, который основан на измерении газообмена животного.

Измеряли потребление кислорода и выделение углекислого газа птицей проточным респирометром FoxBox-C фирмы Sable Systems Int. Одновременно регистрировали скорость протока воздуха через камеру, температуру в камере и концентрацию углекислого газа и кислорода. Интенсивность вентиляции респирометрической камеры (скорость протока) устанавливали в пределах 600—850 мл/мин. Скорость потребления кислорода и выделения углекислого газа определяли методом проточной респирометрии. Через герметичную респираторную камеру,

в которой размещалась птица, непрерывном потоком продували воздух. Скорость потребления кислорода и выделения углекислого газа вычислялась на основании измерения разности концентрации этих газов на выходе из респирационной камеры с птицей и на выходе из пустой аналогичной камеры. Скорость потребления кислорода и выделения углекислого газа равна разности этих концентраций, умноженную на скорость протока воздуха через камеры. Концентрацию углекислого газа и кислорода после респирационной камеры с птицей и аналогичной пустой измеряли последовательно в одном приборе в течение 24—30 и 6—10 мин соответственно. Частота снятия показаний прибором 1 раз в 10 с. Измерения проводили днем в течение 2,5—3,2 ч и ночью (8—10 ч) в затемненной камере при постоянной температуре 25°C, которая соответствует термонейтральной зоне. Время от момента поимки птицы до ее помещения в камеру 20—40 мин. Опыты начинали в разное время суток. Энергетический обмен птиц рассчитывали непрерывно на основе рассчитанных значений дыхательного коэффициента в данный момент времени. Для анализа использовали средние значения энергетического обмена птицы в опыте.

Для определения калорического эквивалента потерь массы тела использован метод одновременного определения расхода энергии и потерь массы тела птиц в опытах. Калорический эквивалент потерь массы тела — отношение затраченной за определенное время энергии к происходящим при этом потерям массы тела.

Перед помещением птицы в камеру респирометра птицу взвешивали, а сразу после опыта взвешивали еще раз. Измерения проводили на электронных весах с точностью до 0,01 г.

После окончания опытов птиц отпускали. Некоторых птиц отлавливали и измеряли несколько раз. Всего проведено 68 опытов с 55 экземплярами.

Средняя масса тела москочков, использованных в опытах, составила $9,7 \pm 0,6$ грамм ($n = 55$).

Результаты и обсуждение

Продолжительность экспериментов составила более 3 часов для одного значения калорического эквивалента потерь массы тела птиц в дневное и поздновечернее время и 9 часов для ночного времени, поэтому все время суток мы смогли разбить на пять трехчасовых дневных интервалов и один девятичасовой ночной интервал, для которых и были получены соответствующие значения. Результаты измерения потерь массы тела москочками в течение опытов, их энергетических трат и калорического эквивалента потерь массы тела при температуре 25°C представлены в таблице 1.

Таблица 1 — Энергетический метаболизм покоя, дыхательный коэффициент и калорический эквивалент москочков в разное время суток при температуре 25°C

Время суток, ч	Число опытов, шт	Потери массы тела, г/час	Затраты энергии, кДж/час	Калорический эквивалент, кДж/г
23:00—8:00	13	$0,048 \pm 0,015$	$0,81 \pm 0,07$	$16,9 \pm 2,9$
8:00—11:00	13	$0,169 \pm 0,023$	$1,18 \pm 0,11$	$7,0 \pm 1,1$
11:00—14:00	11	$0,191 \pm 0,02$	$1,34 \pm 0,17$	$7,0 \pm 1,3$
14:00—17:00	9	$0,134 \pm 0,019$	$1,07 \pm 0,14$	$8,0 \pm 1,4$
17:00—20:00	9	$0,13 \pm 0,018$	$1,07 \pm 0,15$	$8,2 \pm 1,4$
20:00—23:00	13	$0,062 \pm 0,018$	$0,94 \pm 0,09$	$15,2 \pm 1,4$

Калорический эквивалент потерь массы тела москочков имеет ярко выраженный суточный ритм, с максимальными значениями в ночные часы (с 20 до 8 часов) и с минимумом в первой половине дня в дневные часы (с 8 до 14 часов) (таб.1). Несмотря на то, что все измерения калорического

эквивалента москочков были сделаны в темной камере, из таблицы видно, что энергетический метаболизм москочков зависит от светового суточного ритма. Калорический эквивалент потерь массы тела москочков низок весь дневной период, с минимумом в первой половине дня, затем слегка возрастает и максимален в ночные часы (таб. 1).

Калорический эквивалент потерь массы тела москочков достоверно отличается в зависимости от времени изменения ($p < 0,05$, Kruskal-Wallis test: $H(7, N=55) = 17,3$). При по парных сравнениях различия в значениях калорического эквивалента потерь массы тела в ночные и позднеевечерние часы достоверно отличаются от дневных значений ($p < 0,05$, Mann-Whitney U Test). Величина различий между максимальными и минимальными значениями калорического эквивалента москочков достигает 240%.

В литературе нет других измерений калорического эквивалента потерь массы тела москочков при температуре 25°C в различное время суток.

Наличие суточного ритма калорического эквивалента потерь массы тела у птиц в литературе в строгом виде никогда не определялось, хотя всегда подразумевалось. Наибольшее внимание исследователей привлекал калорический эквивалент ночных потерь массы тела. Начиная с первых измерений было известно, что значения калорического эквивалента днем всегда ниже, чем ночью, поэтому калорический эквивалент суточных потерь массы тела всегда ниже, чем калорический эквивалент ночных потерь массы [2, 3, 4, 5, 6, 8, 9]. Однако неизвестно как изменяется калорический эквивалент потерь массы тела в течение дня у других птиц.

В литературе для ночных часов имеются измерения калорического эквивалента москочков на границах термнейтральной зоны. При температуре 19°C калорический эквивалент москочков был равен 14,24 кДж/г, а при 37°C — 4,61 кДж/г [4, 8]. Очевидно, что значения калорического эквивалента потерь массы тела у москочков при температурах 19 и 25°C хорошо соотносятся между собой. Вместе с тем

значение калорического эквивалента при верхней критической температуре термонеutralной зоны (37°C) можно считать предельным значением, исходя из условий его определения. Дневные значения калорического эквивалента москочков как минимум в 1,5 раза выше предельных значений.

Ритм общей жизнедеятельности и отдельных характеристик свойствен всем животным и птицам в частности. В основе всех ритмов — специфика биохимических и физиологических реакций, протекающих в живом организме. Функционирование целого организма основано на интеграции отдельных ритмов и согласовании их с изменениями внешней среды. Ритмы биологических процессов соответствуют суточной и сезонной динамике экологических условий [7, 10].

В предыдущей работе было показано, что в осенне-зимний период у москочков существует сложная динамика суточных ритмов различных, влияющих друг на друга, характеристик, и в частности разных энергетических показателей [1]. Поэтому цикл изменения калорического эквивалента потерь массы тела у москочков можно сопоставить с циклами других показателей.

Энергетический обмен в покое и дыхательный коэффициент у москочков имеют суточные ритмы с минимальным значением в ночные часы (с 2 до 5 часов) и с одним пиком в дневные часы (с 11 до 14 часов), при этом оба ритма совпадают [1]. Суточный цикл калорического эквивалента отличается от суточных циклов других энергетических показателей, за счет различий в дневные часы.

В суточной локомоторной активности москочков можно выделить два периода: ярко выраженный утром и днем с 6 до 16 ч (максимум с 10 до 11) и слабо выраженный вечерний с 18 до 19 ч [1]. Суточный цикл калорического эквивалента хорошо соотносится с ритмом локомоторной активности. Калорический эквивалент минимален в первой половине дня, когда активность птиц максимальна, затем, во второй половине дня,

активность птиц падает, а калорический эквивалент возрастает. Ночью, когда птицы неактивны, калорический эквивалент максимален.

Все энергозатраты птиц можно представить в виде потерь тепла. При этом часть тепла птицы теряют за счет конвекции, а часть за счет испарения воды. Поэтому всю теплоотдачу птиц можно разделить на испарительную и неиспарительную. Многолетние исследования показали, что по величине калорического эквивалента потерь массы тела (q , кДж/г) можно рассчитать какой процент тепла идет на испарительную теплоотдачу (%He), по следующему уравнению [4, 8]:

$$\%He = 239,3 q^{-1,05}$$

Для москочков был рассчитан процент тепла, который птицы теряют с испарением в разное время суточного цикла (табл. 2). Поскольку известны общие энергопотери москочков в разное время суток (табл. 1), то их можно разделить на испарительные и неиспарительные (табл. 2). (В таблице представлены расчетные значения по средним показателям для каждого периода времени).

Таблица 2 — Процент испарительной теплоотдачи (% He), испарительная и неиспарительная теплоотдачи москочков в разное время суток при температуре 25°C

Время суток, ч	% He	Испарительная теплоотдача, кДж/ч	Неиспарительная теплоотдача, кДж/ч
23:00 - 8:00	12,29	0,1	0,71
8:00 – 11:00	31,02	0,37	0,81
11:00 – 14:00	31,02	0,42	0,92
14:00 – 17:00	26,96	0,29	0,78
17:00 – 20:00	26,27	0,28	0,79

20:00 – 23:00	13,74	0,13	0,81
---------------	-------	------	------

Очевидно, что процент тепла, который московки теряют с испарением, колеблется вслед за циклом калорического эквивалента потерь массы тела. Большой процент тепла с испарением московки теряли в период большой локомоторной активности, а наименьший — в период ночного покоя.

Рисунок иллюстрирует как изменяется испарительная и неиспарительная теплоотдача московок в разные периоды суточного цикла. Из рисунка и таблицы 2 видно, что неиспарительная теплоотдача в течение дня изменяется незначительно — в пределах 30%. В то время как максимальные и минимальные значения испарительной теплоотдачи отличаются в 4,2 раза. Это свидетельствует, что птицы в небольших пределах могут изменять потери тепла за счет конвекции, а основные изменения теплоотдачи идут за счет испарительных потерь воды. Обращает на себя внимание, что суточные ритмы испарительной и неиспарительной теплоотдач отличаются от ритма калорического эквивалента — за счет отличий в дневное время, и соответствуют ритмам других энергетических характеристик [1]. То есть, несмотря на то, что процент испарительных потерь тепла зависит от калорического эквивалента, абсолютные значения теплопотерь определяются другими факторами. Это еще раз доказывает особенность калорического эквивалента среди различных энергетических показателей птиц.

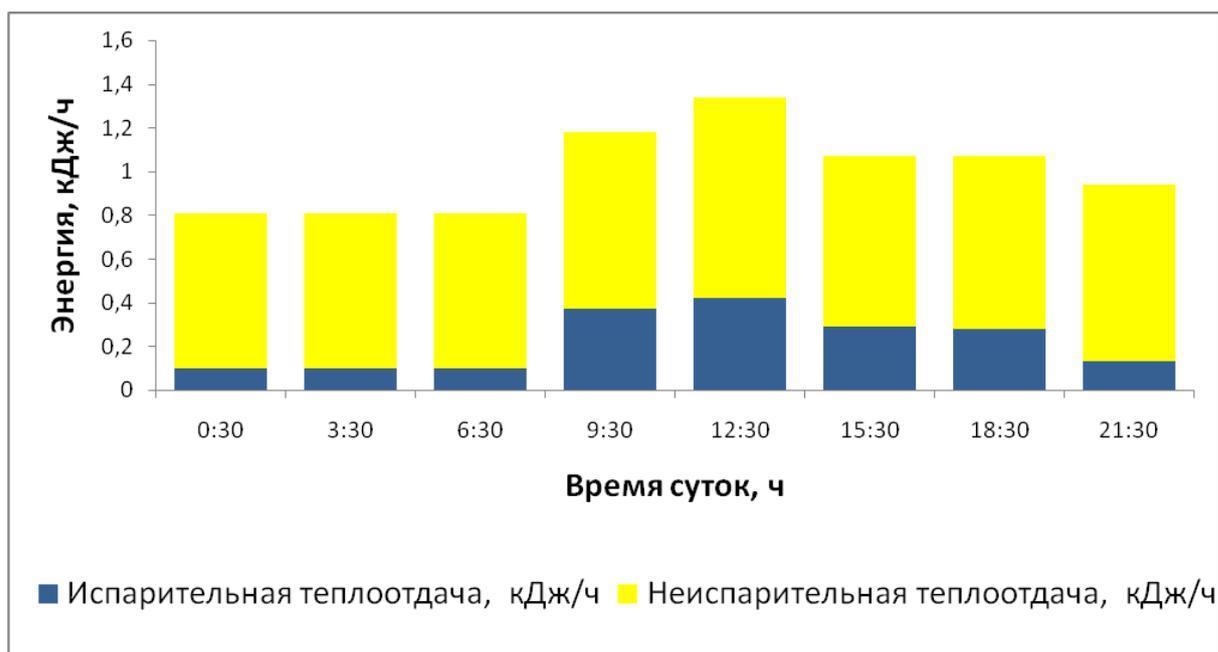


Рисунок 1 — Испарительная, неиспарительная и общая (суммарная) теплоотдачи москочек в разное время суток при температуре 25°C

Таким образом, калорический эквивалент потерь массы тела москочек в осенне-зимний период имеет ярко выраженный суточный ритм, с максимальными значениями в ночные часы и с минимумом в первой половине дня. Величина различий между максимальными и минимальными значениями калорического эквивалента москочек достигает 240%. Суточный цикл калорического эквивалента имеет отличия от ритма других энергетических показателей и хорошо соотносится с ритмом локомоторной активности москочек. В период большой активности птиц, их калорический эквивалент потерь массы тела минимален. Птицы в небольших пределах могут изменять потери тепла за счет конвекции, а основные изменения теплоотдачи идут за счет испарительных потерь воды.

Исследование поддержано РФФИ: гранты № 12-04-01288-а и № 11-04-00992-а.

Список литературы

1. Гаврилов В.В., Веселовская Е.О., Гаврилов В.М., Горецкая М.Я., Моргунова Г.В., Суточные ритмы локомоторной активности, изменения массы тела, жировых резервов, энергетического метаболизма покоя и дыхательного коэффициента у москочок (*Parus ater*) в осенне-зимний период. // Зоол. жур. Т. 92, № 1. 2013. С. 50 -56.
2. Гаврилов В.М., Сезонные вариации калорического эквивалента изменений массы тела у домового воробья. // Орнитология М: Изд-во МГУ, Вып. 21. 1986. С. 154 – 155
3. Гаврилов В.М. Биоэнергетика крупных воробьиных птиц. II. Калорический эквивалент изменений веса тела, испарительной теплоотдачи и зависимость параметров энергетики от массы тела // Зоол. журн. Т. 58, № 5. 1979. С. 693-701.
4. Гаврилов В.М., Гомойотермия – ароморфоз для освоения планеты Земля. Lap Lambert Academic Publishing GmbH & Co Saarbrucken, Germany, 2012. 358 с.
5. Дарголец В.Г., Калорический эквивалент потерь веса тела гомойотермных животных: соотношение между окисляемым субстратом и потерями тепла путем испарения. // Журн. общей биол. Т. 34. № 6. 1973. С. 887-898.
6. Дольник В.Р., Гаврилов В.М., Калорический эквивалент изменения веса тела у зяблика (*Fringilla coelebs* L.). // Экологические и физиологические аспекты перелетов птиц. Л.: Наука 1971. С. 226 - 235.
7. Brandstatter R., The circadian pacemaking system of birds. // Biological rhythms. Berlin ; N.Y.: Springer; New Delhi: Narosa Publishing House. 2002. P. 144 – 153.

8. Gavrilov V.M., *Energetics and Avian behavior*. Amsterdam: Harwood Academic Publishers, 1997. 225 p.
9. Kendeigh S.C., Dolnik V.R., Gavrilov V.M., *Avian energetics. // Granivorous birds in ecosystem*. Cambridge.: Cambridge Univ. Press. 1977. P. 78 - 107.
10. Wikelski M., Martin L.B., Scheuerlein A., Robinson M.T., Robinson N.D., Helm B., Hau M., Gwinner E., *Avian circannual clocks: adaptive significance and possible involvement of energy turnover in their proximate control. // Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. Vol. 363. 2008. P. 411-423.*