

ФАУНА, ФЛОРА

УДК 598.289; 591.1

**СУТОЧНЫЕ РИТМЫ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО МЕТАБОЛИЗМА
ПОКОЯ И ДЫХАТЕЛЬНОГО КОЭФФИЦИЕНТА
У МОСКОВОК (*PERIPARUS ATER*, AVES)
В ОСЕННЕ-ЗИМНИЙ ПЕРИОД****В.В. Гаврилов, Г.В. Моргунова***(Звенигородская биологическая станция им. С.Н. Скадовского;
e-mail: vadimgavrilov@yandex.ru)*

Энергетический обмен птиц измеряли проточным респирометром по потреблению O_2 и выделению CO_2 в состоянии покоя в дневное и ночное время, в затемненной камере при постоянной температуре $25^\circ C$ с октября по март 2009—2013 гг. в западном Подмосковье. Энергетический обмен в покое и дыхательный коэффициент у москотов имеют суточные ритмы с минимальным значением в ночные часы (с 2 до 5 ч) и с одним пиком в дневные часы (с 11 до 14 ч). Существует достоверная линейная зависимость, связывающая увеличение энергетического метаболизма покоя с увеличением дыхательного коэффициента. Максимальная разница между значениями энергетического обмена покоя днем и ночью составляет 55%. Можно сделать вывод, что в ночные часы преимущественно окисляются жиры, накопленные во время питания, а днем — белки, извлекаемые из пищи, либо смесь из белков, жиров и углеводов.

Ключевые слова: москотовка, суточные ритмы, энергетический метаболизм, метаболизм покоя, RQ , дыхательный коэффициент.

Энергетическому обмену (ЭО) птиц с XIX в. посвящается довольно большое количество работ. Однако в последнее время появилась точка зрения о необходимости ревизии данных об энергетическом обмене птиц [1—3].

Показано, что разница между дневными и ночными значениями ЭО покоя составляет 25—40% [4] или 20% [5, 6]. Кроме того, был обнаружен суточный ритм ЭО покоя, сохраняющийся при постоянных условиях [6—12]. Были показаны вариации ЭО в зависимости от сезона, образа жизни, использования различных местообитаний и т.д. [13—16], однако величина этих различий, их постоянство в течение суток, наличие повторяющихся суточных ритмов, связь с другими физиологическими и экологическими характеристиками остаются неопределенными.

При окислении разных субстратов выделяется разное количество CO_2 [17]. Отношение количества образовавшегося в процессе метаболизма CO_2 к количеству потребленного O_2 называется дыхательным коэффициентом (ДК), этот показатель играет важную роль в физиологии обмена веществ. Для точной оценки энергетических затрат птиц в разных условиях и при разном питании необходимо одновременно измерять потребление O_2 и выделение CO_2 [18].

Цель данной работы — измерить ЭО покоя и ДК у синиц москотов (*Periparus ater*, Aves), обитающих в Подмосковье в осенне-зимний период, взятых не-

посредственно из природы, у которых завершились осенние линьки, но не наступил весенний брачный период, в термонеutralной зоне при стандартных условиях в разное время суток.

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. Свободноживущих птиц отлавливали паутинными сетями или западками и после соответствующих стандартных измерений помещали в камеру газового анализатора, где определяли стандартный ЭО методом непрямой калориметрии. Измеряли потребление O_2 и выделение CO_2 птиц с помощью проточного респирометра FoxBox-C фирмы “Sable Systems Int.” (USA). Одновременно регистрировали скорость потока воздуха через камеру, температуру в камере и концентрацию CO_2 и O_2 . Скорость потребления O_2 и выделения CO_2 определяли методом проточной респирометрии [19]. Уличный воздух в термостате разделялся на 2 равных по величине потока, один из которых поступал в герметичную респираторную камеру с птицей, а другой — в аналогичную пустую (контрольную) камеру. Через камеры непрерывно пропускали воздух независимыми насосами (скорость потока 600—850 мл/мин, объем камер около 2 л). Поглоти-

тели воды не использовались. Скорость потребления O_2 и выделения CO_2 птиц вычислялась на основании измерения разности концентраций этих газов на выходе из респираторной камеры с птицей и на выходе из пустой аналогичной камеры (рассчитывается как разность концентраций, умноженная на скорость протока воздуха через камеры). Концентрацию CO_2 и O_2 после респираторной камеры с птицей и аналогичной пустой камеры измеряли последовательно в одном приборе в течение 24–30 и 6–10 мин соответственно, частота снятия показаний прибором — 1 раз в 10 с. Все объемы газов приводились к стандартным условиям (STPD). Измерения проводили днем (2,5–3,2 ч) и ночью (8–10 ч) в затемненной камере при постоянной температуре 25 °С (в термонейтральной зоне). Время от момента поимки птицы до помещения ее в камеру составляло 20–40 мин, опыты начинали в разное время суток. ДК определяли во время опыта, ЭО птиц рассчитывали непрерывно на основе вычисленных значений ДК в данный момент времени [19]. Для анализа использовали минимальные значения ЭО птицы в опыте, которые обычно регистрировали через 1–1,5 ч после начала эксперимента. Усреднения делали на отрезке не менее 4 мин в программе MatLab (на участке минимальных значений). Аналогичные расчеты проводили для определения ДК. После окончания опыта птицу отпускали. Некоторых птиц отлавливали и измеряли несколько раз. Всего проведено 64 опыта.

Средняя масса тела москотов, использованных в опытах, составила $9,7 \pm 0,6$ г ($n = 32$), приводится как среднее $\pm$ стандартное отклонение.

Результаты

Данные ЭО, полученные ночью, имеют зависимость от массы тела, тогда как для данных, полученных днем, эта зависимость не была обнаружена. Для ночных значений ЭО покоя (FMR, кДж/сут) показатель степени уравнивания зависимости от массы тела (m , г) близок к единице: $FMR = 2,02m^{0,94}$. Достоверность уравнивания невысока ($p > 0,05$, $R^2 = 23\%$). Чтобы в дальнейшем исключить влияние массы тела на ЭО покоя птиц, для всех энергетических данных (кроме особо оговоренных) мы приводим значения удельной интенсивности ЭО (величина ЭО в единицу времени на 1 г массы тела птицы). Влияния массы тела птиц на ДК как в ночных, так и в дневных опытах не обнаружено.

Продолжительность каждой серии экспериментов по оценке ЭО птиц составила более 3 ч, поэтому все время суток мы смогли разбить на восемь трехчасовых интервалов, для которых и были получены соответствующие значения метаболизма покоя и минимального ДК (таблица).

ЭО покоя у москотов имеет ярко выраженный суточный ритм с минимальным значением в ночные

Энергетический метаболизм покоя и минимальный дыхательный коэффициент москотов в разное время суток

Время суток, час	Число опытов, шт.	Энергетический метаболизм покоя, кДж/сут · г	Дыхательный коэффициент
23:00—2:00	7	$1,8 \pm 0,08$	$0,743 \pm 0,041$
2:00—5:00	8	$1,76 \pm 0,17$	$0,729 \pm 0,05$
5:00—8:00	7	$1,79 \pm 0,09$	$0,753 \pm 0,034$
8:00—11:00	11	$2,7 \pm 0,48$	$0,779 \pm 0,043$
11:00—14:00	8	$3,18 \pm 0,76$	$0,799 \pm 0,04$
14:00—17:00	8	$2,13 \pm 0,29$	$0,751 \pm 0,038$
17:00—20:00	4	$1,88 \pm 0,26$	$0,76 \pm 0,015$
20:00—23:00	11	$1,83 \pm 0,29$	$0,745 \pm 0,037$

часы (с 2 до 5 ч) и с одним пиком в дневные часы (с 11 до 14 ч) (таблица, рис. 1). Несмотря на то что все измерения ЭО покоя москотов были сделаны в темной камере, из рис. 1 видно, что ЭО москотов зависит от светового суточного ритма. Весь день в осенне-зимний период можно условно разделить на: ночь — с 20 до 8 ч; день — с 8 до 17 ч; сумерки — с 17 до 20 ч. ЭО москотов низок весь ночной период, с минимумом примерно в середине ночи — с 2 до 5 ч, днем ЭО резко возрастает, в поздние дневные часы и в сумерки ЭО плавно снижается от дневного уровня к ночному (рис. 1). ЭО москотов в покое достоверно отличается в зависимости от времени измерения ($p < 0,001$, критерий Краскела—Уоллиса: $H(7, N = 64) = 43,96$). Минимальные значения ЭО покоя, полученные с 2 до 5 ч, достоверно отличаются от значений, полученных с 8 до 11, с 11 до 14 и с 14 до 17 ч ($p < 0,01$, U-критерий Манна—Уитни). Максимальные значения ЭО покоя, полученные с 11 до 14 ч, достоверно отличаются от всех значений,

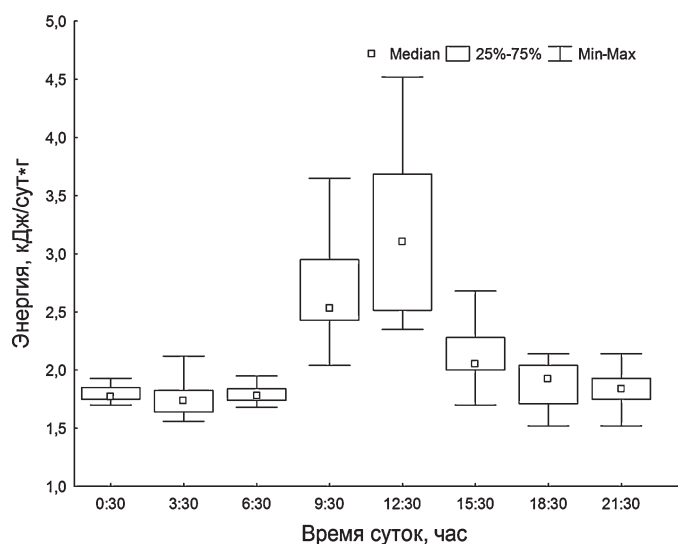


Рис. 1. Суточная динамика энергетического метаболизма покоя синиц москотов в осенне-зимний период

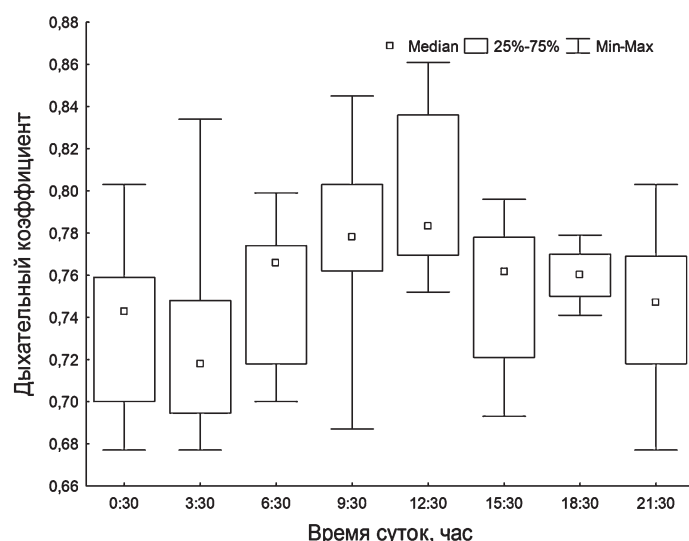


Рис. 2. Суточная динамика минимального дыхательного коэффициента синиц москочков в осенне-зимний период

кроме тех, что были получены с 8 до 11 ч ($p < 0,01$, U-критерий Манна—Уитни).

Ранее, при исследовании ритма ЭО покоя у других видов птиц, было показано 2 пика ритма ЭО в дневное время — утренние и вечерние часы и один минимум — с 2 до 4 ч ночи [6, 8, 10].

Минимальный ДК свободноживущих москочков также имеет ярко выраженный суточный ритм с минимальным значением в ночные часы (с 2 до 5 ч) и с одним пиком в дневные часы (с 11 до 14 ч) (таблица, рис. 2). Ритм ДК практически повторяет ритм ЭО с незначительным отличием в позднее дневное и сумеречное время (рис. 2). Как и ЭО покоя, ДК достоверно отличается в зависимости от времени измерения, но достоверность различий меньше ($p < 0,05$, критерий Краскела—Уоллиса: $H(7, N = 67) = 16,27$). Различия в значениях минимального ДК соответствуют различиям ЭО 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 ч.

В предыдущих исследованиях неоднократно отмечалось, что ДК у птиц ночью ниже, чем днем [18, 20, 21]; при этом минимальные значения наблюдались при ночном голодании. Днем ДК зависит от типа пищи и продолжительности периодов дневного голодания [18] и, возможно, от характера активности птиц [22].

Обсуждение

Минимальные значения ЭО покоя москочков были получены в ночные часы: с 2 до 5 ч (таблица, рис. 1). Эти значения соответствуют всем условиям базального (стандартного) метаболизма птиц (BMR) и могут сравниваться с таковыми же, полученными в других работах. $BMR = 1,76 \pm 0,17$ кДж/сут · г ($n = 8$), а максимум дневного ЭО покоя составил

$3,18 \pm 0,76$ кДж/сут · г ($n = 8$). Максимальная разница между значениями ЭО покоя днем и ночью составила 55%, что соответствует данным [4] и даже выше их. Сравнивая значения, полученные в другие часы, отметим значительно меньшие различия. Так, в дневные часы (с 14 до 17 ч) метаболизм покоя выше минимального метаболизма, измеренного ночью, всего на 18%. Значения ЭО покоя, полученные для темного времени суток в раннеутренние и вечерние часы, достоверно не различаются между собой ($p > 0,05$).

В литературе существует только одно значение базального метаболизма москочков в осенне-зимний период, полученное для птиц, содержавшихся в неволе: ночью — $2,13$ кДж/сут · г и днем — $2,52$ кДж/сут · г [6]. В нашем исследовании ночные измерения ЭО покоя ниже, а дневные — выше. По единичному сравнению нельзя заключить, связаны ли эти различия с популяционными особенностями исследованных птиц или с различиями в методах исследования.

По величине ДК можно судить об основных субстратах, используемых при окислении O_2 . Коэффициент 0,7 означает, что преобладает жировой обмен, 0,8 — белковый, 1 — углеводный [17]. Исходя из изменения ДК москочков, можно судить, что в ночные часы окисляются преимущественно жиры, а днем — либо непосредственно белки, извлекаемые из пищи, либо смесь из окисляемых субстратов. Известно, что зимой пища москочков — это чешуекрылые (в основном гусеницы шишковой листовертки) (65%) и равнокрылые (15%), остальное — семена, перепончатокрылые, жуки, клопы [23]. Эти данные хорошо соотносятся с измерениями дыхательного коэффициента москочков.

У москочков суточные ритмы ЭО покоя и минимального ДК практически совпадают. Более того, существует достоверная линейная зависимость ($p < 0,05$), связывающая увеличение ЭО покоя (E , кДж/сут · г) с увеличением ДК (рис. 3). Уравнение, описывающее

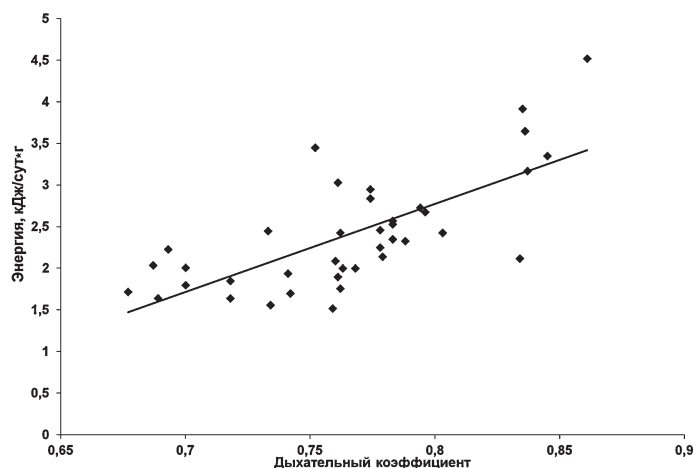


Рис. 3. Зависимость энергетического метаболизма покоя (E , кДж/сут · г) от дыхательного коэффициента (ДК) у синиц москочков в осенне-зимний период

данную зависимость, которая включает в себя и ночные и дневные данные, имеет вид

$$E = 10,57 \text{ ДК} - 5,68; n = 39, \\ R^2 = 51\% (p < 0,05).$$

Из уравнения следует, что птицы имеют низкие энергетические траты в покое при ДК, значения которых ближе к 0,7, а более высокие — ближе к 0,9. Можно предположить, что это является следствием простого совпадения двух независимых ритмов. Чтобы оценить это предположение, мы проанализировали связь между ДК и ЭО для каждого временного интервала, при этом сохранялась достоверная связь между ДК и расходом энергии. Причем для наиболее значимых периодов времени эта связь была более достоверной. Для периода с 2 до 5 ч ночи — времени минимальных значений ($p < 0,05$, $R^2 = 50\%$, $n = 8$); с 8 до 11 утра ($p < 0,05$, $R^2 = 62\%$, $n = 11$); с 11 до 14 ч — времени максимальных значений ($p < 0,05$, $R^2 = 44\%$, $n = 8$); в остальные периоды времени — ($p < 0,05$, $R^2 = 17\text{—}40\%$). Эти результаты свидетельствуют о том, что у москотов в осенне-зимний период действительно существует связь между величиной ДК 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.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *McKechnie A.E., Wolf B.O.* The allometry of avian basal metabolic rate: good predictions need good data // *Physiol. Biochem. Zool.* 2004. Vol. 77. N 3. P. 502—521.
2. *Konarzewski M., Książek A.* Determinants of intra-specific variation in basal metabolic rate // *J. Comp. Physiol. B.* 2012. Vol. 183. P. 27—41.
3. *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. N 3. P. 235—247.
4. *Aschoff J., Pohl H.* Rhythmic variation in energy metabolism // *Federation Proc.* 1970. Vol. 29. N 4. P. 1541—1552.
5. *Kendeigh S.C., Dolnik V.R., Gavrilo V.M.* Avian energetic // *Granivorous birds in ecosystem* / Eds J. Pinowski, S.C. Kendeigh. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1977. P. 78—107.
6. *Гаврилов В.М.* Суточные измерения метаболизма покоя у птиц // *Орнитология.* 1981. Т. 16. № 15. С. 42—50.
7. *Pohl H.* Circadian rhythms of metabolism in cardueline finches as function of light intensity and season // *Comp. Biochem. Physiol. A: Physiol.* 1977. Vol. 56. N 2. P. 145—153.
8. *Gavrilo V.M.* Seasonal and circadian changes of thermoregulation in passerine and non-passerine birds: which is more important? // *Acta XVIII Congressus Internationalis Ornithologici* / Eds V.D. Ilyichov, V.M. Gavrilo V.M. M.: Nauka, 1985. P. 1254—1277.
9. *Saarela S., Klapper B., Heldmaier G.* Daily rhythm of oxygen consumption and thermoregulatory responses in some

Заключение

Таким образом, ЭО в покое и ДК у москотов имеют суточные ритмы с минимальным значением в ночные часы (с 2 до 5 ч) и с одним пиком в дневные часы (с 11 до 14 ч), при этом оба ритма совпадают. Существует достоверная линейная зависимость, связывающая увеличение ЭО покоя с увеличением ДК. Максимальная разница между значениями ЭО покоя днем и ночью составила 55%. ЭО москотов, обитающих в Подмоскowie, соответствует уровню ЭО воробьиных птиц, однако влияние различных экологических и физиологических факторов на их уровень ЭО требует дальнейшего изучения. Принимая во внимание ритм ДК, можно сделать вывод, что в ночные часы преимущественно окисляются жиры, накопленные во время питания, а днем — непосредственно белки, извлекаемые из пищи.

Мы благодарим С.Ю. Клейменова за помощь во время работы, В.М. Гаврилова за обсуждение результатов и анонимного рецензента за подробный разбор рукописи.

* * *

Исследование поддержано Российским фондом фундаментальных исследований (грант № 12-04-01288-а).

European winter- or summer-acclimatized finches at different ambient temperatures // *J. Comp. Physiol. B.* 1995. Vol. 165. N 5. P. 366—376.

10. *Гаврилов В.М., Керимов А.Б., Голубева Т.Б., Иванкина Е.В., Ильина Т.А., Карелин Д.В., Коляскин В.В.* Энергетика, морфофизиологическая разнокачественность особей и структура популяций у птиц. I. Энергетика, морфофизиологическая разнокачественность и структура популяции у больших синиц Подмоскowie // *Орнитология.* 1996. Т. 27. С. 34—73.

11. *Woodin M., Stephenson R.* Circadian rhythms in diving behavior and ventilatory response to asphyxia in canvasback ducks // *Am. J. Physiol. Regulatory Integrative Comp. Physiol.* 1998. Vol. 274. P. R686—R693.

12. *Arens J.R., Cooper S.J.* Seasonal and diurnal variation in metabolism and ventilation in House Sparrows // *Condor.* 2005. Vol. 107. N 2. P. 433—444.

13. *Swanson D.L., Liknes E.T.* A comparative analysis of thermogenic capacity and cold tolerance in small birds // *J. Exp. Biol.* 2006. Vol. 209. P. 466—474.

14. *White C.R., Blackburn T.M., Martin G.R., Butler P.J.* Basal metabolic rate of birds is associated with habitat temperature and precipitation, not primary productivity // *Proc. R. Soc. B.* 2007. Vol. 274. N 1607. P. 287—293.

15. *McNab B.K.* Ecological factors affect the level and scaling of avian BMR // *Comp. Biochem. Physiol. A: Physiol.* 2009. Vol. 152. N 1. P. 22—45.

16. Swanson D.L. Seasonal metabolic variation in birds: functional and mechanistic correlates // Curr. Ornithol. 2010. Vol. 17. P. 75–129.
17. Шмидт-Нильсен К. Физиология животных. При-
способление и среда. Кн. 1 / Пер. с англ. М.: Мир, 1982. 416 с.
18. 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.
19. Lighton J.R.B. Measuring metabolic rates. A manual for scientists. Oxford: Oxford Univ. Press, 2008. 201 p.
20. Powers D.R. Diurnal variation in mass, metabolic rate, and respiratory quotient in Anna's and Costa's hummingbirds // Physiol. Zool. 1991. Vol. 64. N 3. P. 850–870.
21. 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* (Trochilidae) // J. Therm. Biol. 1992. Vol. 17. N 2. P. 71–79.
22. Suarez R.K., B. Lighton J.R., Moyes C.D., Brown G.S., Gass C.L., Hochachka P.W. Fuel selection in rufous hummingbirds: Ecological implications of metabolic biochemistry // Proc. Natl. Acad. Sci. 1990. Vol. 87. N 23. P. 9207–9210.
23. Птушенко Е.С., Иноземцев А.А. Биология и хозяйственное значение птиц Московской области и сопредельных территорий. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1968. 462 с.

Поступила в редакцию
11.03.13

DIURNAL RHYTHMS OF STANDARD METABOLIC RATE AND RESPIRATORY QUOTIENT IN COAL TIT (*PERIPARUS ATER*) IN AUTUMN-WINTER PERIOD

V.V. Gavrilov, G.V. Morgunova

The research was carried out in October–March 2009–2013 at Zvenigorod Biological Station (the Moscow Region, Russia, 55°44' N, 36°51' E). Birds were captured by mist-nets. Standard metabolic rate and respiratory quotient were measured by flow-through respirometry in 64 experiments on Coal Tits. 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 (from 11 a.m. to 2 p.m.). A significant relationship between the standard metabolic rate and the respiratory quotient was found. The maximum difference between standard metabolic rates during daytime and nighttime was 55%. During the night, mainly fat reserves were oxidized, whereas proteins were oxidized during the daytime.

Key words: Coal tit, diurnal rhythm, standard metabolic rate, RMR, RQ, respiratory quotient.

Сведения об авторах

Гаврилов Вадим Валерьевич — канд. биол. наук, ст. науч. сотр. ЗБС МГУ. Тел.: 8-495-992-42-14; e-mail: vadingavrilov@yandex.ru.

Моргунова Галина Васильевна — аспирант сектора эволюционной цитогеронтологии биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-15-90; e-mail: morgunova@mail.bio.msu.ru