

Теплообмен организмов

- Обменные реакции протекают в зависимости от T_b
- $T_b \neq T_a$, а устанавливается в результате баланса между средой и организмом

Поступление тепла в организм: 1) теплопроводность и радиация;
2) эндогенное тепло

Отдача тепла: 1) теплопроводность и радиация;
2) испарение влаги

T_b = тепловая среда биохимических реакций

По принципиальным особенностям теплообмена различают ЖИВОТНЫХ:



Пойкилотермных
(= брадиметаболических,
эктотермных)
poikilos - меняющийся
bradys – медленный.....



Гомойотермных
(= тахиметаболических,
эндотермных)
homoios – одинаковый
tachys – быстрый.....



Пойкилотермные организмы

- 1) Низкий уровень обмена;
- 2) Главный источник поступления тепловой энергии –
- ВНЕШНЕЕ ТЕПЛО.

Пойкилотермные организмы

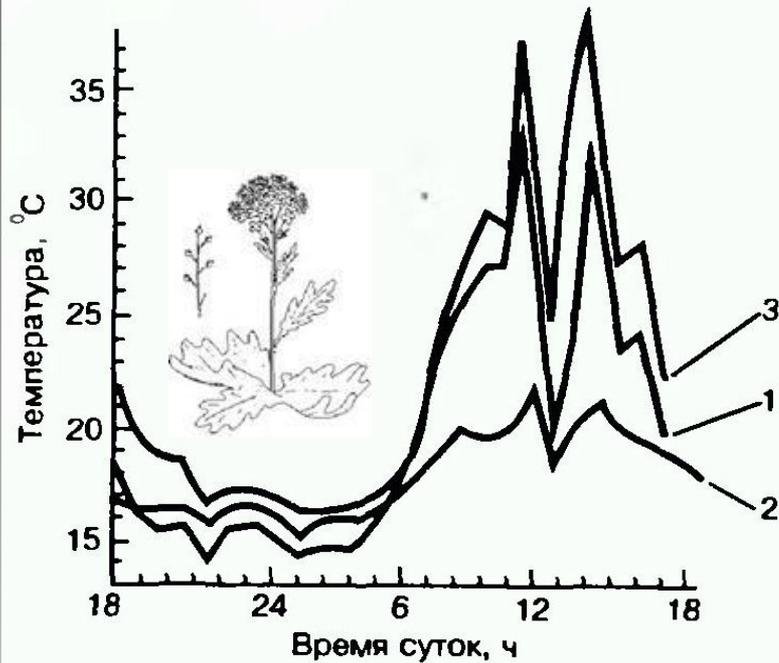


Рис. 4.2. Суточная динамика температуры листа катрана *Crambe maritima* (1) в зависимости от температуры воздуха (2) и почвы (3). Листья катрана расположены в невысокой розетке (из И.М. Культиасова, 1982)

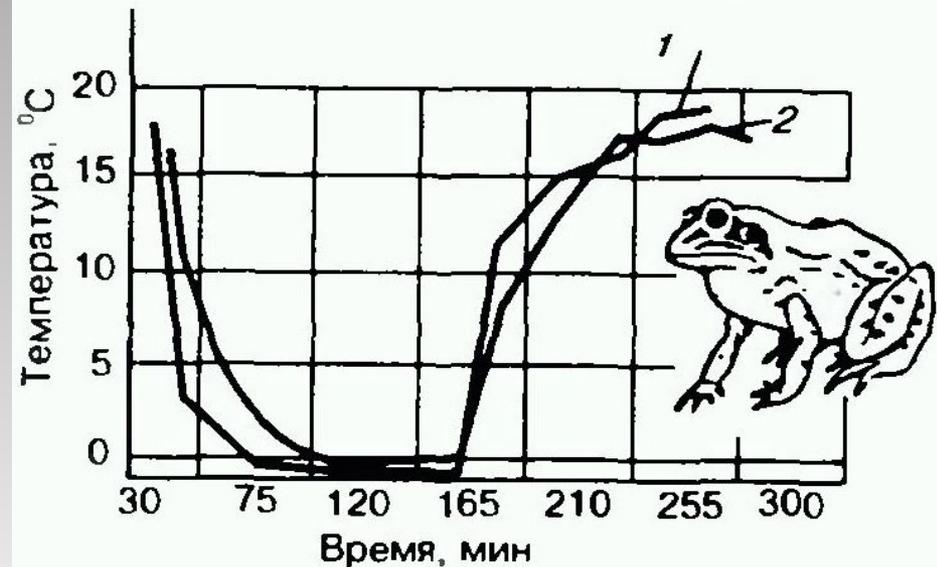
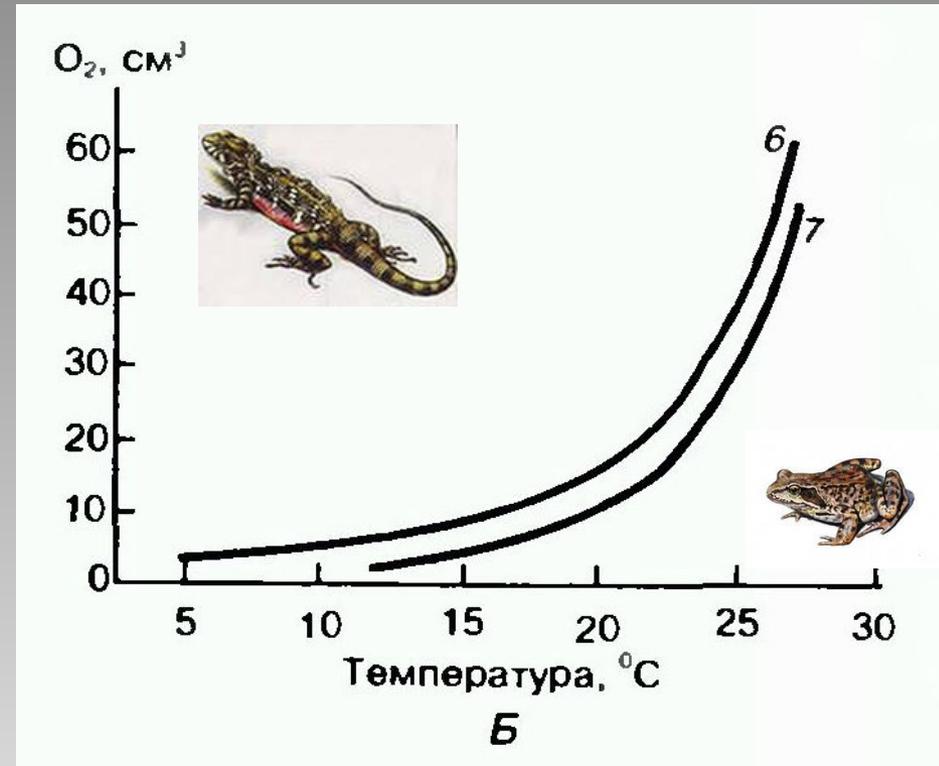
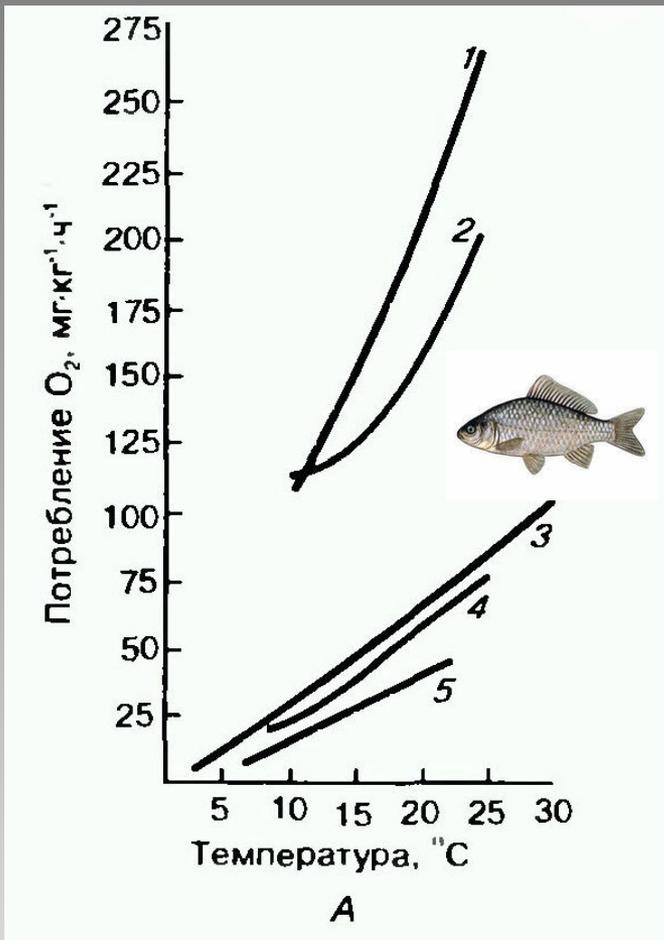


Рис. 4.3. Влияние изменений температуры воздуха (1) на температуру тела лягушки *Rana temporaria* (2) (по Н.И. Калабухову, 1951)



Влияние температуры среды на потребление кислорода у пойкилотермных животных

А – рыбы; Б – наземные позвоночные:

1 – *Serranus scriba*, 2 – *Heliastes chromis*, 3 – *Carassius auratus*, 4 – *Cyprinus carpio*,
5 – *Anguilla vulgaris*, 6 – *Agama caucasica*, 7 – *Rana temporaria*

Температурная толерантность

Высокая тканевая
устойчивость

Комплекс сезонных физиологических перестроек. Оцепенение, анабиоз – прекращение активных форм жизнедеятельности при низкой T_a или накануне падения T_a

Пойкилотермные животные

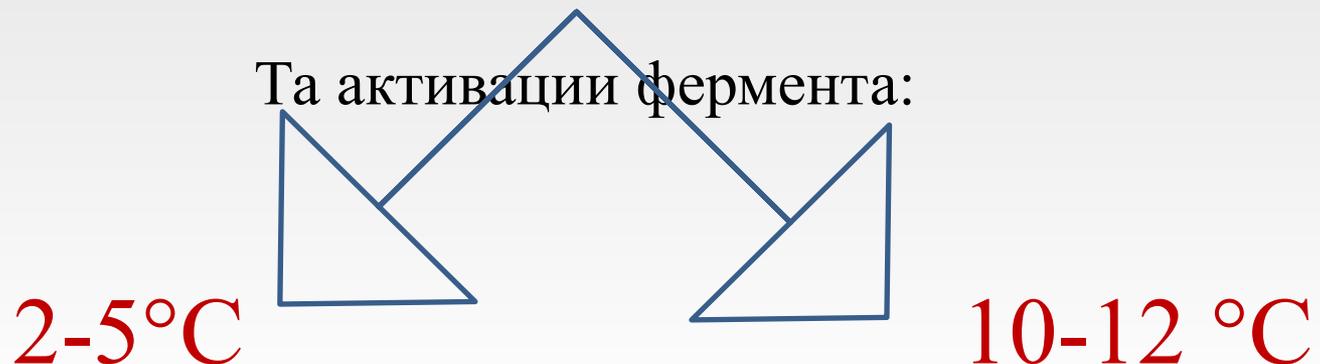
Пойкилотермные успешно существуют во всех средах и во всем диапазоне T_a , регистрируемых в биосфере.

Пути адаптации и свойства:

- термостабильность белков как видовое свойство
- T_a -реакции ферментативных систем:

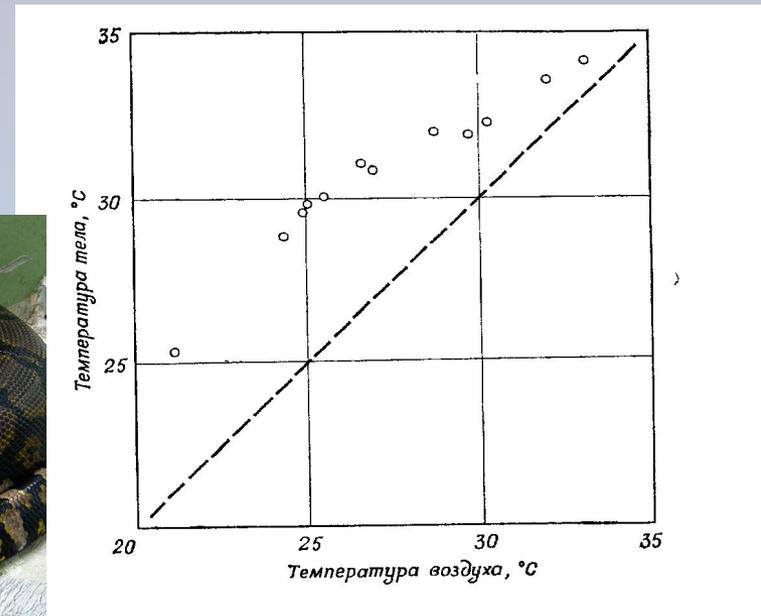
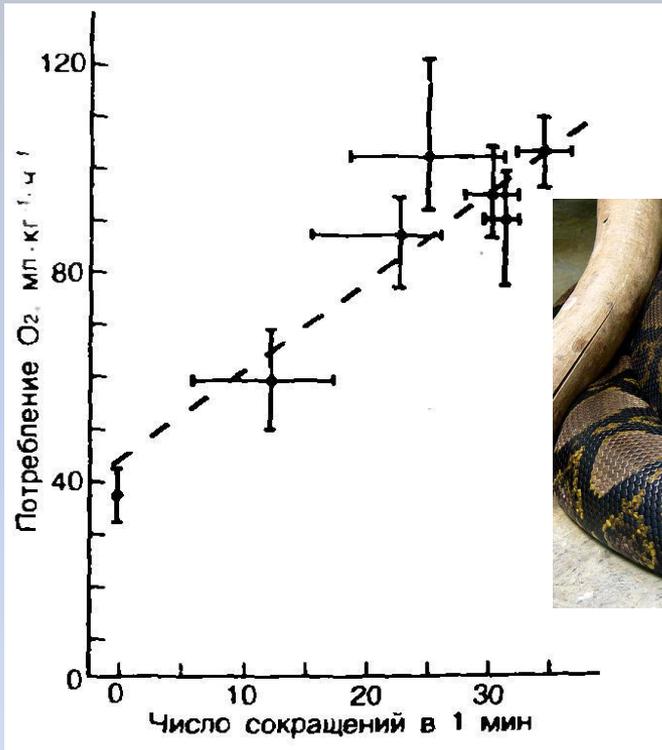
Например, «холодный» и «теплый» изоэнзимы у форели, имеющие различные оптимумы активности.

Рыбы, адаптированные к 4°C Рыбы, адаптированные к 18°C



- **Биологические антифризы (гликопротеиды у рыб, глицерин у насекомых).**
- **Межвидовые и популяционные различия принцип температурной компенсации.**
- **Элементы терморегуляции – использование эндогенного тепла для стабилизации температуры тела (локомоторная активность; разогрев бабочек через дрожание крыльев взмахи и полет.**

Используя мускульные сокращения, питон обеспечивает T-режим кладки в диапазоне 25-33°C



Корреляция частоты сокращений тела и потребления кислорода у самки питона, согревающей кладку

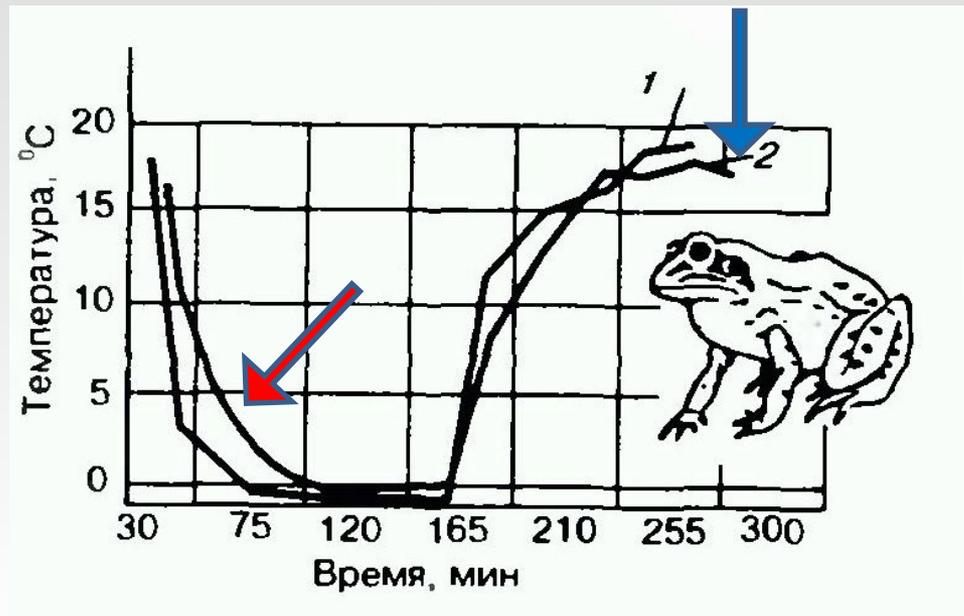
Когда самка питона, выводя потомство, согревает кладку яиц, ее температура поднимается выше температуры окружающей среды благодаря сильным мышечным сокращениям, напоминающим дрожь у млекопитающих. Проведенная на рисунке диагональ соответствует равенству температур тела змеи и воздуха (Vinegar et al., 1970)

Пойкилотермные животные

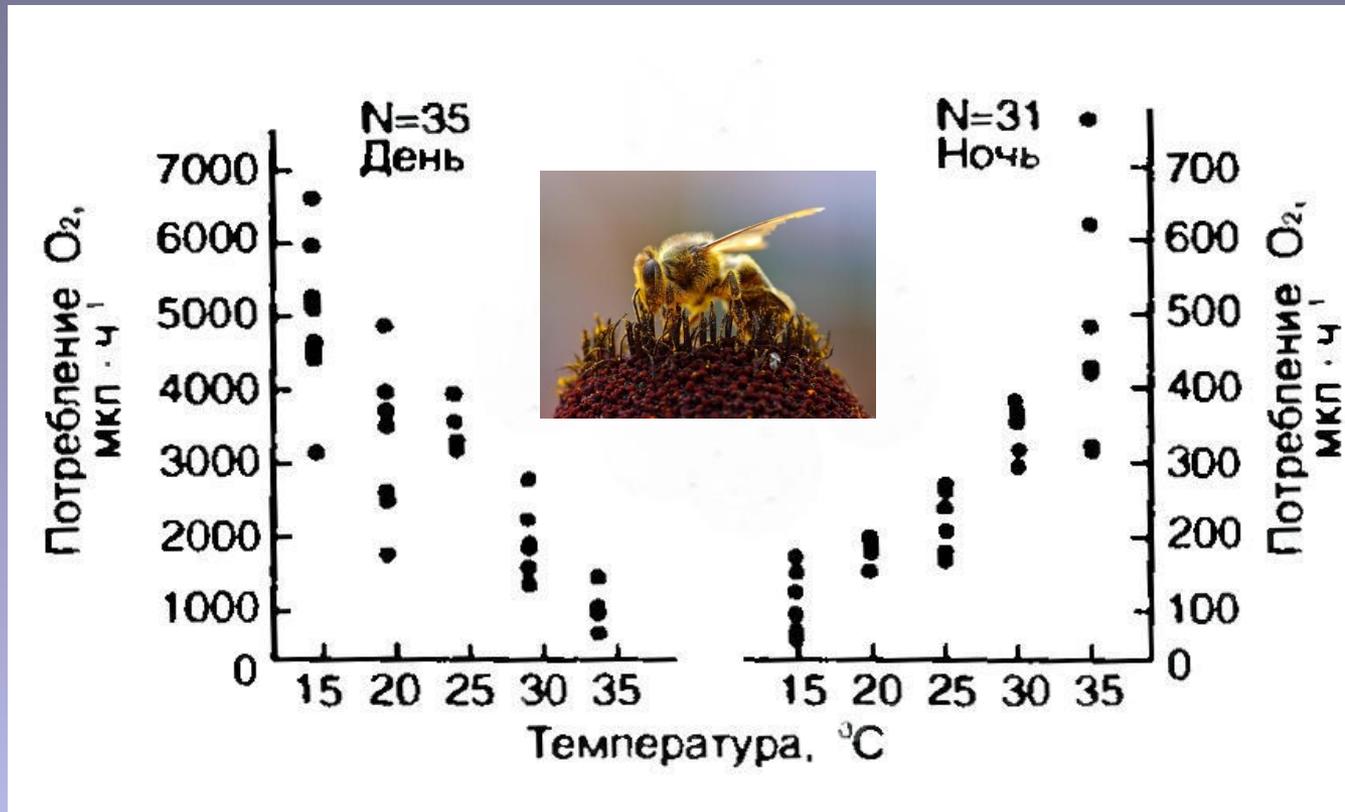
- За счет эндогенного тепла $T_b > T_a$ при низкой и умеренной T_a

У насекомых в покое $T_b \approx T_a$; у шмелей в полете $T_b = 36-40^\circ\text{C}$ при $T_a \leq 10^\circ\text{C}$ (или см. у лягушки. ↓)

- За счет испарения влаги у наземных животных T_b при высокой T_a (см. ↓)



Не связанное с трепетанием крыльев увеличение уровня обмена у одиночных пчел



Потребление кислорода при разной температуре среды одиночными пчелами *Apis mellifera*. N – число особей

Скорость изменения T_b зависит от размеров.

Размер определяет соотношение массы и поверхности.



Отдача тепла/телопродукция $\sim R^2/R^3 \sim 1/R$.



Крупные животные лучше заселяют регионы с низкой T_a
(у крупных океанических кожистых черепах в холодных
водах $T_b - T_a = 18^\circ\text{C}$)



• При высоких T_a – адаптации к перегреву:

1) Ящерицы – особые движения горла = верхнее (гулярное) дыхание, при котором увеличивается испарение со слизистых поверхностей. Это дыхание регулируется гипоталамусом.

2) Черепахи облизывают передние лапы и понижают T_b за счет испарения слюны.

3) Ящерицы используют сосудистую регуляцию, увеличивая диаметр поверхностных сосудов и, соответственно, объем крови, отдающей тепло с поверхности тела.

4) Адаптивное поведение – выбор оптимальных мест, смена поз (гелиотропные и геотермные позы игуан, обитающих на голой застывшей лаве, где нет растительности).

Заключение

Экзотермность (тесная связь T_b с T_a).

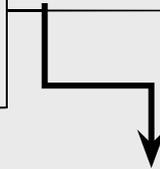
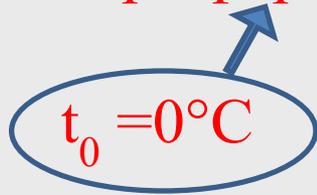
- Термические адаптации смягчают эту связь (в пределах, при которых ферментные системы настроены на средние состояния среды).
- Сочетание температурной толерантности и узкого диапазона T_a , где возможна активная жизнедеятельность.

P.S. Температура (T_a) и развитие

- Скорость онтогенеза пойкилотермных увеличивается с ростом T_a

Икра сельди: $T_{\text{время}} = 40-50$ суток при $T_a = 0.5^\circ\text{C}$
 $T_{\text{время}} = 6-8$ суток при $T_a = 16^\circ\text{C}$

Икра форели: $T_{\text{время}} = 205$ суток при $T_a = 2^\circ\text{C}$
 $T_{\text{время}} = 82$ суток при $T_a = 5^\circ\text{C}$
 $T_{\text{время}} = 41$ суток при $T_a = 10^\circ\text{C}$



Идеальное совпадение с правилом «Термальная константа развития»

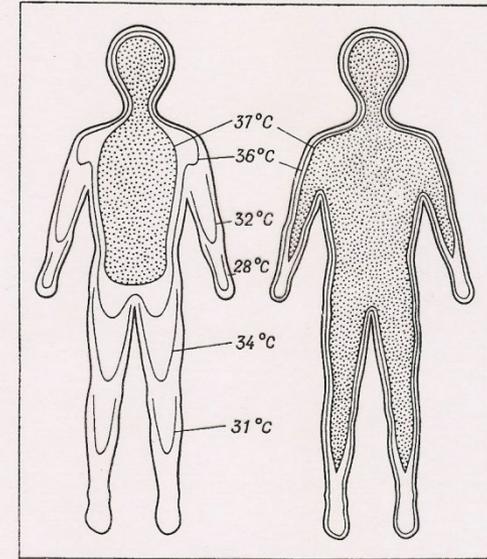
- $T_{\text{время}} * (t - t_0) = K$ $t_0 = T_a$ для биологического нуля развития
 $K = \sum$ эффективных температур

- K и t_0 отражают адаптацию вида к ТИПИЧНЫМ режимам естественных местообитаний (у щуки икра выживает при $2-25^\circ\text{C}$, но max % эмбрионов развивается при 10°C , что соответствует характерной T_a нерестовых водоемов ($9-12^\circ\text{C}$))

Гомойотермы

- Гомойотермный тип теплообмена базируется на **высоком уровне метаболизма**, что на 1-2 порядка больше, чем у пойкилотермных животных.
- Основа теплового баланса = собственная теплопродукция (химическая терморегуляция). **Рефлекторное увеличение теплопродукции в ответ на падение T_a** . Значение внешнего обогрева относительно невелико.
- **Стабильность T_b = Постоянство температуры “термостатического ядра” тела**

гомойотермные животные



Температура различных областей тела человека при температуре воздуха 20°C (слева) и 35°C (справа). (Aschoff, Wever, 1958.)

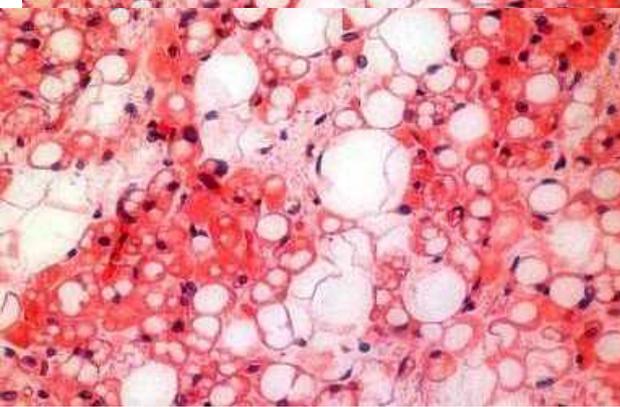
Выработка тепла важнейшими органами человека в покое (вес тела 65 кг, общая теплопродукция 1872 ккал в сутки = 78 ккал/ч = 90,65 Вт). Вес главных внутренних органов составляет около 5 кг, но они обеспечивают более 72% общей теплопродукции (Aschoff et al., 1971)

Орган	Вес органа		Продукция тепла	
	кг	% от веса тела	ккал/ч	% от общей теплопродукции
Почки	0,29	0,45	6,0	7,7
Сердце	0,29	0,45	8,4	10,7
Легкие	0,60	0,9	3,4	4,4
Мозг	1,35	2,1	12,5	16,0
Органы брюшной области (кроме почек)	2,50	3,8	26,2	33,6
Кожа	5,00	7,8	1,5	1,9
Мышцы	27,00	41,5	12,2	15,7
Другие органы	27,97	43,0	7,8	10,0
Всего	65,00	100,0	78,0	100,0

Специфическое рефлекторное образование тепла в скелетной мускулатуре (= особая форма функционирования мышцы):

- а) терморегуляционный тонус (микросокращение фибрилл – потребление O_2 в мышце возрастает на 150%);
- б) холодовая дрожь (> потребления O_2 на 300-400%);
- в) переключение дыхания в мышце на не фосфорилирующий путь (без образования АТФ);
- г) у млекопитающих – окисление бурого жира (при падении T_a □ увеличение кровоснабжения бурого жира).

гомойотермные животные



Бурый жир располагается в межлопаточной области, вдоль крупных сосудов грудной и брюшной полостей, в затылочной области шеи. Своеобразный оттенок бурой жировой ткани придают окончания симпатических нервных волокон, а также **многочисленные митохондрии**, содержащиеся в клетках этой ткани. Поэтому **бурый жир** легко мобилизуется для обеспечения энергетических потребностей организма.

Масса **бурой жировой ткани** достигает у взрослого [...человека] 0,1 % массы тела. В митохондриях жировых клеток имеется полипептид молекулярной массой 32 000, способный **разобщить идущие здесь процессы окисления и образования АТФ**. Результатом такого разобщения является образование в бурой жировой ткани в ходе метаболизма жира значительно большего количества тепла, чем в белой жировой ткани.

Схема потока энергии в организме взрослой птицы

[гомойотермные животные](#)



Птицы

- Фекалии и урин смешиваются и их трудно разделить.
- Газовые продукты обмена невелики и ими можно пренебречь.
- Четкий суточный цикл чередования активности и покоя □ легко измерить BMR, SMR, EM, выбрав нужное время суток.
- Четкая сезонная приуроченность продуктивных процессов + их легко обнаружить □ легко выделить периоды, когда $DEB = DEE = EM$
- EM мало варьирует по сезонам при данной T_a и ~ легко может быть измерена в неволе!!

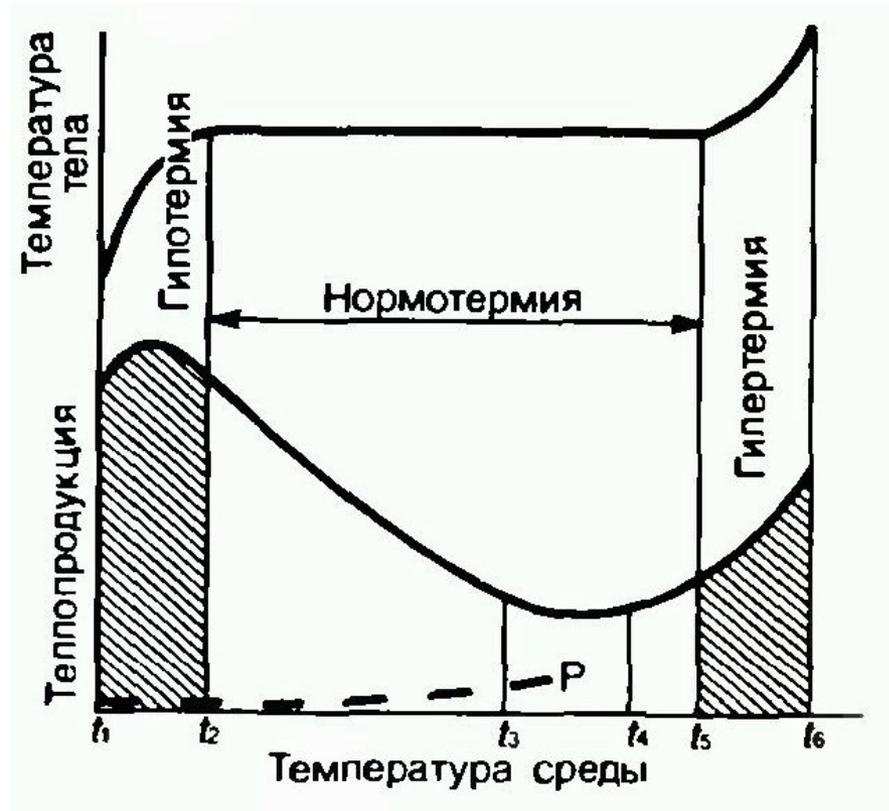
Отсюда □ $E_{pa} = DEB - (EM + P)$

Млекопитающие

- Разделение фекалий и урина □ отдельное измерение энергии.
- Разделение других частей потока энергии сложно, т.к.:
- Не все спят ночью
 - Не все имеют постабсорбтивный период ночью □ трудно измерить BMR, SMR
 - Не все имеют четко ограниченные во времени периоды роста, линьки, половой активности
 - Много скрытых продуктивных процессов (беременность, синтез молока, умеренный и продолжительный рост с неясной скоростью...)
- Отсюда □ трудно выделить EM из всех расходов на дыхание..... □
- $$P = C - (R + F)$$

Энергетическая модель особи = соотношение главных компонентов потока энергии представлено в форме зависимости от T_a .

Дает представление о экологически важных температурах – верхней и нижней летальных T_a , оптимальной T_a , зоне термонейтральности...



Динамика теплопродукции и температуры тела гомойотермного организма в зависимости от температуры среды. Пунктиром обозначены изменения теплопродукции пойкилотермного организма.

Отход от концепции
«терморегуляционной кривой»
(перечисление значений
метаболизма через каждые
5-10°C



Решающий прогресс в создании
моделей – применение закона
охлаждения тела Ньютона
экофизиологом П. Ф. Шаландером
(Scholander, Per Fredrik; Norway-
United States 1905-1980).

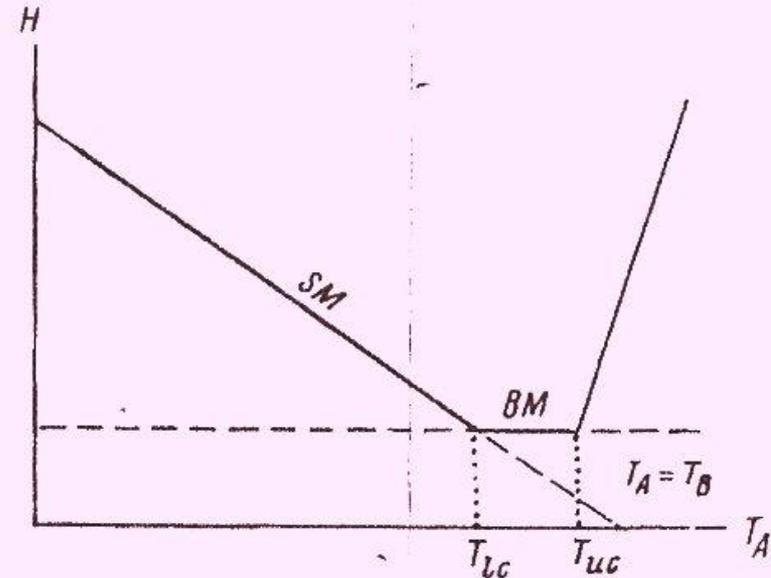


Рис. 48. Модель Шаландера (Scholander et al., 1950a, 1950b, 1950c), интерпретирующая зависимость теплоотдачи (H) у теплокровного животного от температуры среды (T_A) на основе закона охлаждения Ньютона.

Стандартный метаболизм (SM) линейно зависит от температуры среды (T_A), и должен быть равен нулю при T_A , равной температуре тела T_B . Достигнув минимального для птицы уровня B_M в нижней границе термонейтральности T_{LC} , метаболизм образует термонейтральную зону вплоть до верхней границы T_{UC} . Модель предполагает, что птица имеет только одну, неизменную теплопроводность.

Из закона Ньютона следует:

$$H = h * (T_b - T_a)$$

где H – теплопродукция, необходимая для поддержания постоянной T_b , h – удельная теплоотдача (кДж/°С*особь*сутки).

Заблуждение, порожденное в лаборатории, что животному свойствен какой-то один коэффициент удельной теплоотдачи h .

h меняется многократно в зависимости от состояния животного (спит, бежит, летит и т.п.)

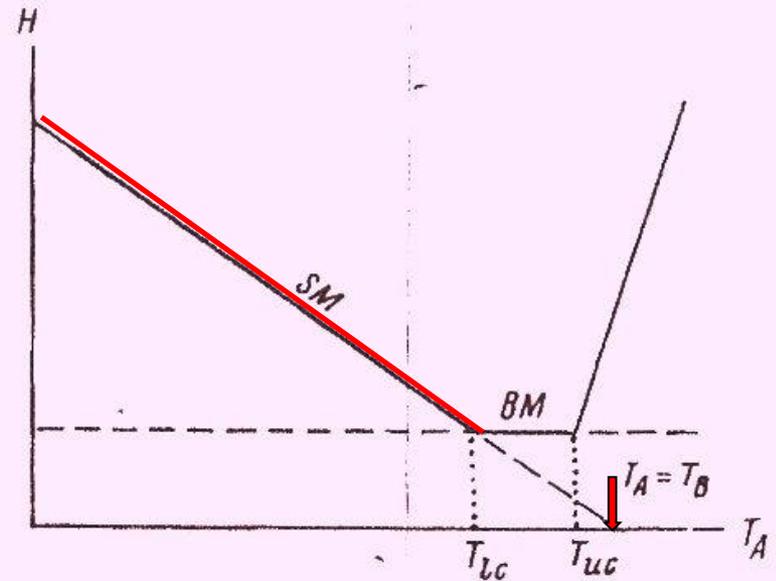
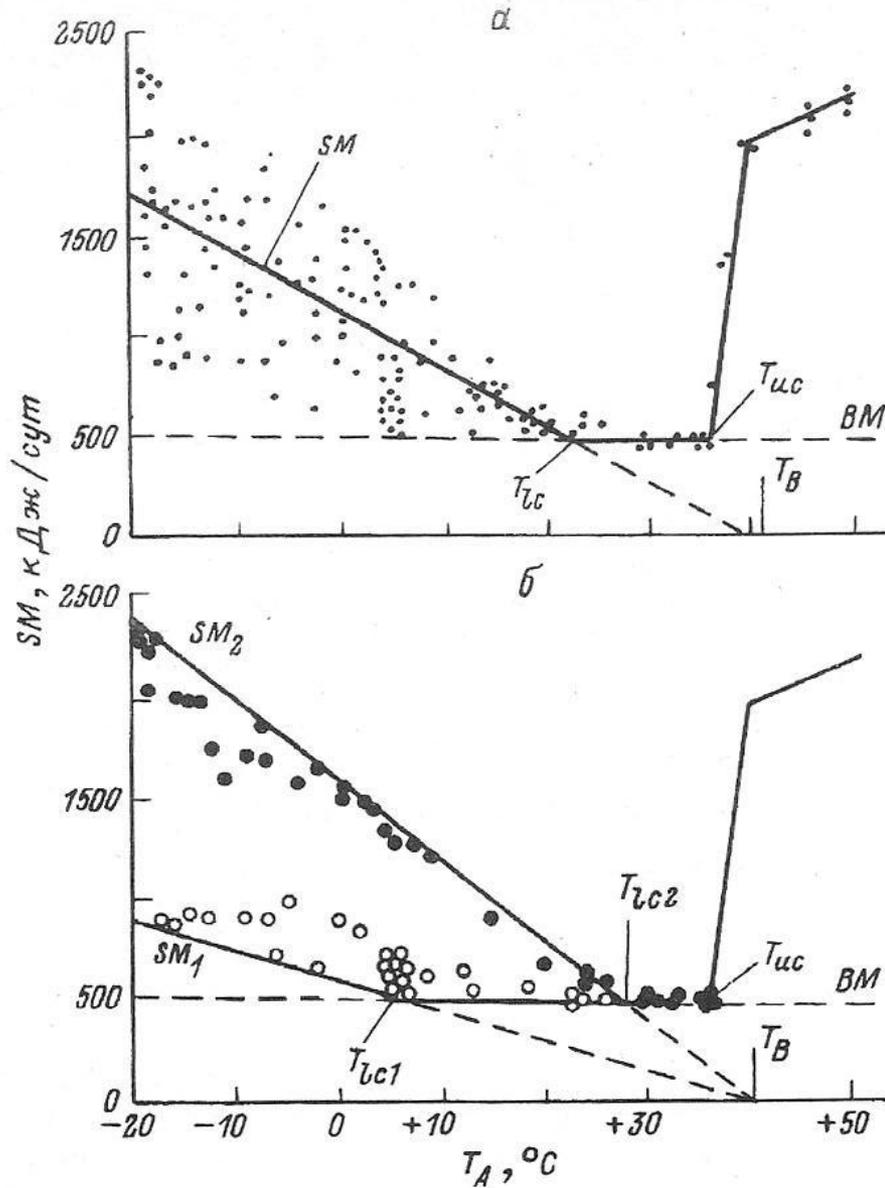


Рис. 48. Модель Шаландера (Scholander et al., 1950a, 1950b, 1950c), интерпретирующая зависимость теплоотдачи (H) у теплокровного животного от температуры среды (T_A) на основе закона охлаждения Ньютона.

Стандартный метаболизм (SM) линейно зависит от температуры среды (T_A), и должен быть равен нулю при T_A , равной температуре тела T_B . Достигнув минимального для птицы уровня B_M в нижней границе термoneйтральности T_{lc} , метаболизм образует термoneйтральную зону вплоть до верхней границы T_{uc} . Модель предполагает, что птица имеет только одну, неизменную теплопроводность.



а – все экспериментальные данные

б – те же измерения:

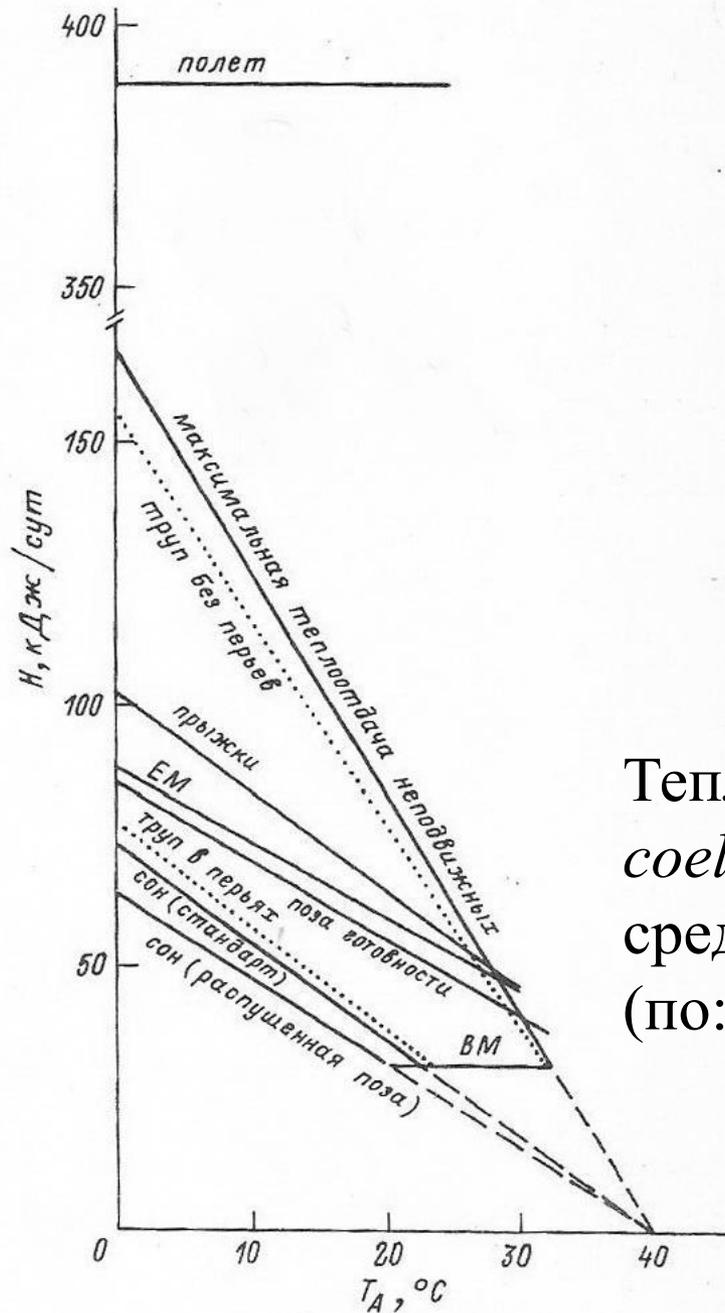
● - перья прижаты

○ - перья распушены

T_{lc1} – нижняя граница термонейтральности при распушенном оперении (6°C; $h_1=14.2 \text{ kJ/d } ^\circ\text{C}$)

T_{lc2} – то же, но при прижатом оперении (30°C; $h_u=56.9 \text{ kJ/d } ^\circ\text{C}$)

Стандартный метаболизм ($SM, \text{ кДж/сут}$) у ворона *Corvus corax* при разной температуре среды (T_A) (по: Дольник, 1974а)



Теплоотдача (H , кДж/сут) у *Fringilla coelebs* в зависимости от температуры среды (T_A) и состояния активности птиц (по: Дольник, Гаврилов, 1982)

Схема потока энергии в организме взрослой птицы

[гомойотермные животные](#)



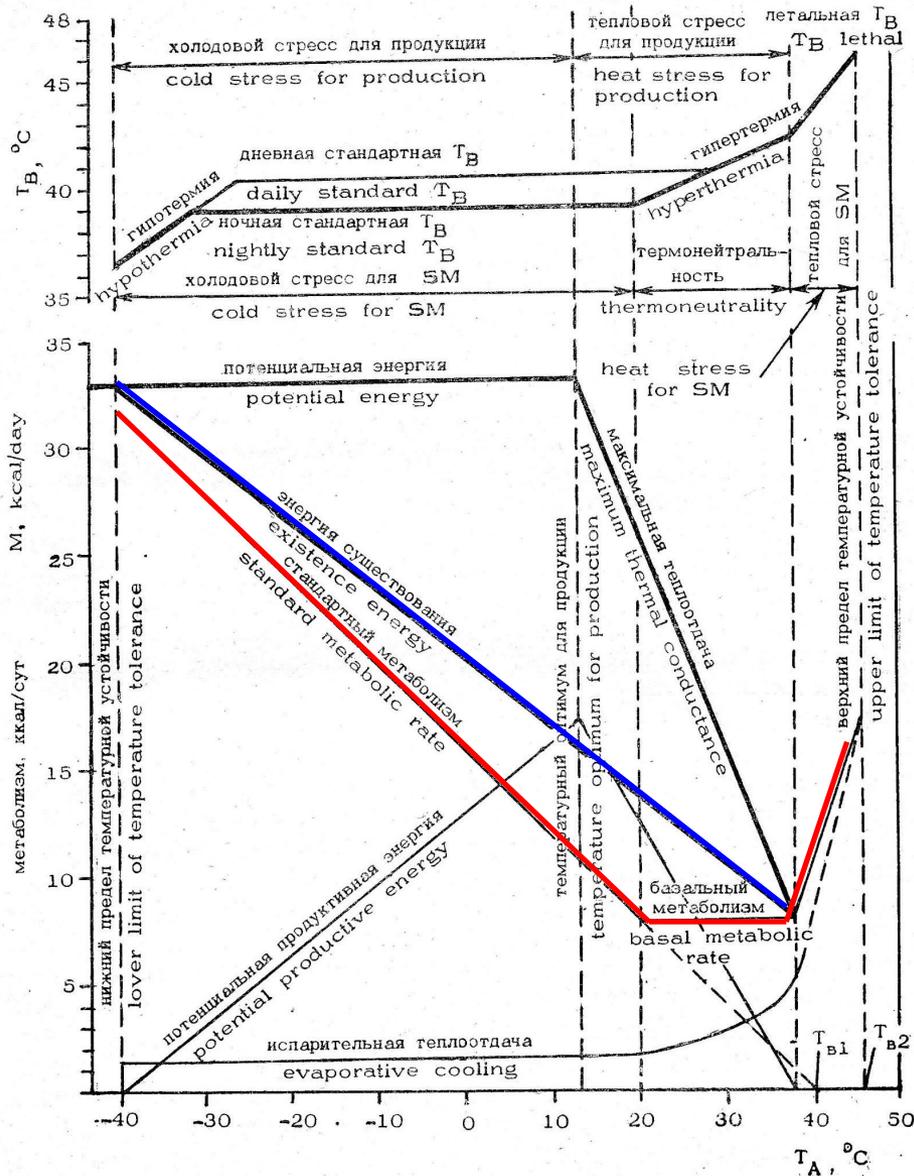


Рис. 17. Энергетическая модель вида, основанная на данных о метаболизме зяблика.

Energy model of species, the chaffinch.

Энергетические модели Модель В.Р. Дольника



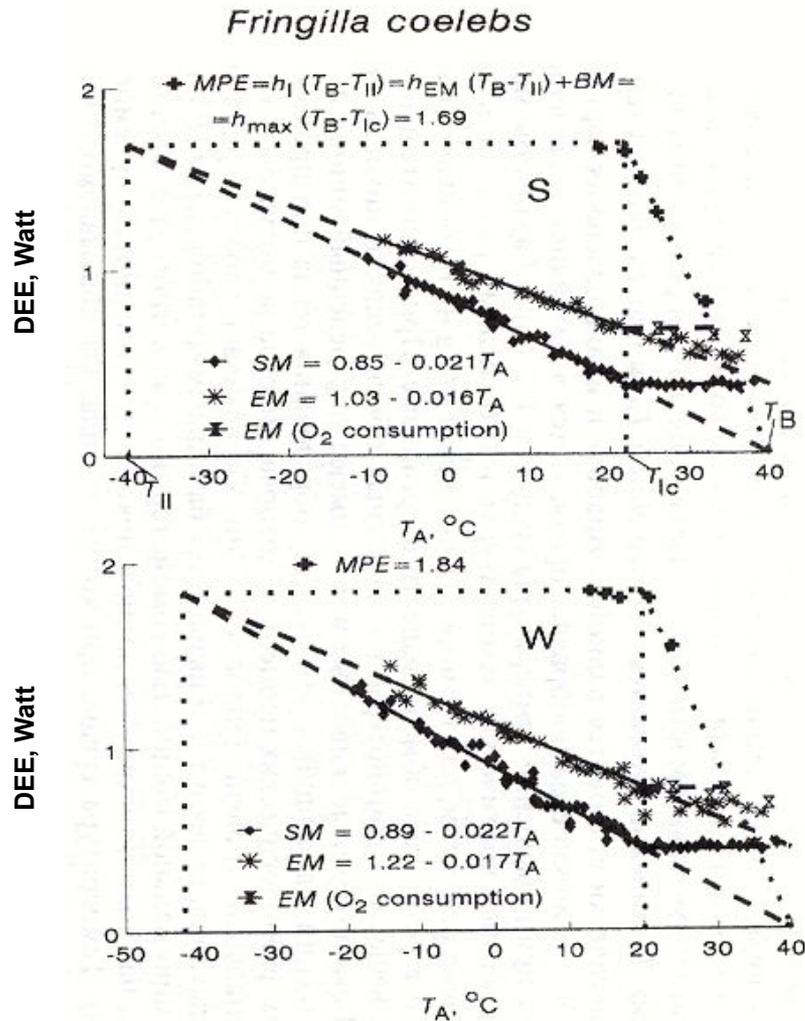
Экологически важные T_a

- T_{cr} нижний предел T_a устойчивости
- T_l верхняя летальная T_a
- T_{op} оптимум для продукции (max PPE)
- T_{lc} , T_{uc} нижняя и верхняя границы термонеutralной зоны

Экологически важные диапазоны T_a

- пригодный для выживания
- холодный стресс для PE
- тепловой стресс для PE
- холодный стресс ночью
- термонеutralный
- тепловой стресс ночью

Energetic models of *Fringilla coelebs* in Summer (S) and Winter (W) (from Gavrilov, 1996).



Энергетические модели Модель В.М. Гаврилова

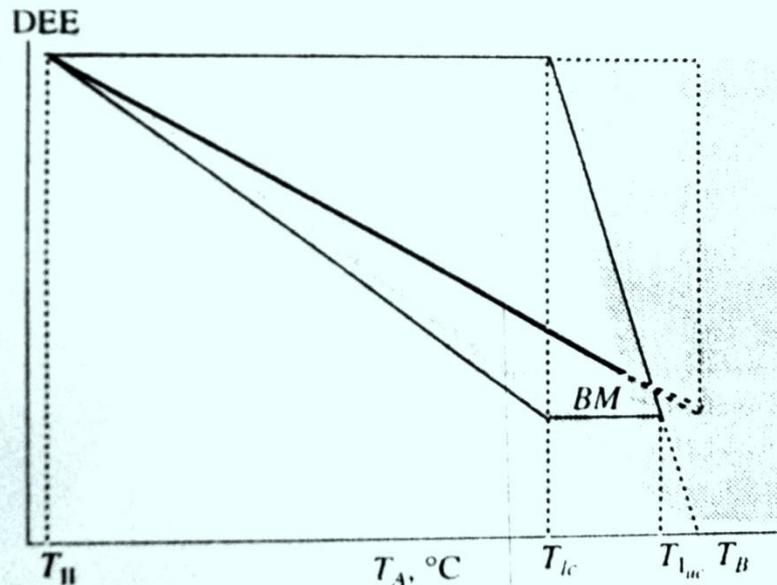
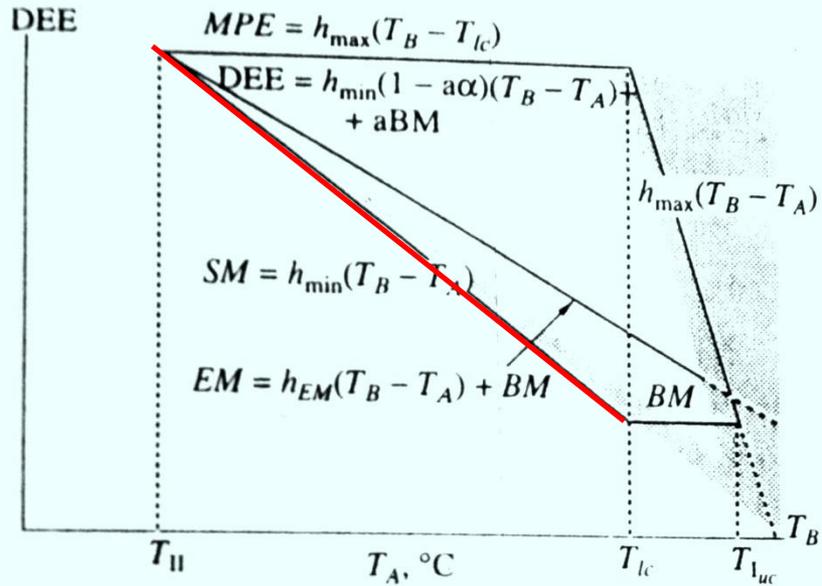
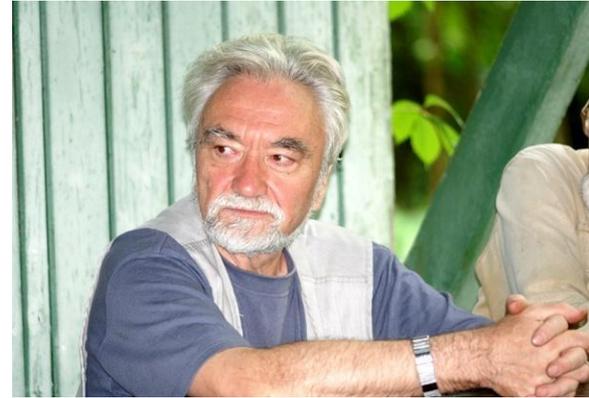
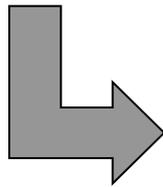
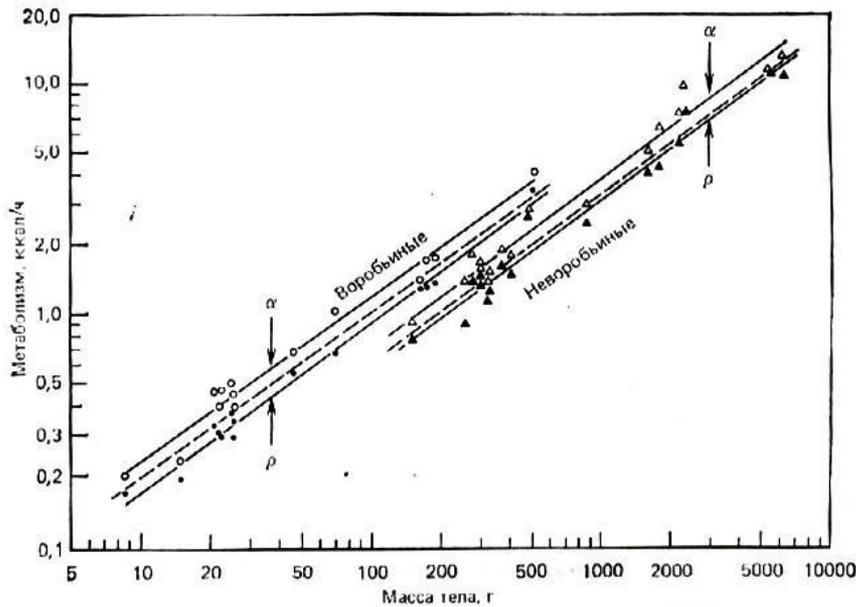
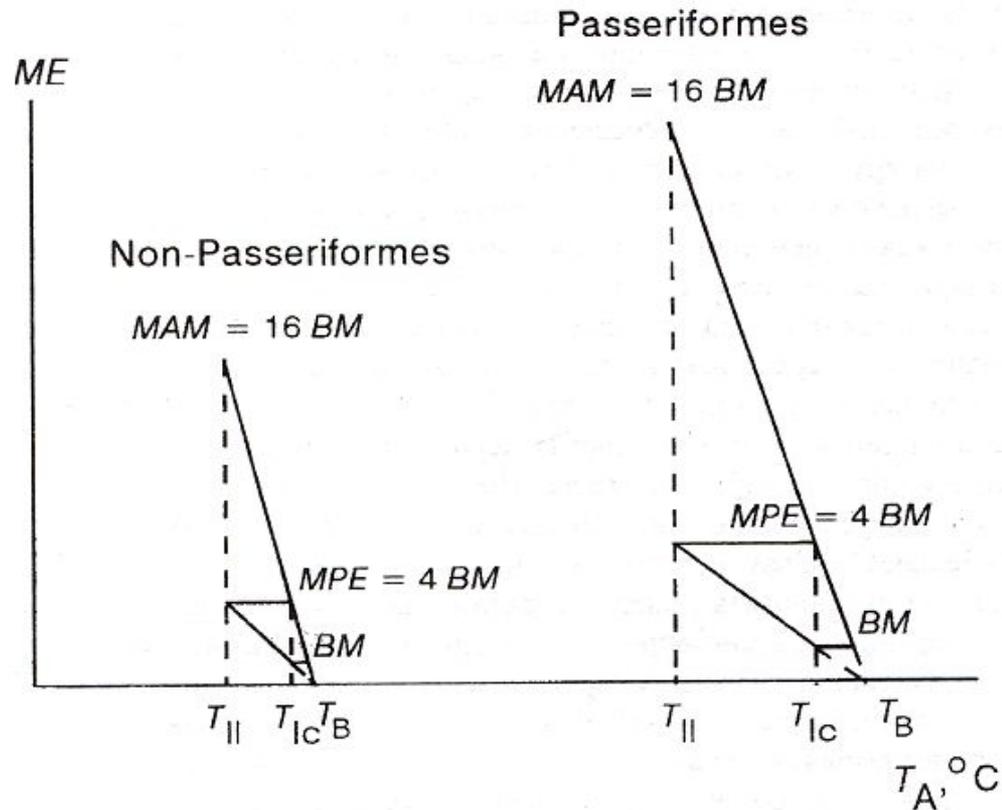


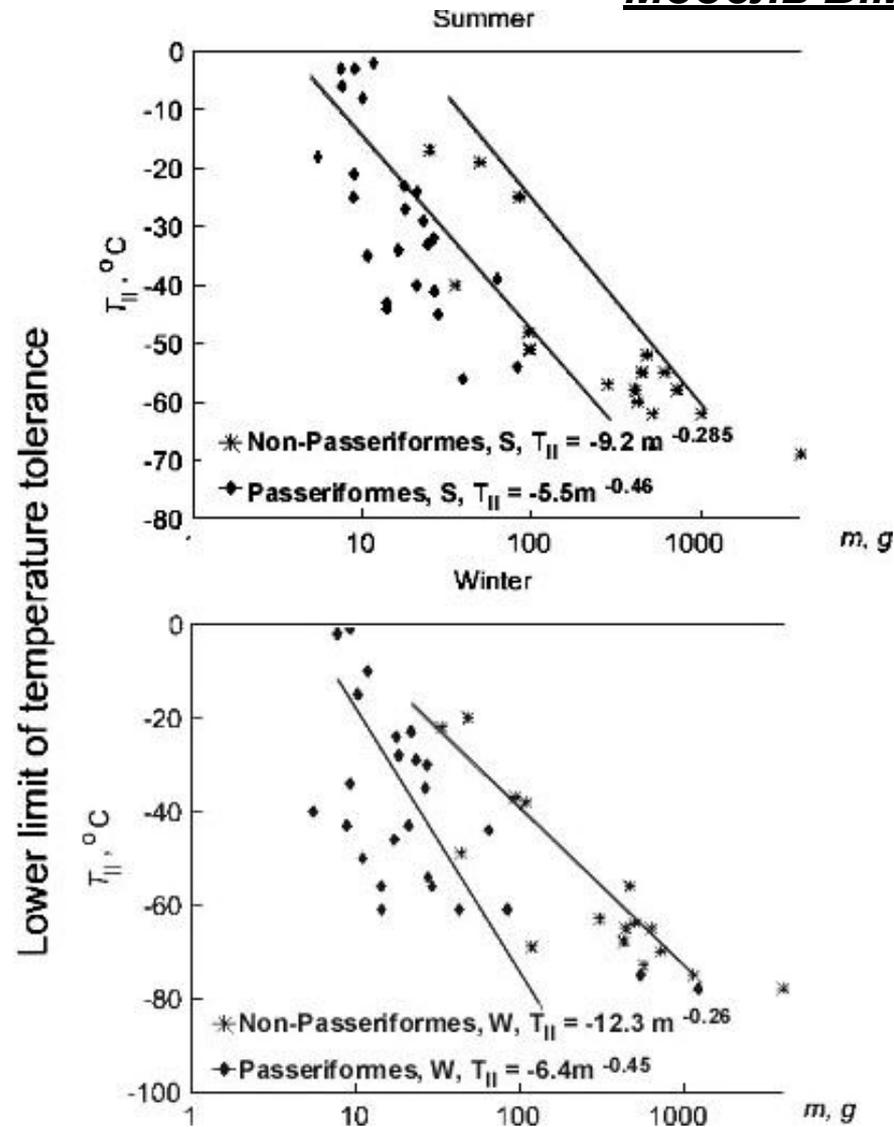
Рис. 2. Слева – взаимосвязь показателей энергетики в зависимости от температуры среды (энергетическая модель вида) любого гомойотермного животного при нормальной температуре тела ($T_B = 37 - 40^\circ\text{C}$). *MPE* – максимальный потенциальный метаболизм существования; объяснение остальных символов – в тексте; затемненная область показывает испарительную теплоотдачу. Справа – иллюстрация невозможности для гомойотермных животных иметь более низкую температуру тела (T_B) – та же модель, но T_B произвольно уменьшена приблизительно на 10°C ; вся пригодная для жизни область температур смещается в сторону низких температур, а существование при обычных для условий Земли температурах $20 - 35^\circ\text{C}$ становится невозможным из-за большого расхода воды для поддержания постоянной этой низкой T_B .

Lasiewski, R. C. and Dawson, W. R. (1967). A re-examination of the relation between standard metabolic rate and body weight in birds. *Condor* **69**, 13-23.



Эффект различия воробьиных и неворобьиных птиц одинаковой массы тела по BMR (Гаврилов, 1996).



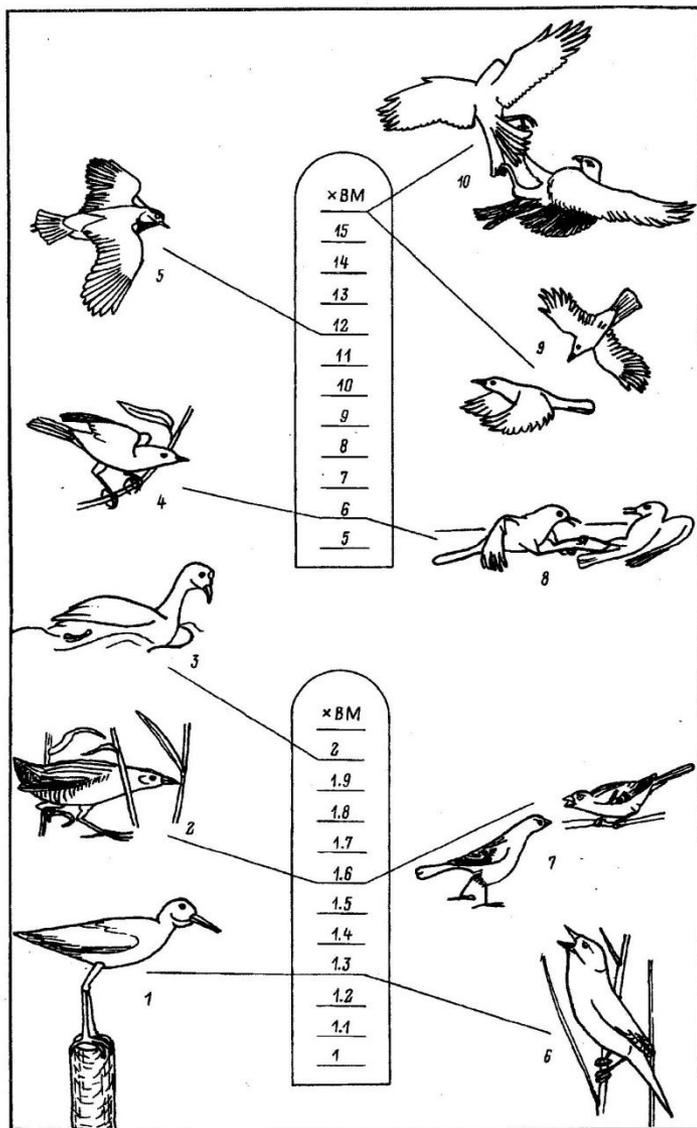


Температурная толерантность воробьиных и неворобьиных птиц (Гаврилов, 1999)

- Максимальный уровень аэробного метаболизма связан с уровнем базального метаболизма (BMR): Bennett A. F., Ruben. J. A. 1979. Endothermy and activity in vertebrates // Science, V. 206, P. 649–654.
- Максимальный уровень суточной работы птиц равен 1 BMR: Гаврилов В. М. 1995; 1998.

DWO (уровень суточной работы) = BMR

при максимальной суточной активности ($a = 4$; MPE = 4BMR) и эффективности трансформации метаболической энергии в механическую $\alpha = 0,25$



Формы патрулирования:

- 1 – с места
- 2 – пешком
- 3 – вплавь
- 4 – перепархиванием
- 5 – с воздуха
- 6 – пение

Формы агрессивных контактов:

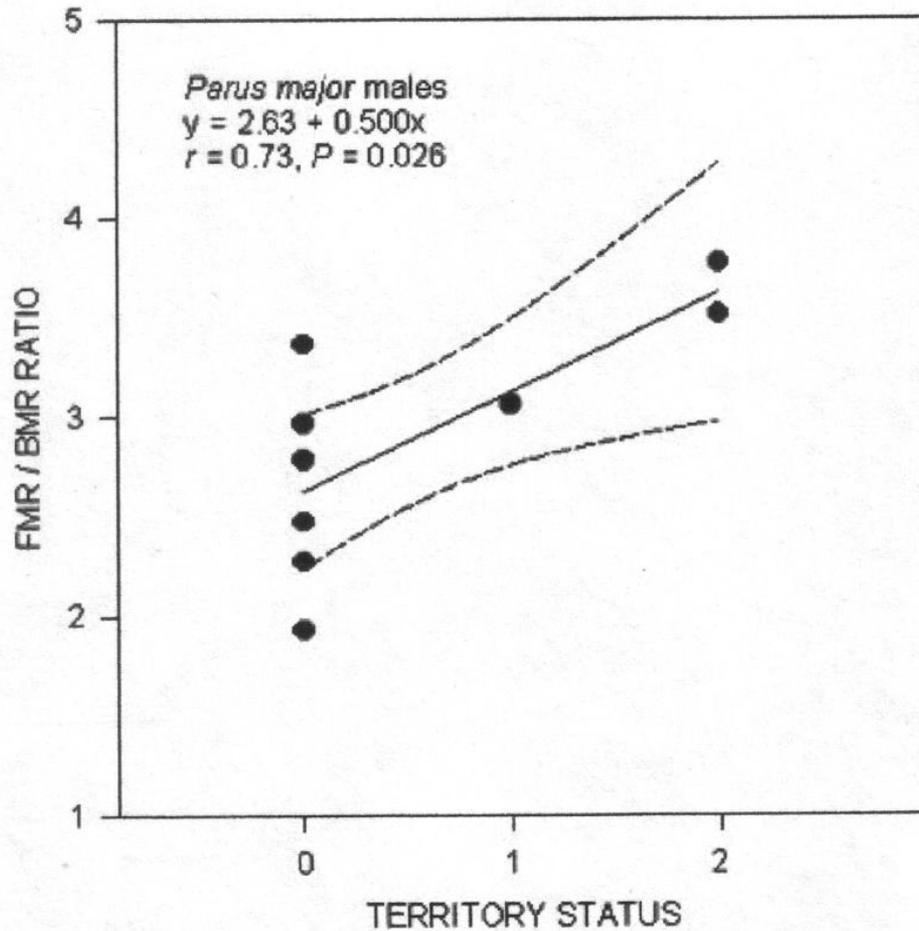
- 7 – угрозы
- 8 – драки на земле
- 9 – погони в воздухе
- 10 – воздушные бои

Энергетические эквиваленты главных элементов территориального поведения

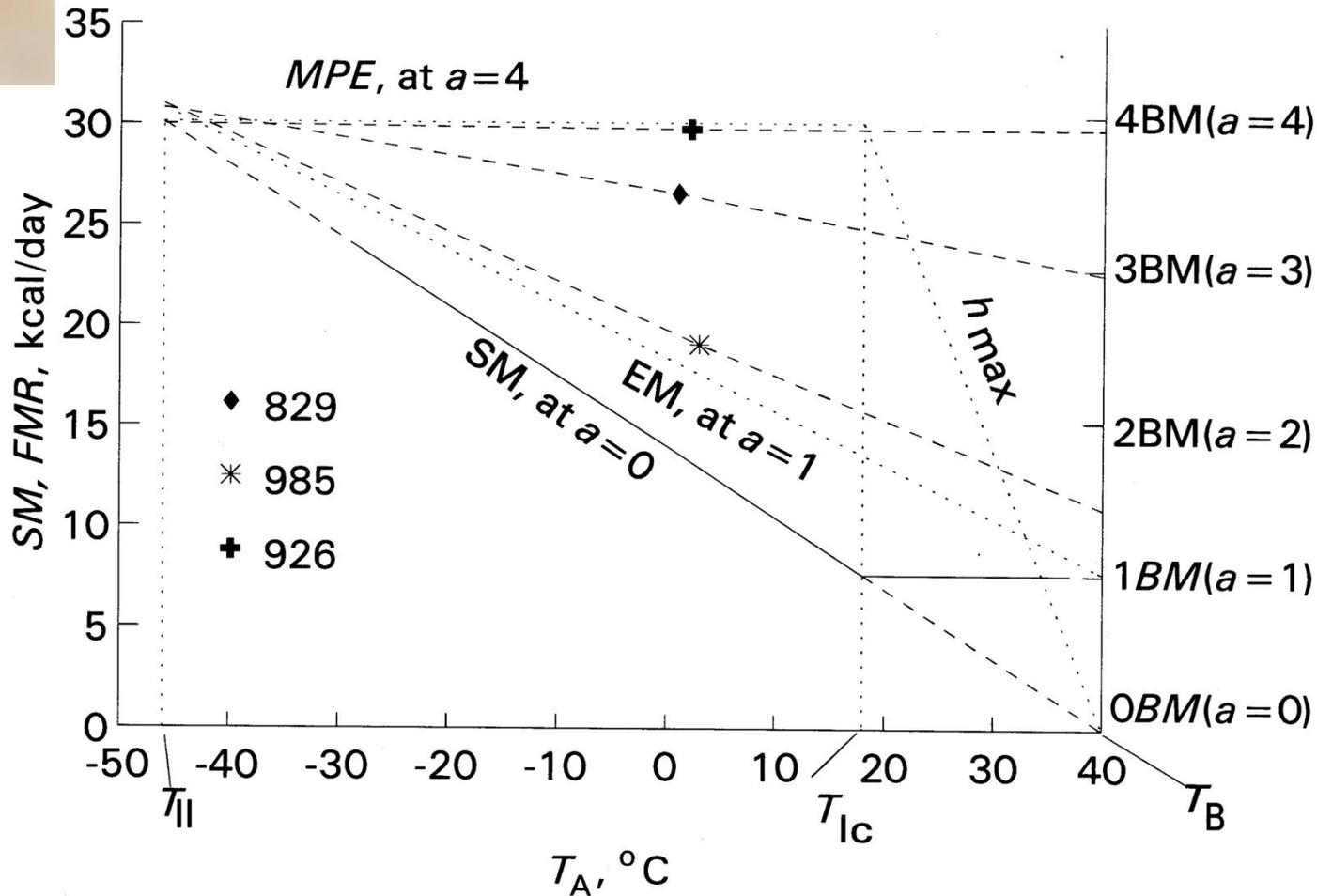
Метод дважды меченой воды Doubly Labeled Water (DLW)

- Инъекция воды, содержащей ^2H (дейтерий) и ^{18}O (изотоп кислорода-18)
- ^2H покидает тело через воду в поте, моче, воздухе из легких
- ^{18}O покидает тело через воду (H_2^{18}O) и углекислый газ (C^{18}O_2)
- Разницу концентрациях измеряют на масс-спектрометре, оценивая количество ^{18}O , покинувшего организм в качестве CO_2

Суточный расход энергии (FMR/BMR) у свободноживущих самцов большой синицы в период формирования индивидуальных территорий (метод DLW; from Nagy et al., 1999)



Energetic model of Great tit (Gavrilov et al, 1996) and DEE (= FMR) of free-living males in the end of winter season estimated by DLW method



1. Внутрипопуляционная вариация BMR и приспособленность?

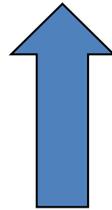
- Корреляция BMR с репродуктивным и социальным статусом особи у птиц (Hogstad, 1987; Reinertsen, Hogstad, 1994; Керимов, Иванкина, 1999)



- Корреляция BMR со степенью меланизации брачного наряда самцов мухоловки-пеструшки (Гаврилов В. М., Керимов А. Б., Иванкина Е. В. 1993)



Эволюционно устойчивое разнообразие особей в популяции по энергетическому качеству?

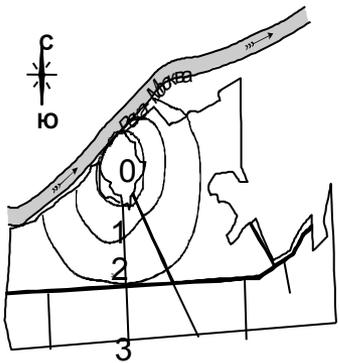


2. Повторяемость (пластичность) и наследуемость BMR
(степень постоянства уровня метаболизма покоя и его сходство у родителей и потомков (Бушуев, 2009; Бушуев и др., 2010; Bushuev et al., 2012; Керимов и др., 2014))

Repeatability and Heritability of BMR



1а. Социальный ранг и будущий репродуктивный успех



высокий



низкий

Расположение гнезд самцов разного социального статуса относительно центральной части участка обитания стаи (УОС).

Эффект ранга: $H = 24,94$; $p = 0,0001$; $n = 115$.

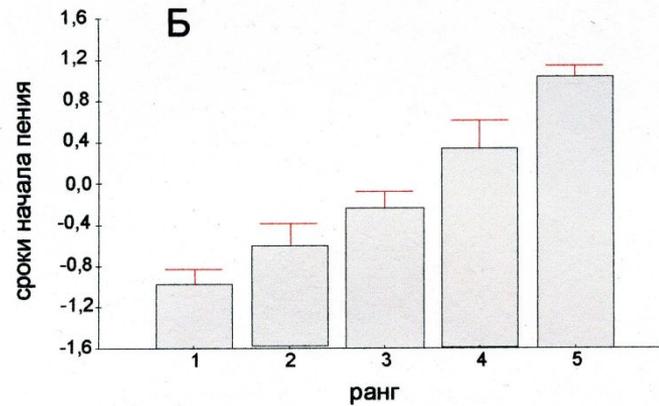
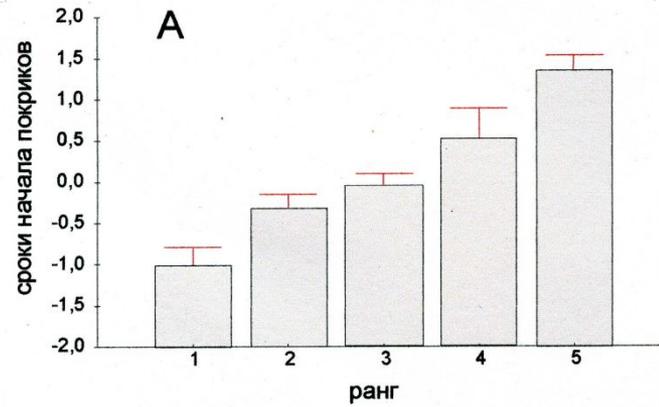


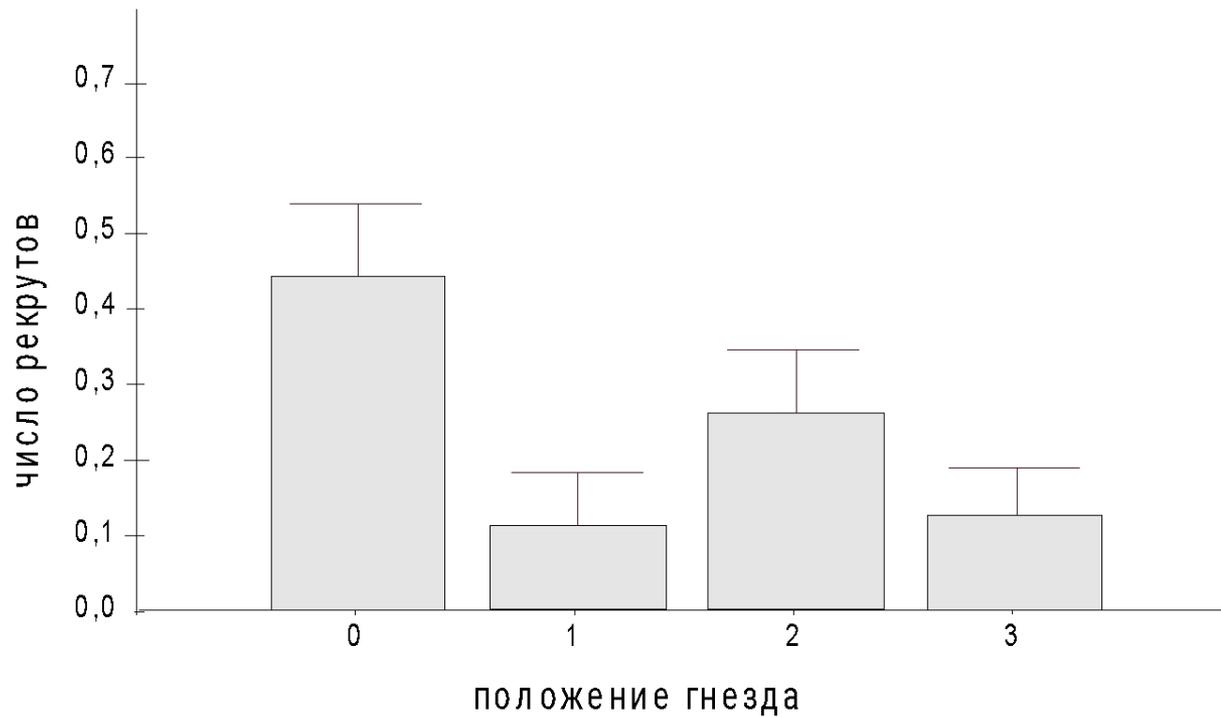
Рис. 39. Влияние социального ранга самца в зимней стае на сроки начала территориальной и брачной вокализации (средние, + SE) в предгнездовой период (сроки нормированы по годам).

По горизонтальной шкале: 1-2 – высокоранговые самцы (α - и β -статус, соответственно); 3-4 – низкоранговые самцы из зимующей группировки; 5 – весенние иммигранты.

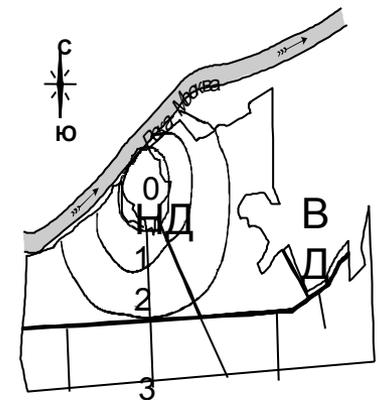
А – позывы «покрики» (результаты теста Крускала-Валлиса:

$H = 22,5$, $p = 0,0002$, $n = 56$)

Б – пение (результаты теста Крускала-Валлиса: $H = 37,6$, $p = 0,0000$, $n = 77$)



Влияние расположения гнезда (в первый сезон размножения) относительно центра УОС на итоговый (за всю жизнь) вклад самца в воспроизводство локальной популяции (тест Крускала-Валлиса: $H = 11,6$, $p = 0,009$, $n = 241$).





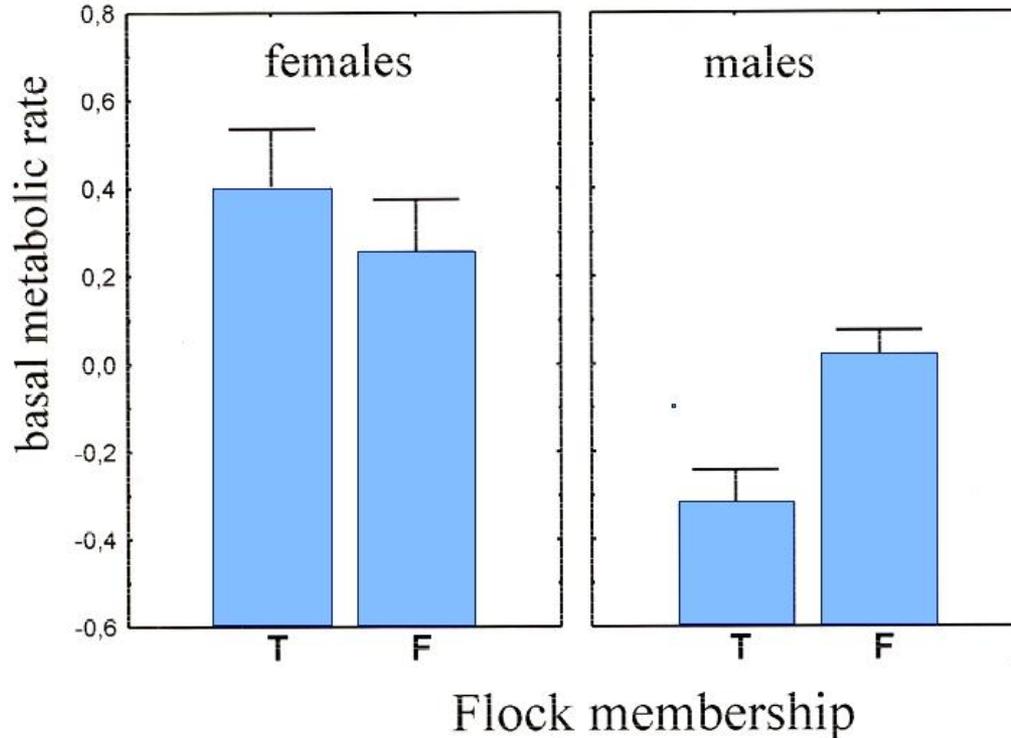
16. Социальный статус & BMR

Связь с участком обитания зимующей стаи (УОС) и зимний BMR у самцов большой синицы (Kerimov, Ivankina, 1999)



Значения BMR ($n = 491$) стандартизированы по каждому нерепродуктивному сезону.

The basal metabolic rates of short time visitors and transient birds (T) and stable flock members (F) in wintering Great Tits



Age was included as covariate.

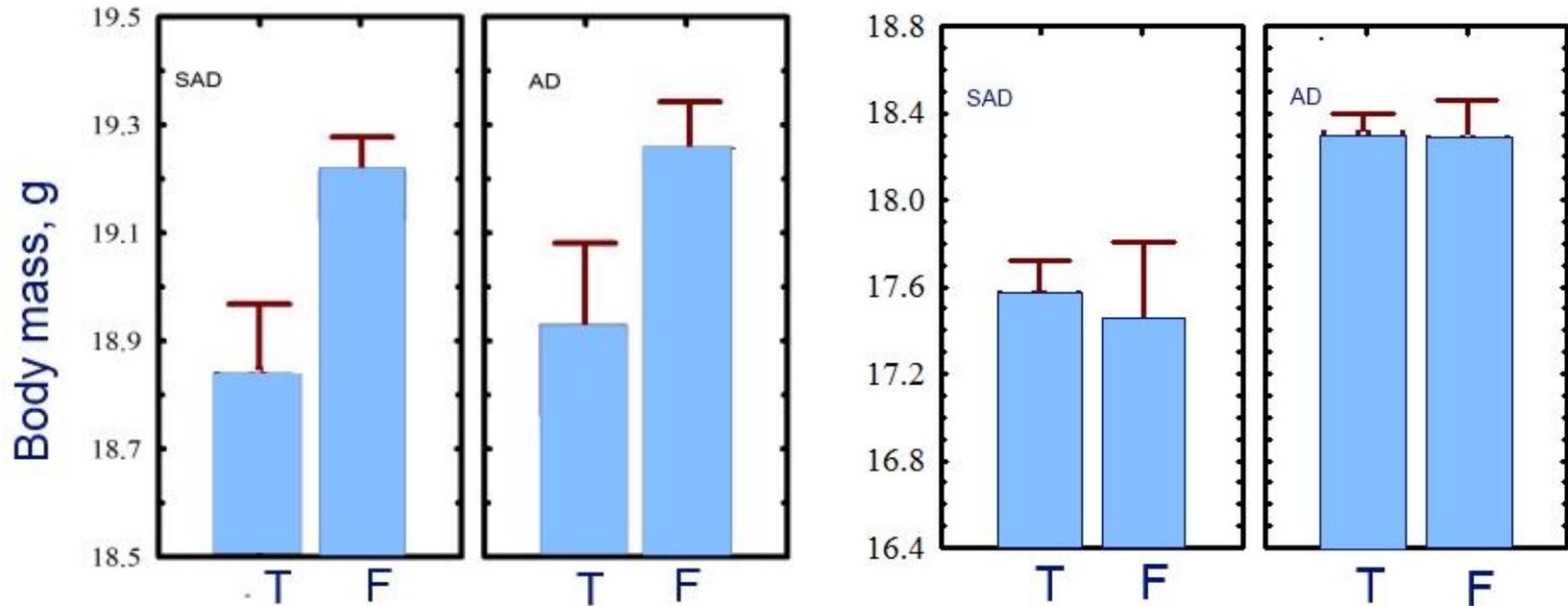
Statistics:

gender (1), $F=22.8$, $p=0.000002$;
flock membership (2), $F=2.7$, ns;
 1×2 , $F=5.1$, 0.02

Winter Body mass of short time visitors and transient birds (T) and stable flock members (F) in wintering Great Tits

males

females



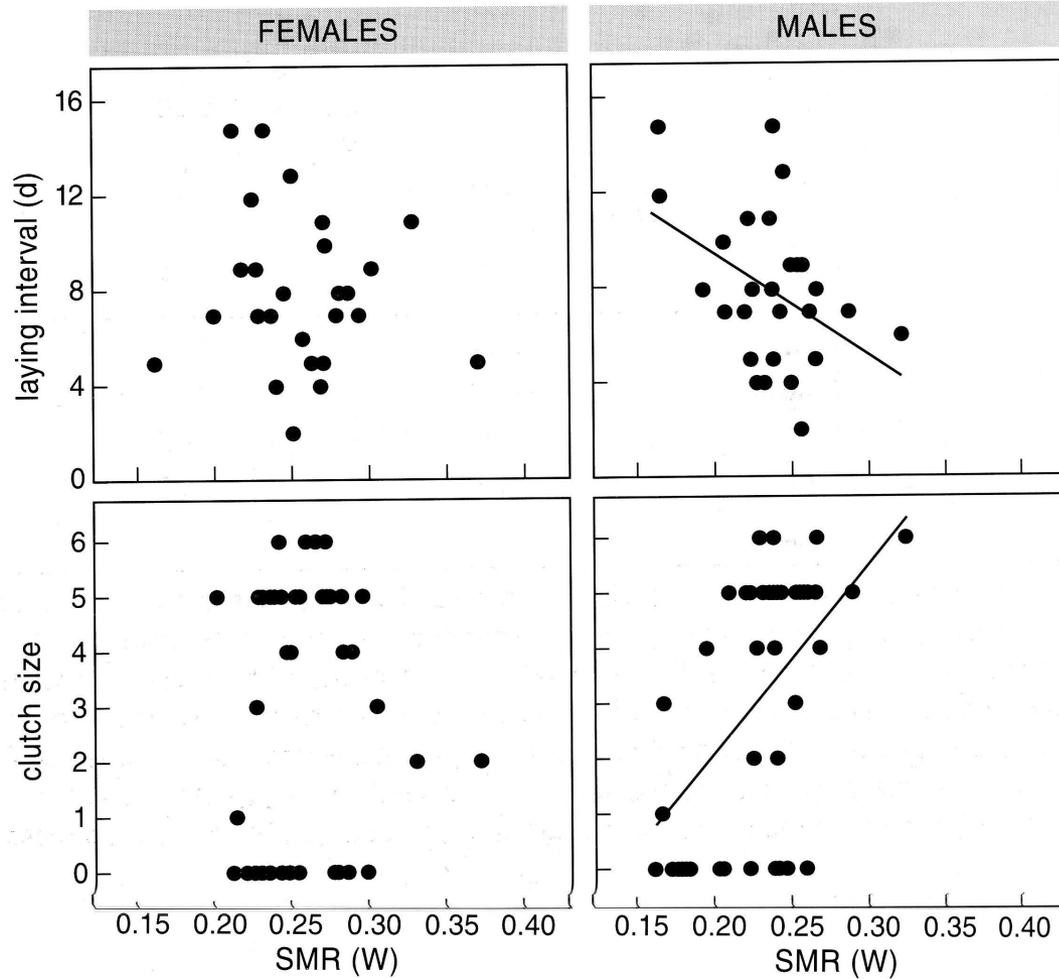
Новые члены ядра стаи Старые резиденты из ядра стаи

Связь BMR с показателями стайного поведения самцов из ядра зимующей группировки (Kerimov, Ivankina, 1999)



Индексы социального поведения

BMR



Интервалы кладки (число дней между предъявлением дуплянки и откладкой первого яйца) и размер кладки у зебровой амадины (из Wiersma & Verhulst, 2003)



Почему связь между социальным статусом и энергетикой наиболее выражена у самцов, впервые пополнивших стаю?

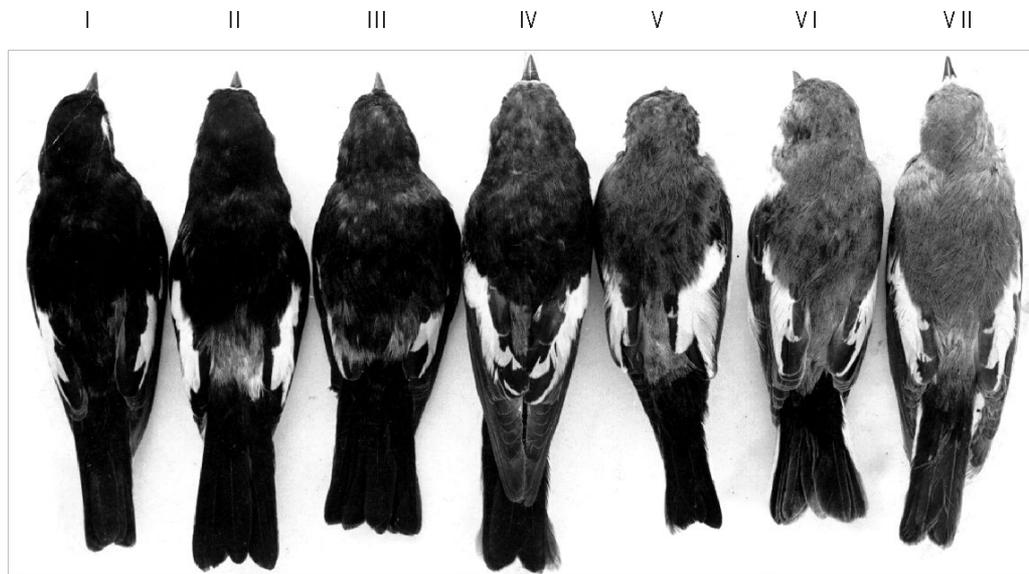
В стабильных группировках большой синицы, функционирование которых основывается на персонификации и преемственности групповых отношений, предшествующие социальные и территориальные связи особи в значительной степени определяют ее доступ к репродуктивным ресурсам и итоговую приспособленность.

В таких группировках влияние энергетических характеристик особи на ее позицию в популяции проявляется прежде всего при дефиците социального опыта: на начальных этапах жизненного цикла или при присоединении к новой стае на любой стадии жизни.

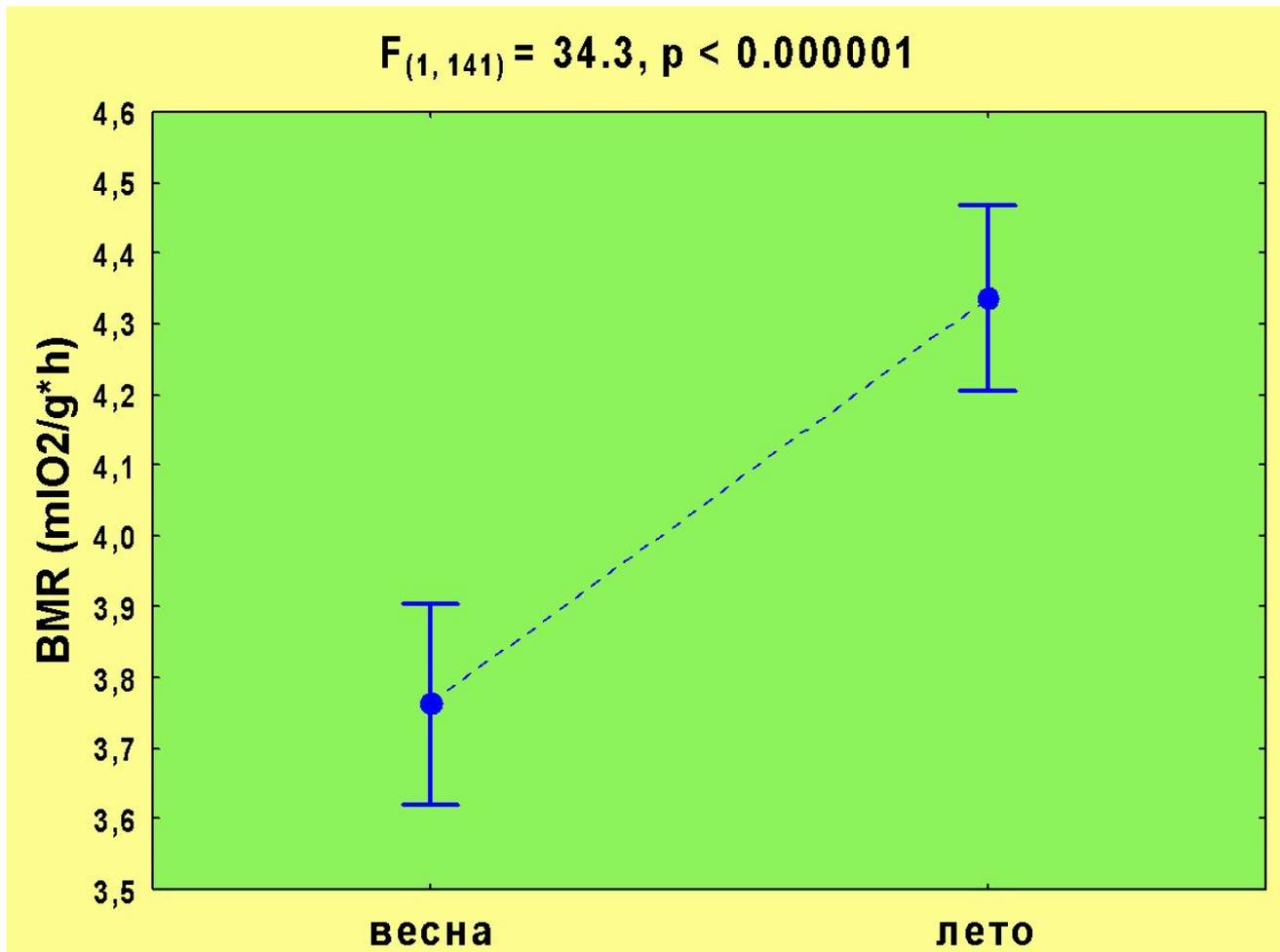
2. Повторяемость и наследуемость BMR
(степень постоянства уровня метаболизма
покоя и его сходство у родителей и потомков)

Repeatability and heritability of BMR

BMR и polymorphism of breeding plumage in Pied Flycatcher, *Ficedula hypoleuca*

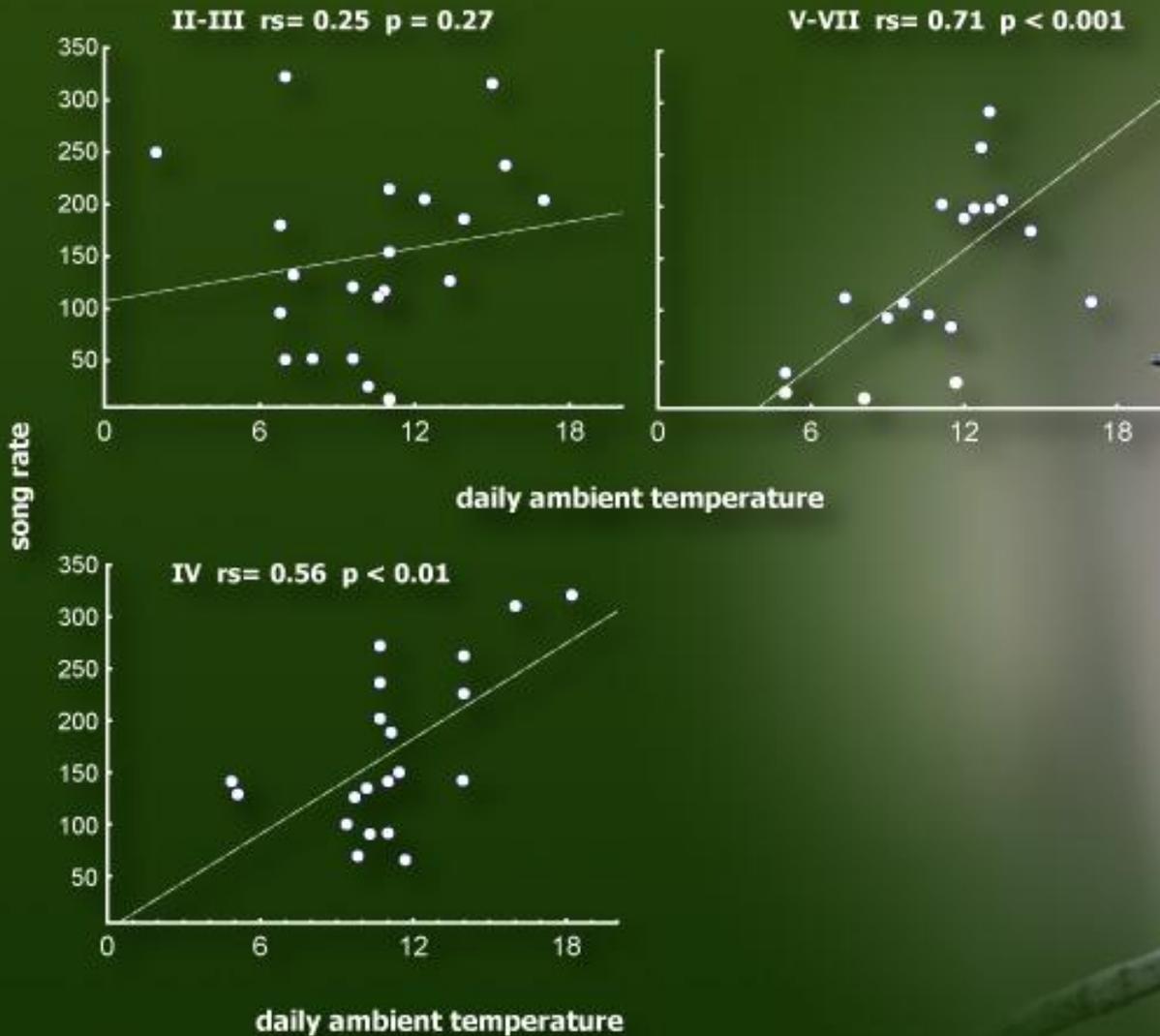


Drost's scale of colour of plumage in Pied Flycatcher males (from Drost 1936;
original photo was kindly presented by H. Sternberg).



Индивидуальная изменчивость BMR мухоловки-пеструшки.
Предгнездовой период (весна) и период выкармливания птенцов (лето).

Influence of ambient temperature on singing rates of differently coloured old males during pre-nesting period



Spring BMR of free-living males, measured after their week existence at low (< 11°C) and high (> 11°C) temperatures. Only old (≥ 2 yr) males were included.

Experimental set-up of BMR measurements

3 days + 2 nights
in cages within cold (-)
or warm (+) room:

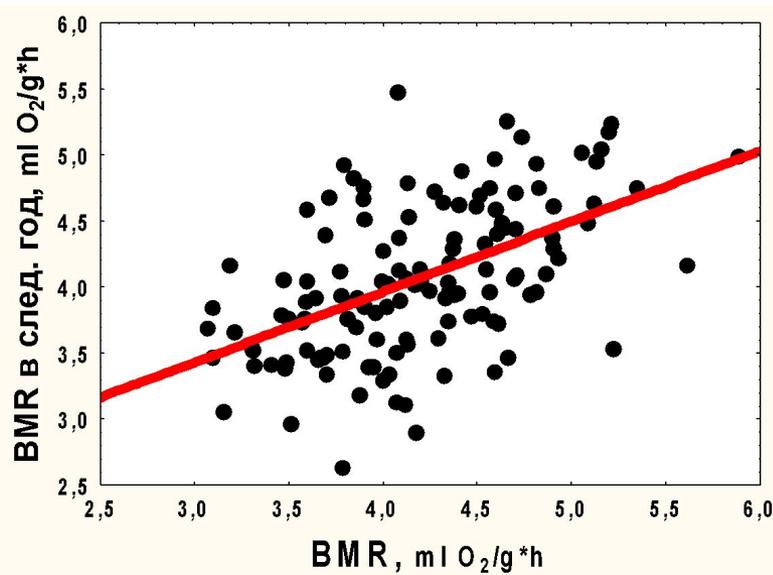


Наследуемость RMR слетков мухоловки-пеструшки из экспериментальных и контрольных выводков

Бушуев и др., 2010

Тип выводка	Регрессия родной отец – потомок				Регрессия приемный отец – потомок			
	N	F	p	$h^2 \pm SE$	N	F	p	$h^2 \pm SE$
Контроль	179	7.9	<0.01	0.48±0.17				
Эксперимент	210	6.4	<0.01	0.43±0.17	223	1.6	0.21	0.17±0.14

ЖУРНАЛ ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ, 2010, том 71, № 5, с. 402-424



Повторяемость BMR самцов мухоловки-пеструшки ($r = 0.50$)

УДК 598.2:575.822

ОЦЕНКА НАСЛЕДУЕМОСТИ И ПОВТОРЯЕМОСТИ УРОВНЯ МЕТАБОЛИЗМА ПОКОЯ ПТИЦ НА ПРИМЕРЕ СВОБОДНОЖИВУЩИХ МУХОЛОВОК-ПЕСТРУШЕК *FICEDULA HYPOLEUCA* (AVES: PASSERIFORMES)

© 2010 г. А. В. Бушуев¹, А. Б. Керимов¹, Е. В. Иванкина²

¹Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет, кафедра зоологии позвоночных
119991 Москва, Ленинские горы
e-mail: a_bushuev@mail.ru; anvar_kerimov@mail.ru

²Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет, Звенигородская биостанция
143092 Московская обл., Одинцовский район, п/о Шихово
e-mail: ficedula@yandex.ru

Поступила в редакцию 14.11.2009 г.

Оценка повторяемости признака на больших отрезках времени и его наследуемости дает представление о том, насколько он может служить индивидуальной характеристикой и быть подверженным действию отбора. Птицы до сих пор остаются мало изученным классом животных в отношении наследуемости и повторяемости параметров энергетики. Важнейшей физиологической характеристикой гомойотермного организма является минимальный уровень расхода энергии – уровень метаболизма покоя (RMR), который при отсутствии затрат на рост биомассы не превышает уровень базального метаболизма (BMR). Мы оценили повторяемость BMR взрослых мухоловок-пеструшек в подмосковной (55°44' N, 36°51' E; 1992–2008 гг.) и томской популяциях (56°20' N, 84°56' E; 2008–2009 гг.) на интервалах от 40 дней до 3 лет. В подмосковной популяции повторяемость BMR мухоловок-пеструшек, измеренного в один и тот же период сезона, составила $\tau = 0.34 \pm 0.10$ на интервале в 1 год ($n = 80$), $\tau = 0.60 \pm 0.15$ на интервале в 2 года ($n = 19$) и $\tau = 0.85 \pm 0.13$ на интервале в 3 года ($n = 6$). В томской популяции повторяемость BMR на интервале в 1 год составила $\tau = 0.49 \pm 0.11$ ($n = 50$). Повторяемость признака является мерой его постоянства во времени и задает верхний предел его наследуемости. Для оценки наследуемости уровня метаболизма покоя были проведены эксперименты с перекладкой яиц в подмосковной популяции (2003–2005 гг.) свободноживущих мухоловок-пеструшек. Найдена положительная корреляция между RMR птенцов и BMR их биологических отцов. Корреляция между уровнями метаболизма птенцов и их приемных отцов отсутствовала. Значение наследуемости RMR составило $h^2 = 0.43 \pm 0.17$ ($n = 210$). Полученные значения повторяемости и наследуемости фундаментальных параметров энергетики мухоловок-пеструшки достаточно высоки для физиологического признака и свидетельствуют о

RESULTS: Animal model analysis (from Bushuev et al., 2012)

Trait mean, additive genetic variance (V_A), permanent environmental variance (V_{PE}), residual variance (V_R), the total phenotypic variance (V_P), the proportion of phenotypic variance due to additive genetic effects (**heritability, h^2**), the coefficient of additive genetic variation ($CV_A = (\sqrt{V_A}/\text{mean}) \times 100$)).

Trait	Mean (SE)	V_A (SE)	V_{PE} (SE)	V_R (SE)	V_P (SE)	h^2 (SE)	CV_A
Night body mass	11.963 (0.030)	0.095* (0.049)	0.071 (0.052)	0.145 (0.027)	0.311 (0.025)	0.305* (0.152)	2.576
Mass-specific BMR (kJ/day*g)	<p>Journal of Zoology</p> <p style="text-align: right;">ZSL <small>London Conservation</small></p> <p style="text-align: right;">Journal of Zoology. Print ISSN 0952-8369</p> <p>Quantitative genetics of basal metabolic rate and body mass in free-living pied flycatchers</p> <p>A. V. Bushuev¹, A. Husby², H. Sternberg³ & V. G. Grinkov⁴</p> <p>1 Department of Vertebrate Zoology, Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia 2 Department of Animal Ecology, Evolutionary Biology Centre (EBC), Uppsala University, Uppsala, Sweden 3 Ornithologische Arbeitsgemeinschaft für Populationsforschung Braunschweig, Braunschweig, Germany 4 Evolutionary Biology Department, Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia</p> <p>Keywords heritability; genetic correlation; animal model; BMR; energetics; pied flycatcher.</p> <p>Correspondence Andrey V. Bushuev, Department of Vertebrate Zoology, Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, 119991 Moscow, Russia Email: bushuev@mail.bio.msu.ru</p> <p>Abstract Despite basal metabolic rate (BMR) being one of the most commonly measured physiological traits and an important indicator of competitive ability, very little is known about its genetic basis and relation to other physiological traits. Here, we present the first attempt to estimate the multivariate basis of BMR using a natural population of pied flycatcher <i>Ficedula hypoleuca</i> breeding in the Tomsk Region, Western Siberia. We show relatively high and significant heritability of whole-organism BMR, mass-specific BMR and mass-independent BMR ($h^2 = 0.43, 0.55$ and 0.52, respectively), which indicates the potential of these energetic traits to respond to direct selection. In contrast to some previous reports, we found that the genetic correlations between body mass and all three measures of BMR were not significantly different from zero. Independent evolution of body mass and BMR in this species should therefore be possible. Following a previous report, we also estimated the genetic correlations between the different BMR measures and show they are all close to unity, suggesting that they are, from a genetic point of view, a similar trait. Our results are in contrast with previous studies measuring the genetic basis of metabolic rates using aviary-bred birds and highlight the importance of considering BMR in a natural setting.</p>					0.455** (0.095)	8.231
Whole-organism BMR (kJ/day)						0.427** (0.154)	8.394
Mass-independent BMR or residual BMR (kJ/day)						0.436** (0.095)	NA

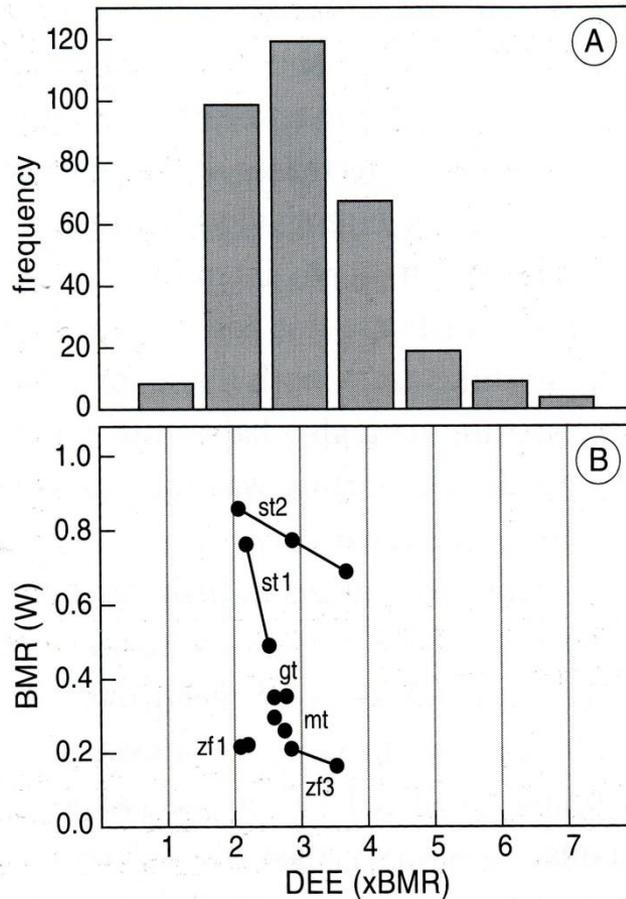
** $P < 0.01$, * $P < 0.05$

Editor: Jean-Nicolas Volff

Received 29 February 2012; revised 3 June 2012; accepted 8 June 2012

doi:10.1111/j.1469-7998.2012.00947.x

В популяциях возможно существование
эволюционно устойчивого разнообразия
особей по энергетическому качеству - BMR



zf1, zf3 – зебровые амадины



st1, st2 – скворец

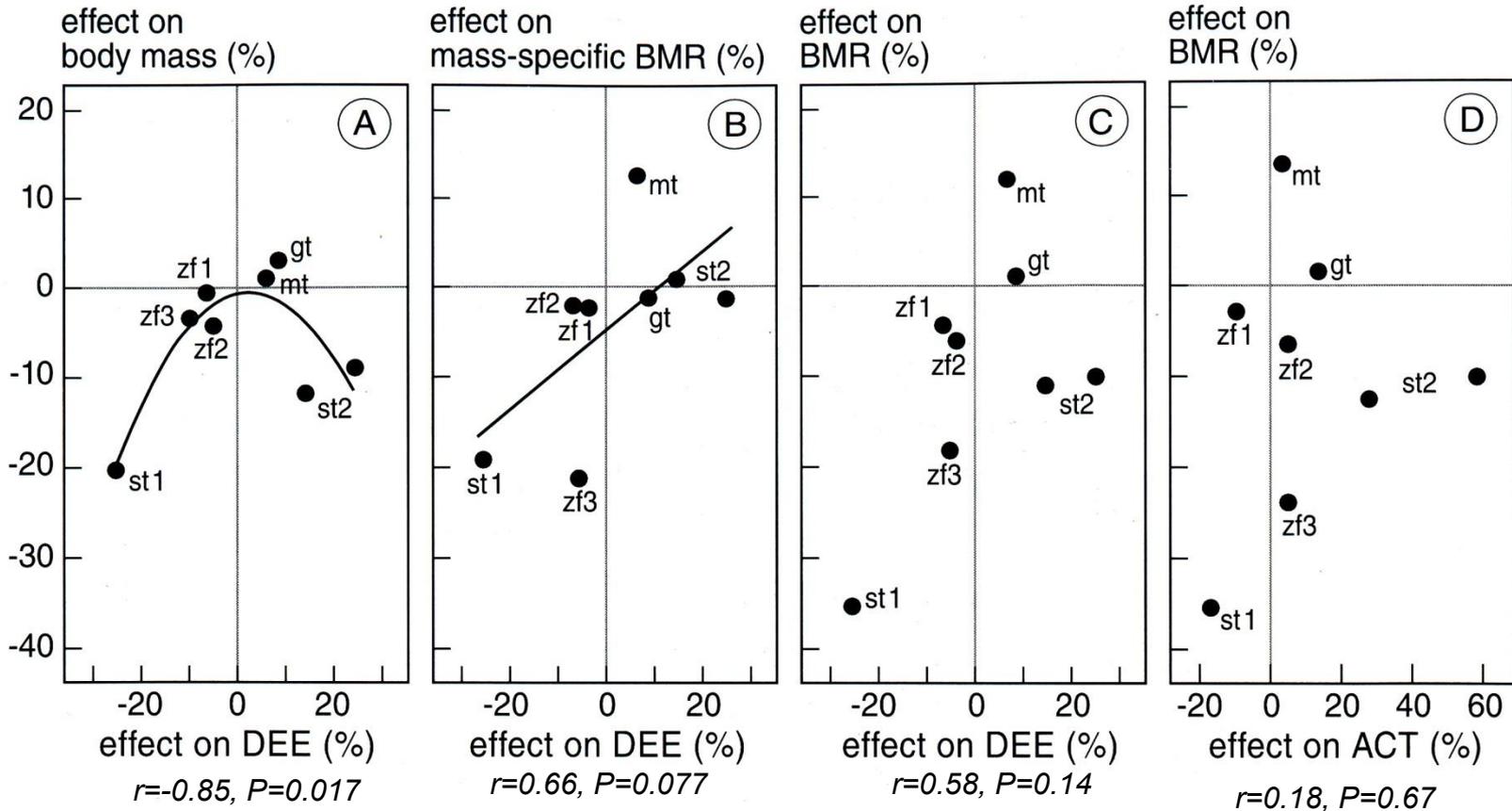


gt – большая синица



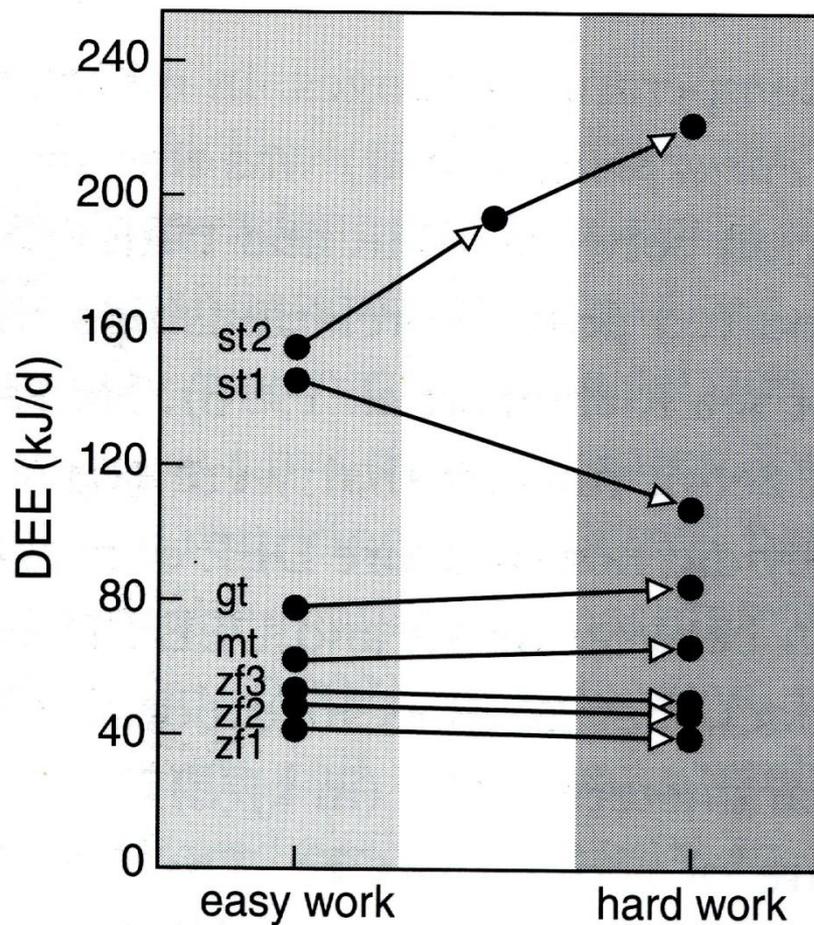
mt – черноголовая гаичка

Величины DEE по данным полевых исследований. А. Частотное распределение энергетических затрат, выраженных в величинах, кратных BMR, для птиц, выкармливающих птенцов (n=323, 19 видов). В. Абсолютные величины BMR для тех же птиц при нагрузках: добывании корма и выращивании птенцов.



Изменения энергетического бюджета и массы тела в условиях экспериментально регулируемого уровня работы.

Связь между изменением DEE и: А – массой тела, В – масс-специфичным BMR, С – величиной BMR, D – связь между изменением “активного” метаболизма (ACT=DEE-BMR в kJ/d) и величиной BMR у разных видов птиц. Точки *mt* и *gt*– результат экспериментов с изменением размера выводка, остальные получены при искусственном изменении затрат на фуражировку (добычу корма). *zf1-zf3* – зебровые амадины, *st1, st2*- скворец, *gt* – большая синица, *mt* – черноголовая гаичка. Величина частных корреляций: А) $r = -0.85$, $P = 0.017$; В) $r = 0.66$, $P = 0.077$; С) $r = 0.58$, $P = 0.14$; D) $r = 0.18$, $P = 0.67$).



zf1, zf3 – зебровые амадины
st1, st2 – скворец
gt – большая синица
mt – черноголовая гаичка



Суточные затраты энергии птиц при разных экспериментально заданных уровнях работы.

(Источники: zf1: Wiersma & Verhalst 2003a; zf2 – неопубликованные данные; zf3: Deerenberg et al., 1998; st1: Bautista et al. 1998; st2: Wiersma et al. 2003a; gt: Wiersma & Tinbergen 2003; mt: Nilsson 2002).

Max DEE (= MPE) = X BMR

???

