

Энергетика и размеры гомойотермов (аллометрия)

Птицы и млекопитающие поддерживают постоянную T_b
при меняющейся T_a

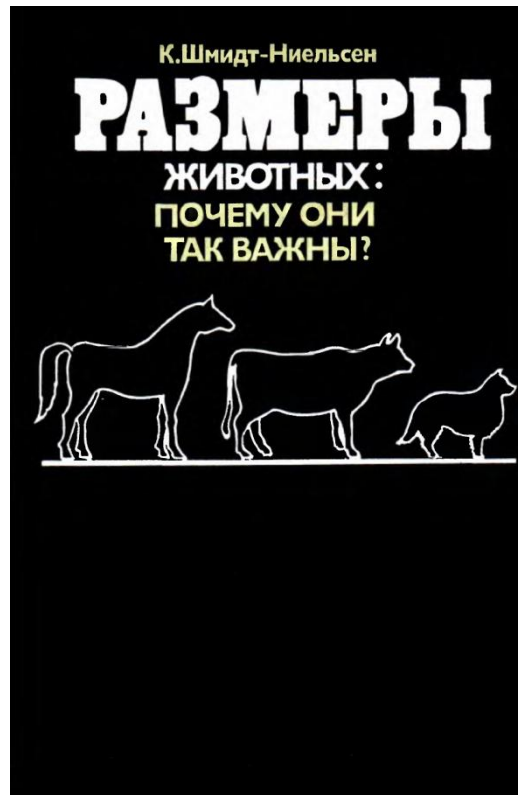


Скорость теплопотерь = Скорость теплопродукции

Огромная изменчивость размеров гомойотермов (различия
на многие порядки, особенно у млекопитающих)



- I. Теплопродукция и размер
- II. Теплоотдача и размер



Как различные свойства животных связаны с их размерами?

или

Зависят или нет эти свойства от масштаба (=scaling)?

Они аллометричны или изометричны?

Scaling

Why is animal size so important?

(греч. **alloios** = различный)

Knut Schmidt-Nielsen

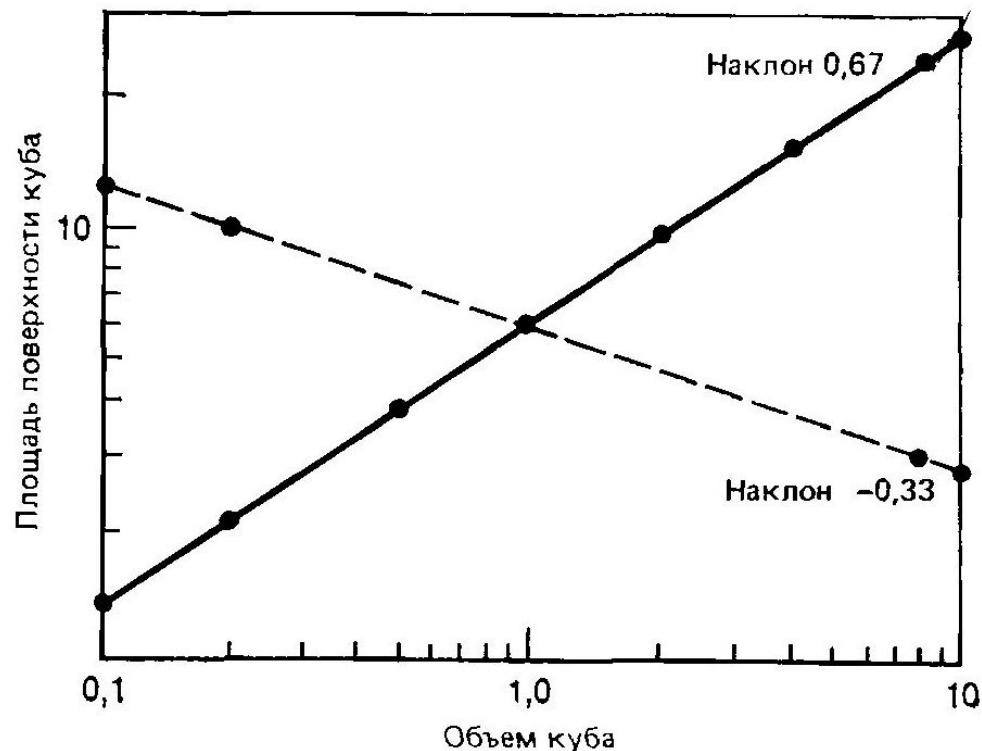
James B. Duke Professor of Physiology
Department of Zoology, Duke University

CAMBRIDGE UNIVERSITY PRESS
Cambridge
London New York New Rochelle
Melbourne Sydney

Многие физиологические признаки описываются аллометрическим уравнением:

$$y = ax^b$$

$$\text{Lgy} = \text{Lga} + b \cdot \text{Lgx}$$



$$S = k \cdot V^{0,67},$$

$$\frac{S}{V} = k \frac{V^{0,67}}{V} = k \cdot V^{0,67-1,0},$$

$$\frac{S}{V} = kV^{-0,33}.$$

Если построить график зависимости площади поверхности куба от объема в логарифмическом масштабе, получается прямая линия регрессии с наклоном 0,67. Если вместо этого построить зависимость площади поверхности на единицу объема куба (штриховая линия), то линия регрессии покажет уменьшение относительной площади поверхности с увеличением размера куба. Наклон штриховой линии составляет -0,33.

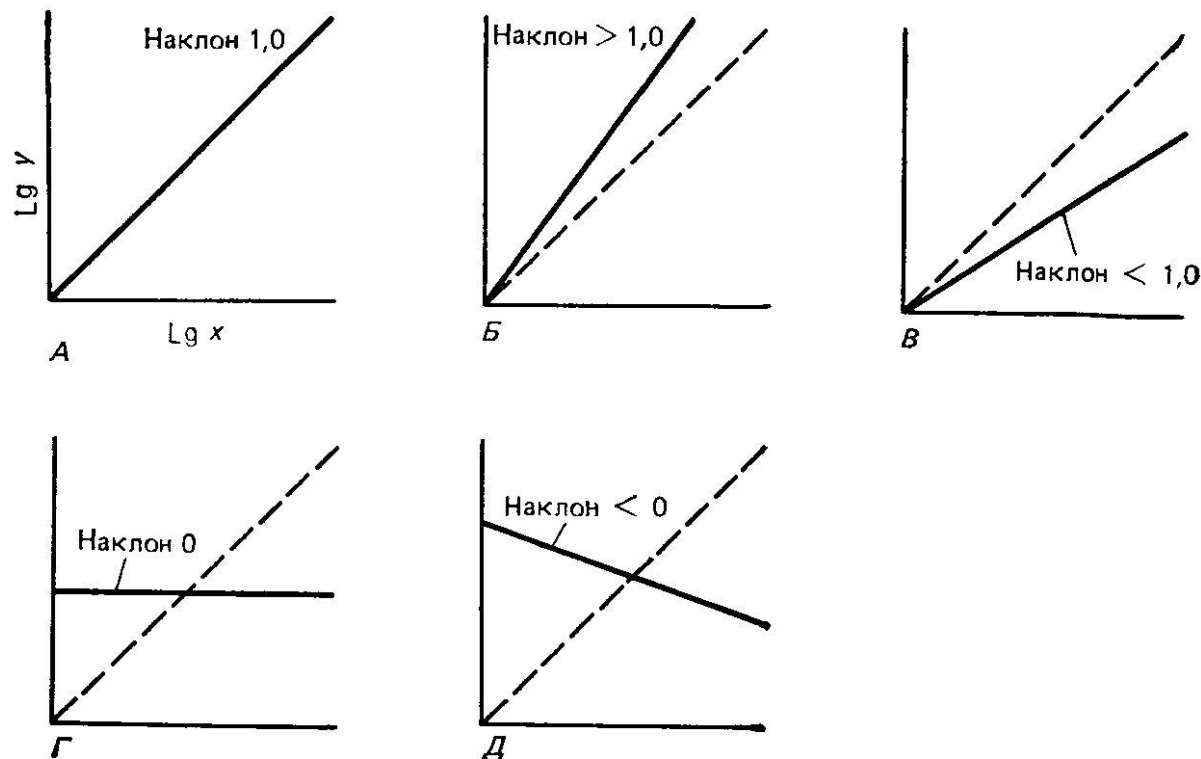


Рис. 2.6. Линии регрессии для разных показателей степени в уравнении $y = ax^b$ имеют разные наклоны в зависимости от величины b . Наклон b может свидетельствовать о пропорциональности, но часто закономерным образом отклоняется от пропорциональности. Все графики построены в логарифмическом масштабе. А. Стоимость яблок увеличивается пропорционально количеству купленных яблок; объем крови у млекопитающих пропорционален размеру тела ($b=1,0$). Б. Скелет млекопитающих увеличивается не пропорционально размеру тела, а быстрее ($b=1,08$). В. Интенсивность обмена веществ увеличивается при увеличении размеров тела, но медленнее, чем при пропорциональной зависимости ($b=0,75$). Г. Объем эритроцитов (гематокрит) у всех млекопитающих не зависит от размеров тела ($b=0$). Д. Число сердечных сокращений в 1 мин снижается при увеличении размеров тела; наклон линии регрессии отрицательный ($b=-0,25$).

Динозавры – глупые?

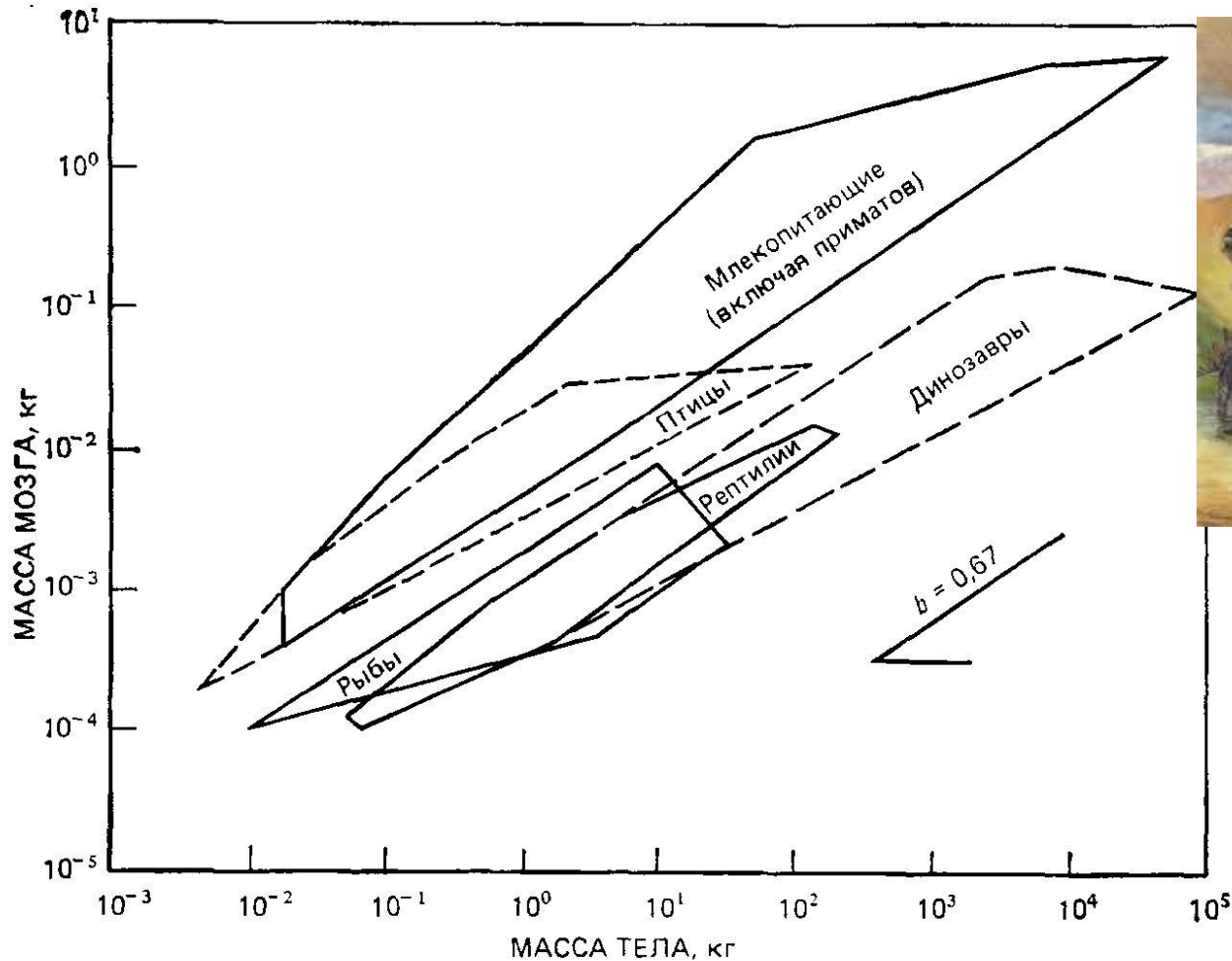
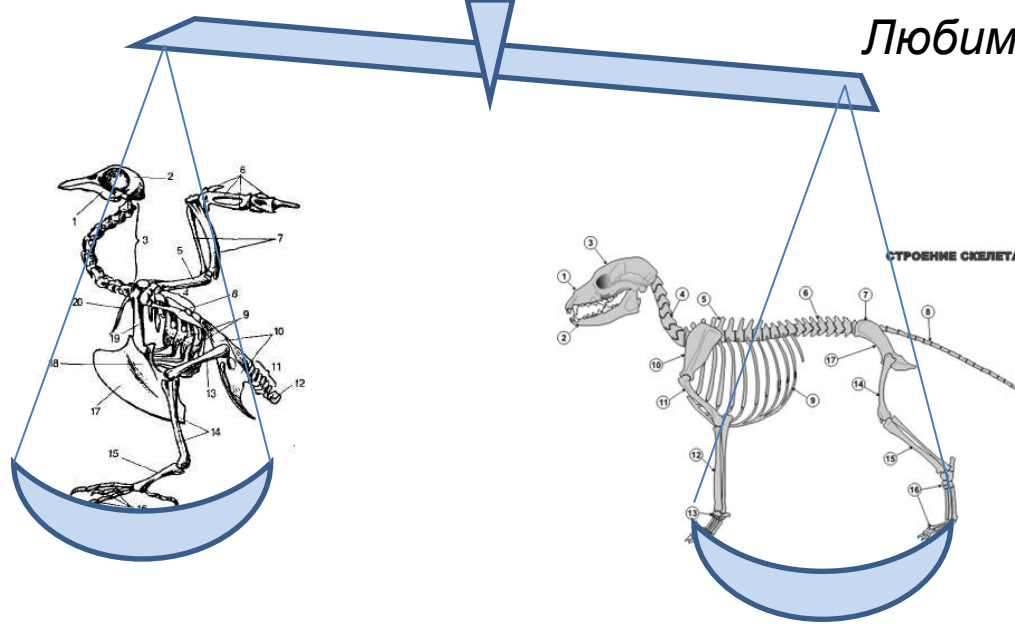


Рис. 3.2. Размеры мозга у позвоночных не выходят за пределы, характерные для каждой группы. Внутри каждой группы мозг увеличивается с увеличением массы тела примерно в степени $2/3$. Размеры мозга огромных вымерших динозавров находятся в пределах, свойственных современным рептилиям, и утверждение, что у динозавров мозг был непропорционально маленьким, по-видимому, неоправдано. (Из Jerison, 1970.)



У птиц скелет легче?

Птицы	$M_{\text{скел}} = 0,0649M_T$	$1,088 \pm 0,008$
Млекопитающие	$M_{\text{скел}} = 0,0608M_T$	$1,083 \pm 0,021$

Эти уравнения (Prange et al., 1979) ~одинаковы. У типичных птиц и млекопитающих массой 1 кг скелет будет весить соответственно 65 и 61 г. Разница NS.

I. Теплопродукция и размер

Физиолог Макс Клейбер (M. Kleiber, 1932. Body size and metabolism. Hilgardia 6: 315-353) построил ставшую позднее знаменитой кривую **«от мыши до слона»**, включавшую животных от 150 г (крыс) до 679 кг (волов).

$$y = ax^b$$
$$P_{\text{мет}} \text{ (ккал/сут)} = 73.3 M_T^{0.74}$$

Позднее Броди и др. пересчитали эти данные, добавив новых животных разных размеров $\square b=0.734$

Макс Клейбер: $b=0.734 \dots 0.74$ не отличаются от теоретического $b=0.75$, а $b=0.75$ значительно отличается от **0.67**

$$(\text{Meeh, 1879: } S_T = 11.2 M_T^{0.67})$$

Интенсивность метаболизма и размеры тела

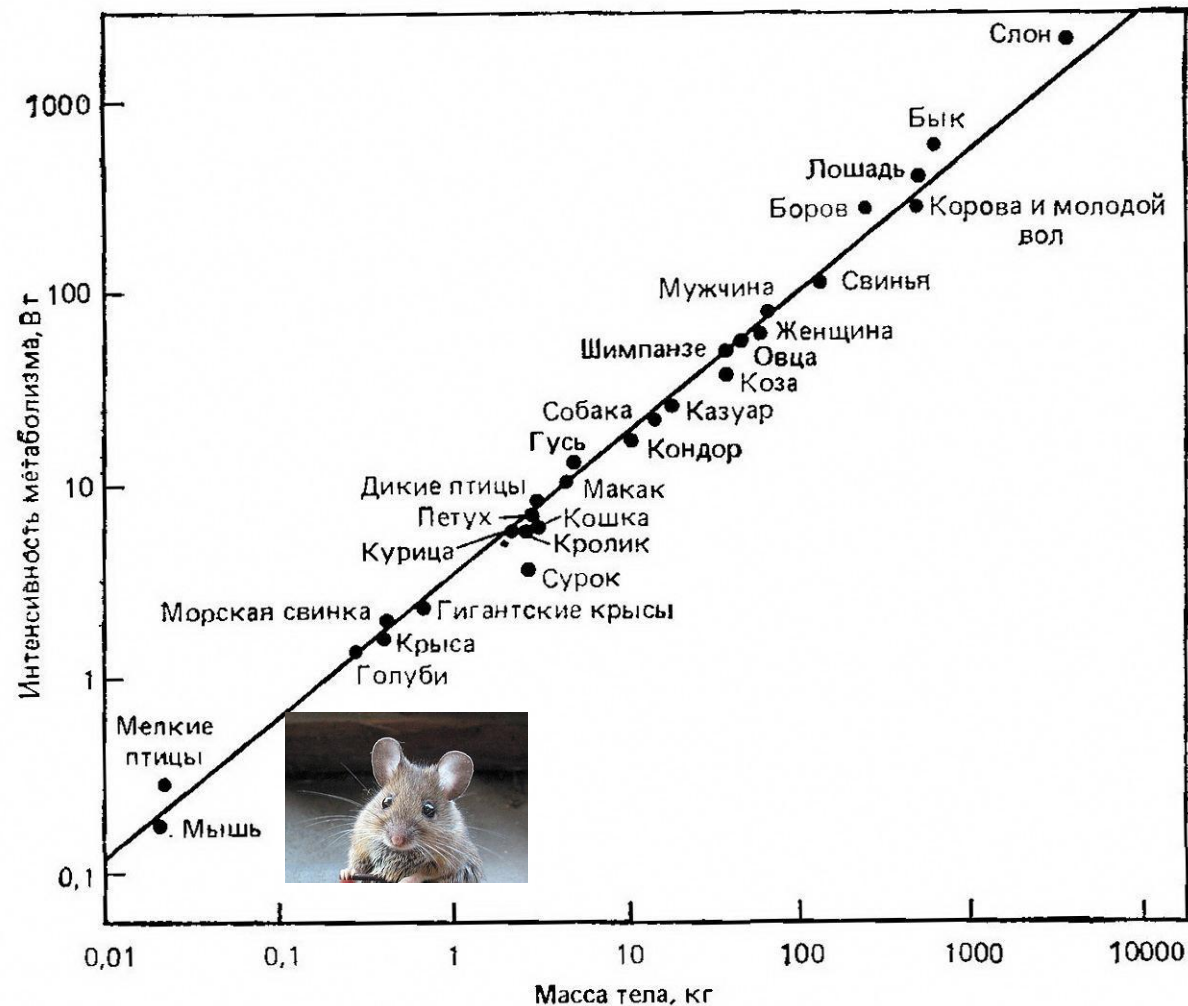
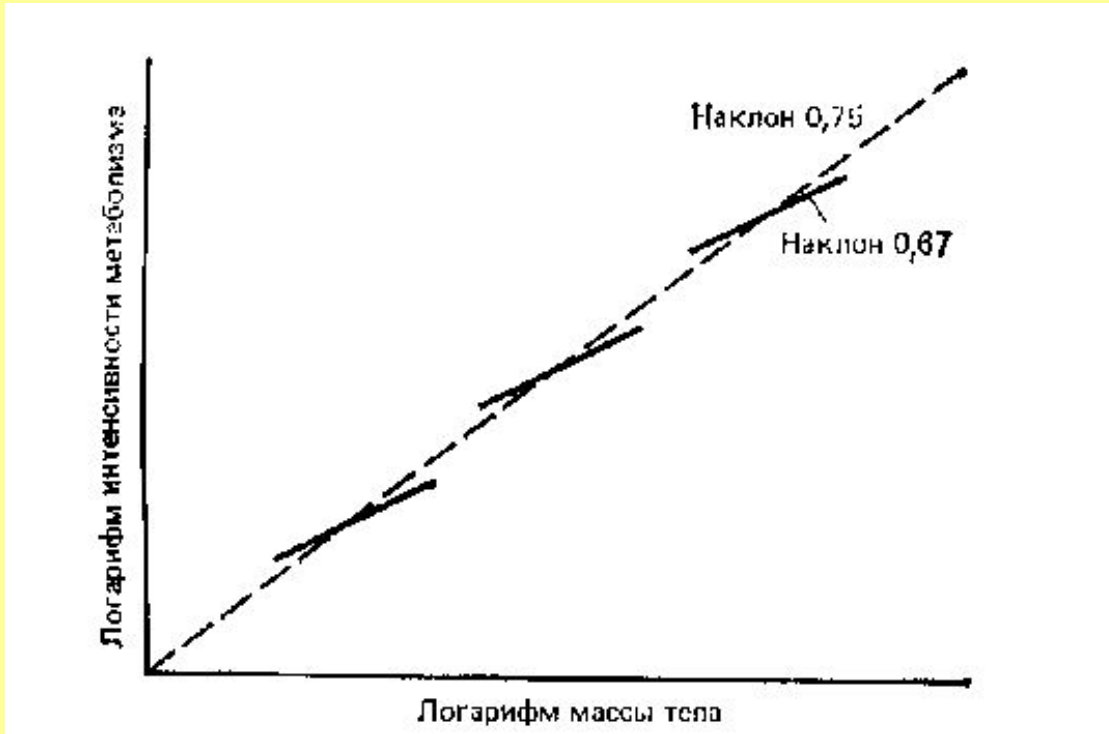


График зависимости интенсивности метаболизма от массы тела у млекопитающих и птиц, построенный в логарифмическом масштабе, представляет собой прямую линию (Benedict, 1938)

ПРОБЛЕМЫ

1. Heusner, 1982: различие между 0.75 и 0.67 - артефакт?



$$y = ax^b$$

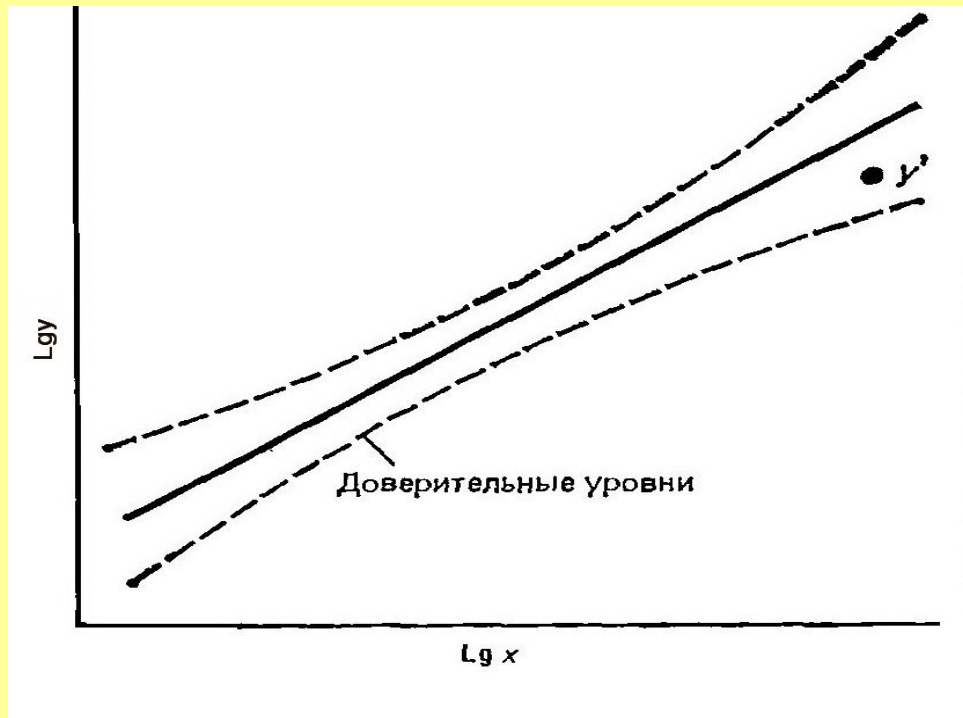
Коэффициент a
изменялся от 1.91 у
белоногого хомячка
до 6.06 у быка

Общую линию регрессии с наклоном 0,75 (штриховая линия) вероятно можно получить как «статистический артефакт» по данным, которые для каждого вида ложатся на линию регрессии с наклоном 0,67 (сплошные линии). Построено по 7 видам млекопитающим от мыши в 16 г до быка – 922 кг (Heusner, 1982)

Feldman H. A., McMahon T. A. The $3/4$ mass exponent for energy metabolism is not a statistical artifact, Resp. Physiol., 52, 149—163, 1983.

Позже Фельдман, Мак-Магон, 1983 показали, что уравнение вида $Y = a M_T^{0.75}$ точно описывает межвидовой уровень

2-3. Bartels, 1982: проблема краевых точек регрессии и вторичного сигнала



Масса	b
2.4 – 100 г	0.23
2.4 - 260 г	0.42
260г - 3800 кг	0.76

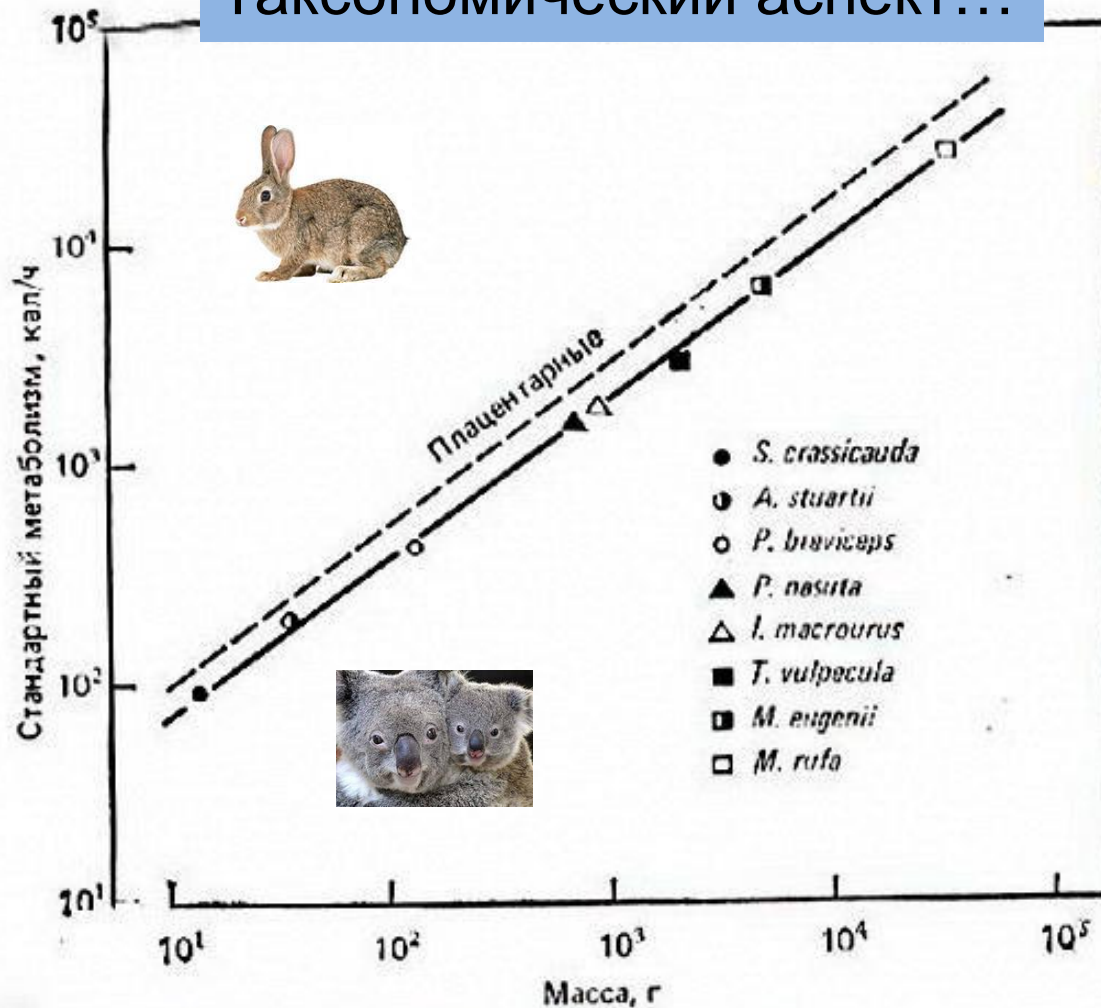
Наклон линии регрессии, рассчитанной методом наименьших квадратов, непропорционально большое влияние по сравнению с точками, близкими к средним значениям, оказывает отклоняющаяся точка (y'). Границы доверительных значений регрессии (95%, штриховые линии) расширяются в верхней и нижней части области полученных значений.

Bartels H. Metabolic rate of mammals equals the 0,75 power of their body weight, Exp. Biol. Med., 7, 1—11, 1982.

Интерес к отклонению от линии регрессии:

- Тюлени и киты имеют метаболизм, превышающий ожидаемый в 2 раза (особенности терморегуляции в холодной воде).
- Метаболизм пустынных гомойотермов ниже, чем у животных тех же размеров.
- Метаболизм тропических птиц ниже, чем у птиц соответствующего размера в умеренной зоне

Таксономический аспект...



$$P_{\text{мет}} = 46.52 M_T^{0.74}$$

12 видов сем.

Dasyuridae

{7.2g --- 5 kg}



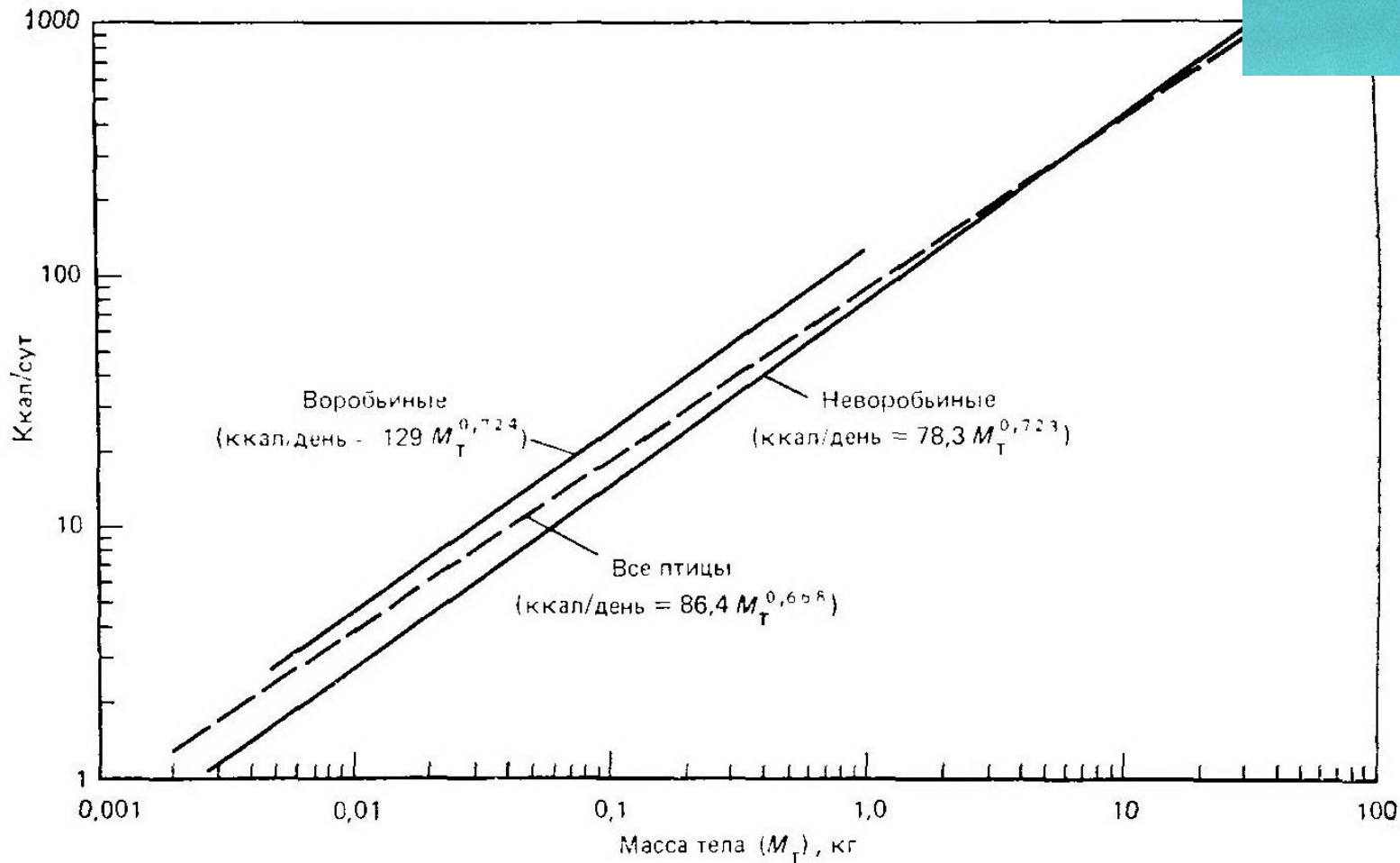
b = b плацентарных

a – на 30% ниже

Связь метаболизма покоя с размерами тела у сумчатых. График для плацентарных млекопитающих построен по данным Kleiber, 1961.

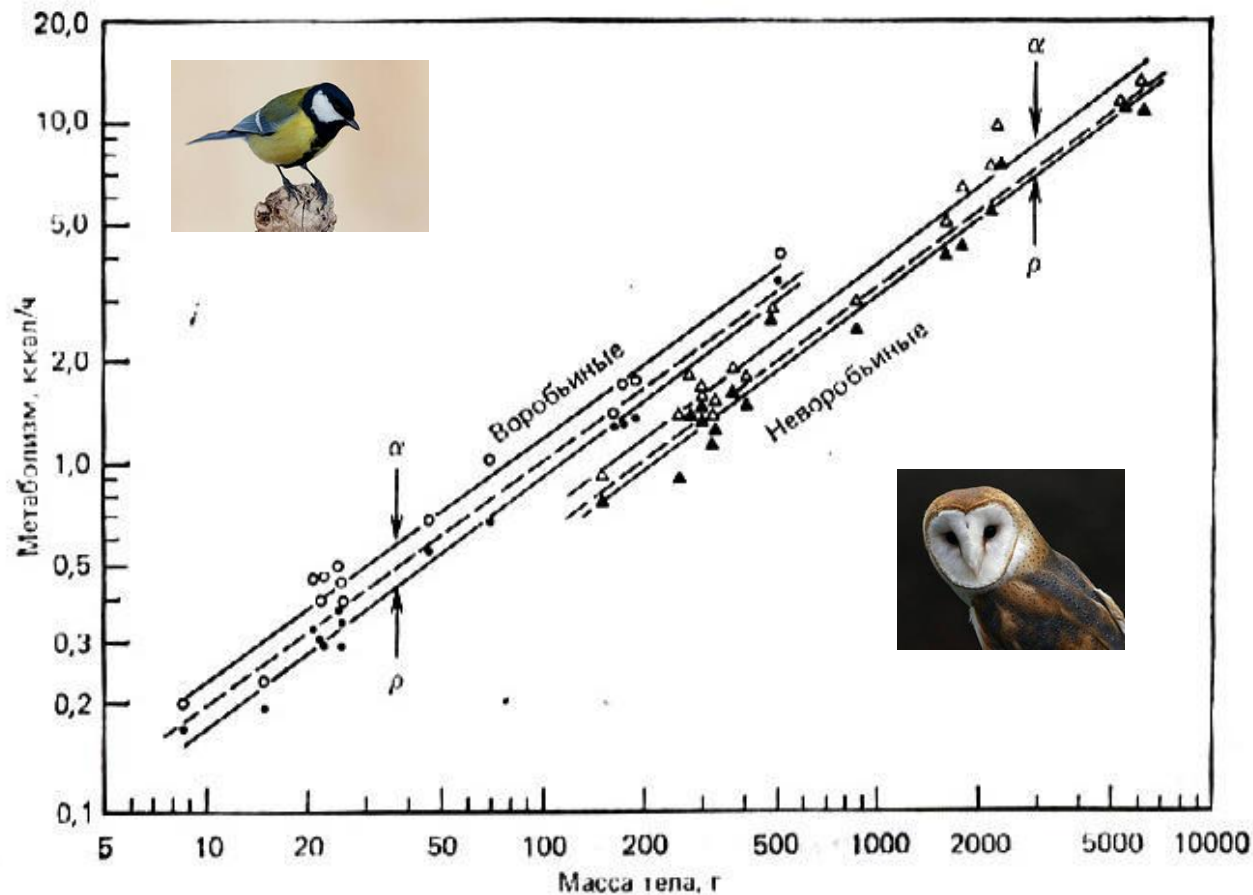
Таксономический аспект...

$$P_{\text{мет}} = 86.4 M_T^{0.67}$$

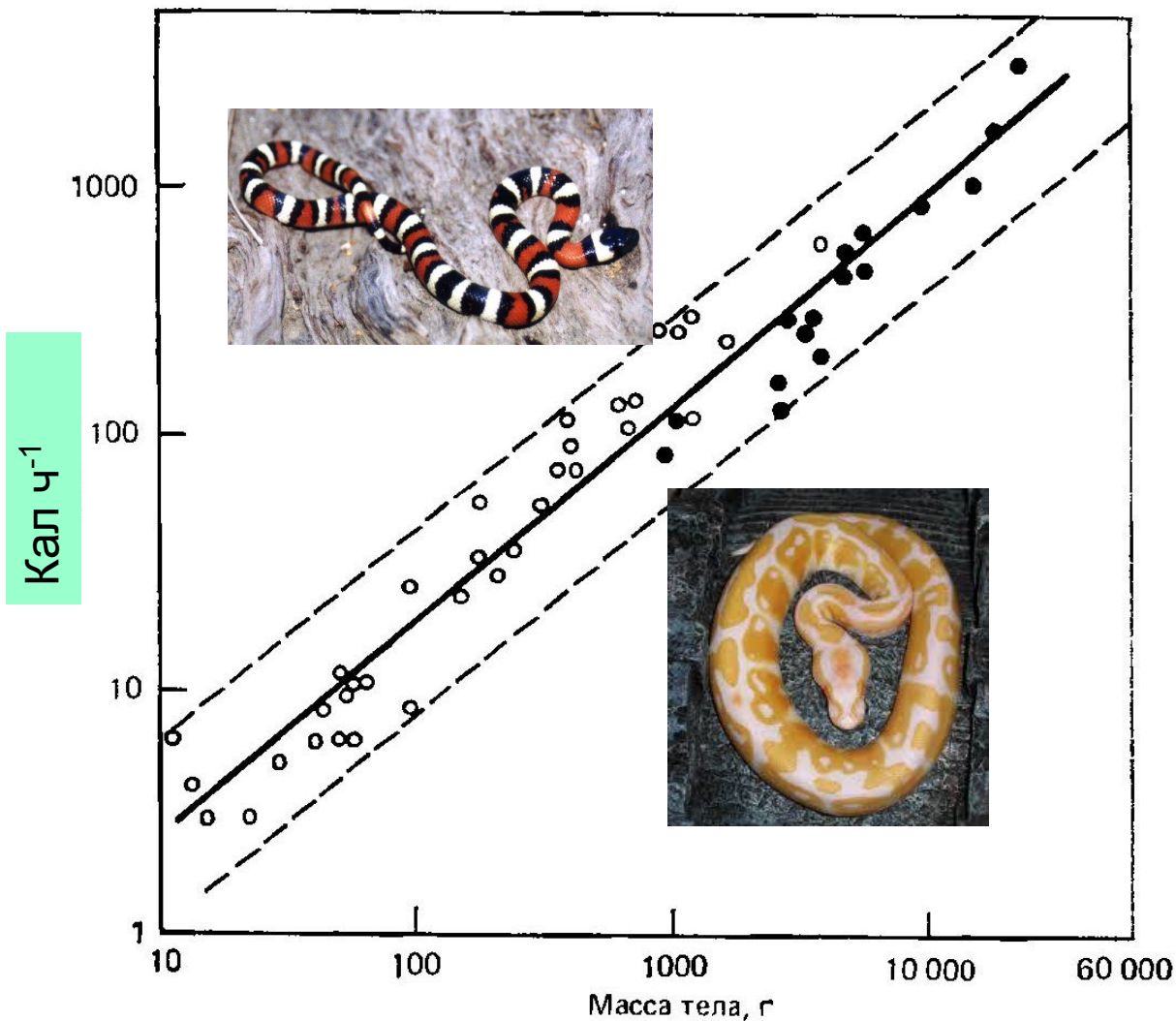


Сравнение линий регрессии для воробьиных, неворобьиных птиц и всех птиц (Из Lasiewski, Dawson, 1967).

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



Интенсивность метаболизма в покое как функция величины тела у воробьиных и неворобьиных птиц. Сплошные линии- линии регрессии, построенные по значениям, полученным для состояния нормальной активности (α) и состояния покоя (ρ). Штриховые ли Таксономический аспект...



Интенсивность метаболизма, измеренная при 20 °С у 50 экземпляров тропических змей (Из Galvão et al., 1965)



T_b не связана с масштабом!



Таблица 7.1. Температуры тела плацентарных млекопитающих с разными размерами тела (Morrison, Ryser, 1952.)

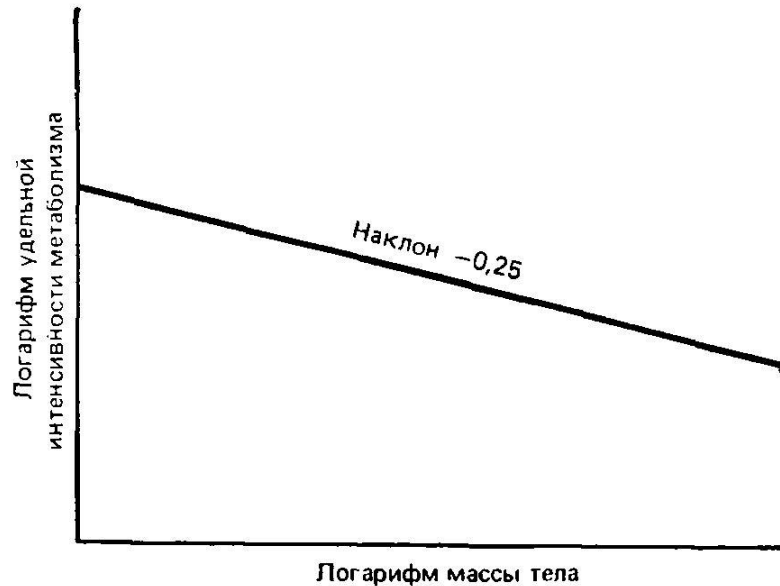
Масса тела, кг	Число видов	Температура тела, °C	
		границы	средняя
0,001—0,01	2	37,8—38,0	37,9
0,01—0,1	11	35,8—40,4	37,8
0,1—1,0	12	35,8—39,5	37,8
1,0—10	17	36,4—39,5	38,0
10—100	8	36,0—39,5	37,9
100—1000	6	36,4—39,5	37,8
1000—10 000	2	35,9—36,1	36,0
10 000—100 000	4	36,5—37,5	37,1

Птицы	40°C
Плацентарные	38°C
Сумчатые	36°C
Однопроходные	30-31°C

Удельную интенсивность метаболизма ($\text{ккал} \cdot \text{сут}^{-1} \cdot \text{кг}^{-1}$) можно получить из уравнения (2) делением на массу тела (M_T , кг), таким образом:

$$P^*_{\text{мет}} = \frac{P_{\text{мет}}}{M_T} = \frac{70M_T^{0,75}}{M_T} = 70M_T^{-0,25}. \quad (3)$$

Из уравнения видно, что удельная интенсивность метаболизма — интенсивность метаболизма на 1 кг массы — уменьшается с увеличением массы тела (отрицательный показатель степени), и если в логарифмическом масштабе построить график зависимости удельной интенсивности метаболизма от массы тела животных, линия регрессии будет иметь отрицательный наклон — 0,25 (рис. 6.3).



Мышь (30г)	168.2 ккал $\text{кг}^{-1} \text{сут}^{-1}$
Корова (300 кг)	16.82 ккал $\text{кг}^{-1} \text{сут}^{-1}$

> размера в 10 000 раз ☐
 < $P^*_{\text{мет}}$ в 10 раз

или $10\,000^{-0.25} = 0.1$

Рис. 6.3. Удельная интенсивность метаболизма ($P^*_{\text{мет}}$, или интенсивность метаболизма на единицу массы тела M_T) уменьшается с увеличением размеров тела, при этом наклон линии регрессии равен —0,25.

$T_b \sim$ одинакова у крупных и мелких,
но

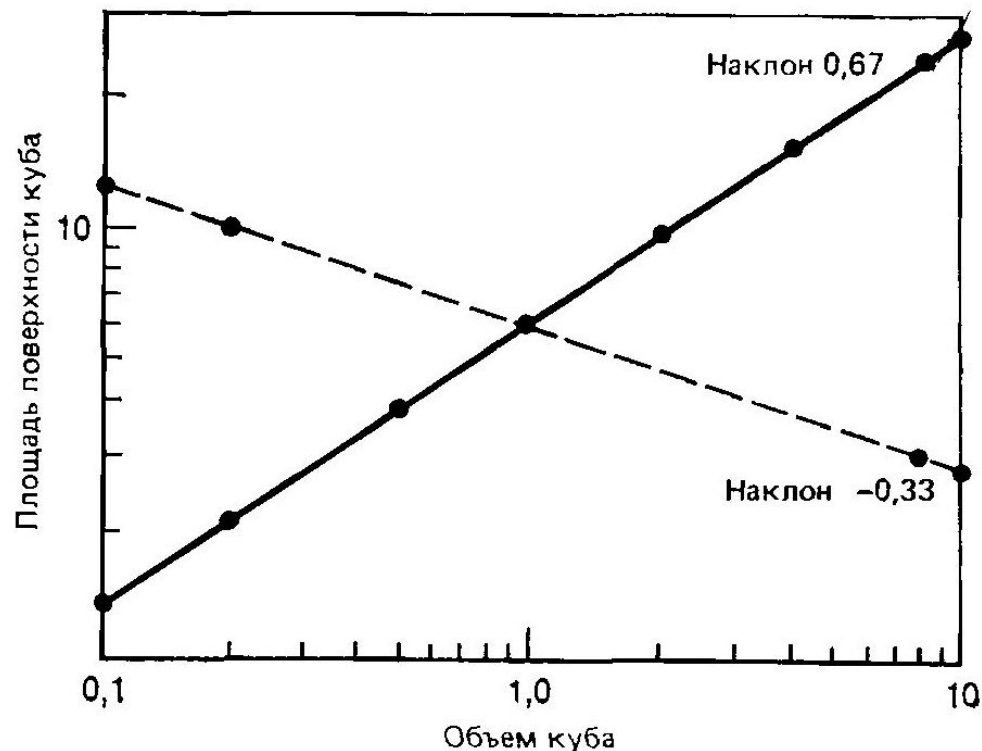
$P^*_{\text{мет}}$ мелких $>$ $P^*_{\text{мет}}$ крупных.

Почему?

Многие физиологические признаки описываются аллометрическим уравнением:

$$y = ax^b$$

$$\text{Lgy} = \text{Lga} + b \cdot \text{Lgx}$$



$$S = k \cdot V^{0,67},$$

$$\frac{S}{V} = k \frac{V^{0,67}}{V} = k \cdot V^{0,67-1,0},$$

$$\frac{S}{V} = kV^{-0,33}.$$

Если построить график зависимости площади поверхности куба от объема в логарифмическом масштабе, получается прямая линия регрессии с наклоном 0,67. Если вместо этого построить зависимость площади поверхности на единицу объема куба (штриховая линия), то линия регрессии покажет уменьшение относительной площади поверхности с увеличением размера куба. Наклон штриховой линии составляет -0,33.

T_b ~ одинакова у крупных и мелких,
но

$P^*_{\text{мет}} \text{ мелких} > P^*_{\text{мет}} \text{ крупных.}$

Почему?

Правило поверхности: у мелких $> S^*$,
через которую идет потеря тепла, а
скорость теплопотерь = скорости теплопродукции
для поддержания постоянной T_b .

$P^*_{\text{мет}}$ должен быть больше у мелких видов

«Правило Бергмана» (1847) – северные виды (члены популяций) имеют больший размер, чем их южные родственники

II. Теплоотдача и размер

Итак,

- $P_{\text{мет}} \sim M_T^{0.75}$
- T_b не зависит от размера
- ?? Теплопотери $\sim M_T$??

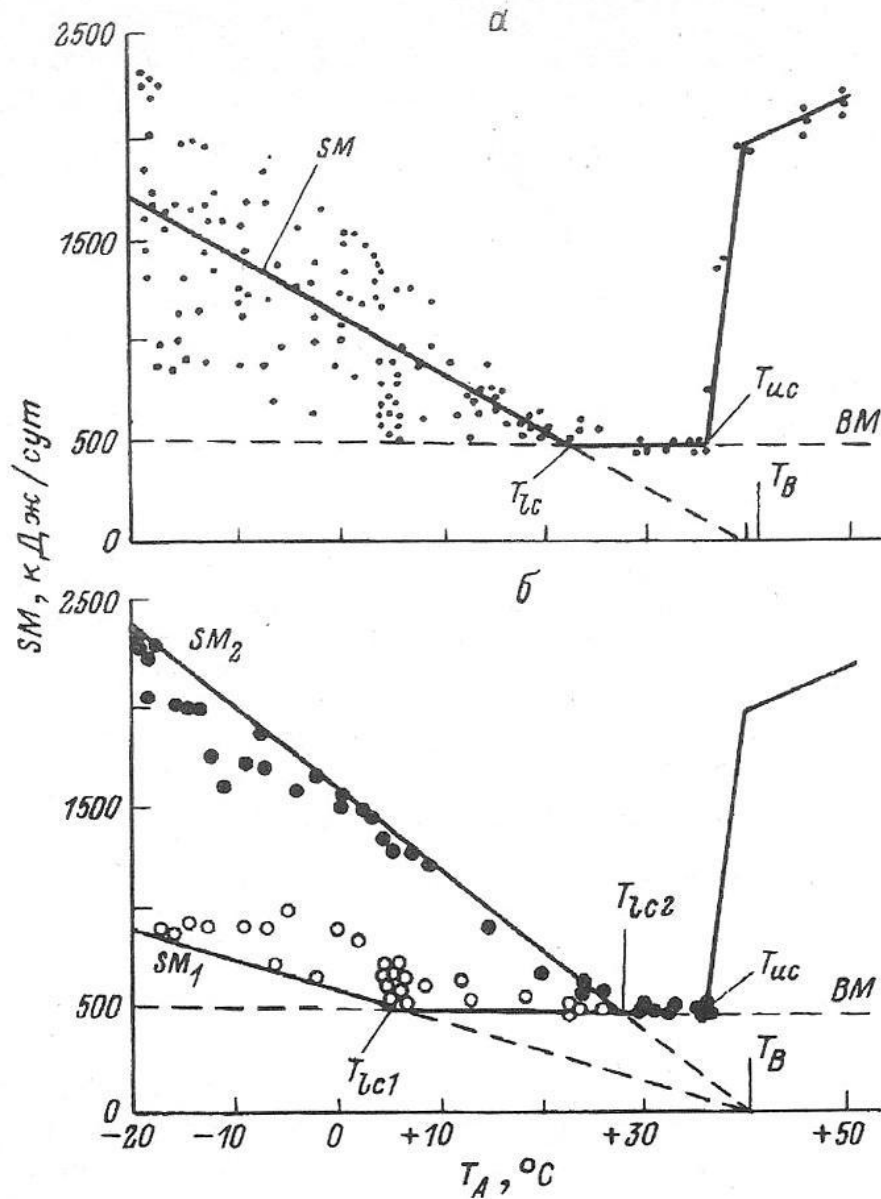
$$\underline{H = Q = C (T_b - T_a)}$$

$$H = \text{Const.}, T_b = \text{Const.}$$

$$1) > T_a \quad \square > C; \quad 2) < T_a \quad \square < C.$$

Пути изменения C - см. ранее.

$\text{Lim } \triangle C$ = степень смещения T_b влево =
 = Lim эффективности животного ($C_{\min}$),
 при дальнейшем падении T_a включается
 терморегуляция $\square > H$



а – все экспериментальные данные

б – те же измерения:

● - перья прижаты

○ - перья распушены

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

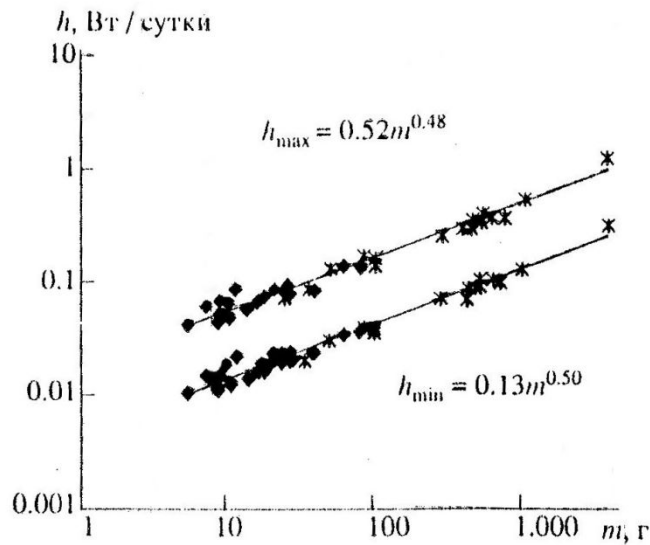
T_{lc2} – то же, но при прижатом оперении (30°C; $h_u = 56.9 \text{ kJ/d} \cdot ^\circ\text{C}$)

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

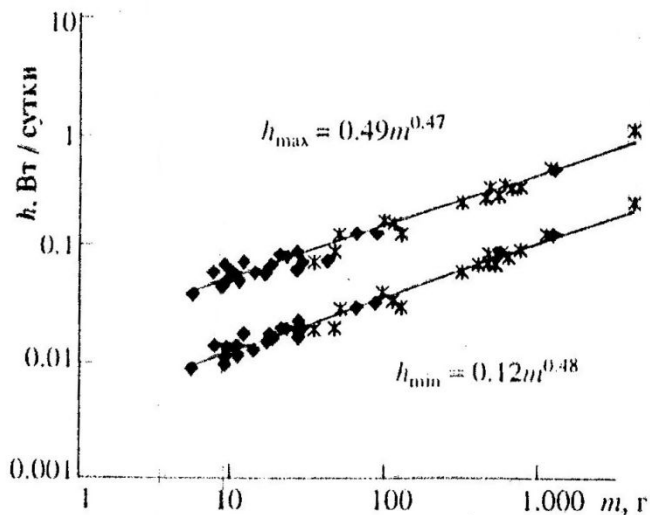
$$? C_{\min} \sim M_T ?$$

[учитывая, что $> M_T \square 1) < S^*$; 2) лучше мех.]

Сравним H и C в отношении к массе тела:
 $H^* \& C^*$



× - неворобьиные
 ◆ - воробьиные



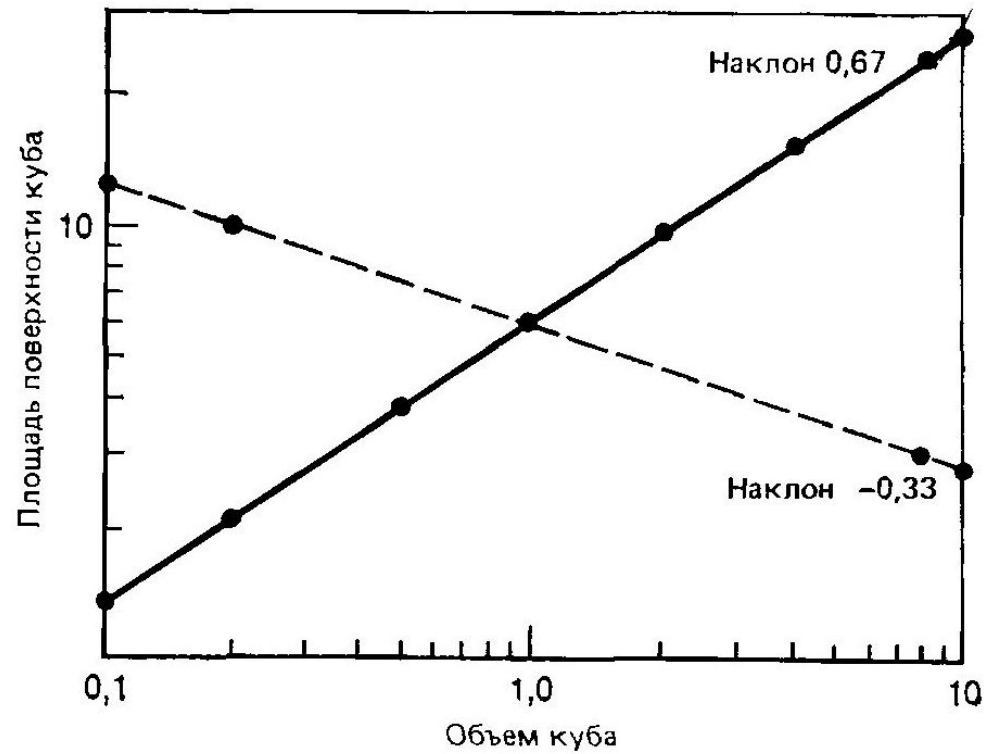
$$C^* \sim M_T^{-0.5}$$

Зависимость коэффициентов неиспарительной теплоотдачи $h_{\min}$ ($=C_{\min}$, Вт/сутки $^{\circ}\text{C}$) и $h_{\max}$ от массы тела у воробьиных и неворобьиных

$$S^* \sim M^{-0.33}$$

$$y = ax^b$$

$$\text{Lgy} = \text{Lga} + b \cdot \text{Lgx}$$



$$S = k \cdot V^{0,67},$$

$$\frac{S}{V} = k \frac{V^{0,67}}{V} = k \cdot V^{0,67-1,0},$$

$$\frac{S}{V} = kV^{-0,33}.$$

Если построить график зависимости площади поверхности куба от объема в логарифмическом масштабе, получается прямая линия регрессии с наклоном 0,67. Если вместо этого построить зависимость площади поверхности на единицу объема куба (штриховая линия), то линия регрессии покажет уменьшение относительной площади поверхности с увеличением размера куба. Наклон штриховой линии составляет -0,33.

Теплоизоляция и размер

$$\begin{array}{l} C^* \sim M_T^{-0.5} \\ S^* \sim M_T^{-0.33} \end{array} \left. \begin{array}{l} \text{теплопроводность} \\ \text{уменьшается быстрее с} \\ \text{увеличением размеров, чем } S^* \end{array} \right\}$$

У крупных лучше теплоизоляция.

C^* связана с увеличением толщины меха? Можно оценить C^* в отношении к единице поверхности:

$$C^*/S^* \sim M_T^{-0.5} / M_T^{-0.33} \sim M_T^{-0.17}; \text{ теплоизоляция } \sim 1/C$$

$$\text{Теплоизоляция} \sim M_T^{0.17}$$

Это подтвердили измерения для размеров ≤ 10 кг (Scholander, 1950: $\sim M_T^{0.15-0.20}$)

:

Теплопроводность и устойчивость к холоду

? Каковы последствия более низкой C^* у крупных животных?

$$C^* \sim M_T^{-0.5}$$

$$H^* \sim M_T^{-0.25}$$

? У крупных должна быть ниже T_{lc}

$$\underline{H = C (T_b - T_a)} \quad \square \quad H^* = C^* \Delta T^\circ \quad \square$$

$$\Delta T^\circ \sim H^* \setminus C^* \sim M_T^{-0.25} \setminus M_T^{-0.5} \sim M_T^{0.25}$$

$$\Delta T^\circ \sim M_T^{0.25}$$

**преимущества крупных в отношении
теплопотерь - $<S^*$, лучше теплоизоляция и
сдвиг T_{lc} в зону низких T_a**