

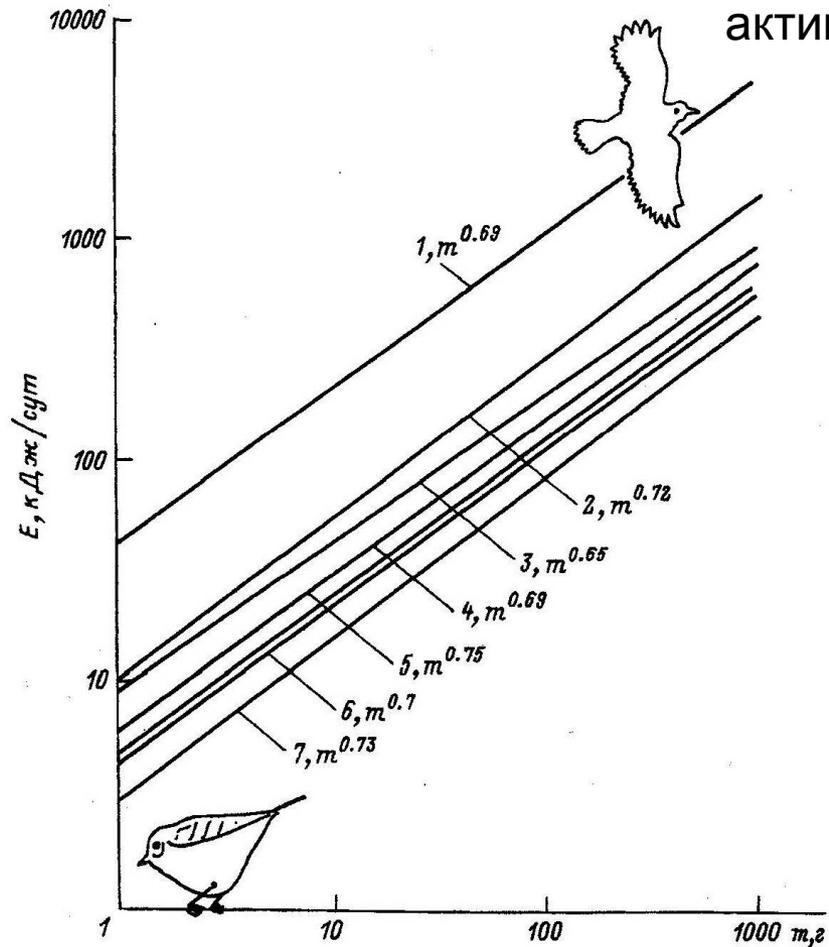
Саморегуляция бюджетов времени и энергии (из идей В.Р. Дольника)



DEB daily energy budget
DTB daily time budget
DEE daily energy expenditure

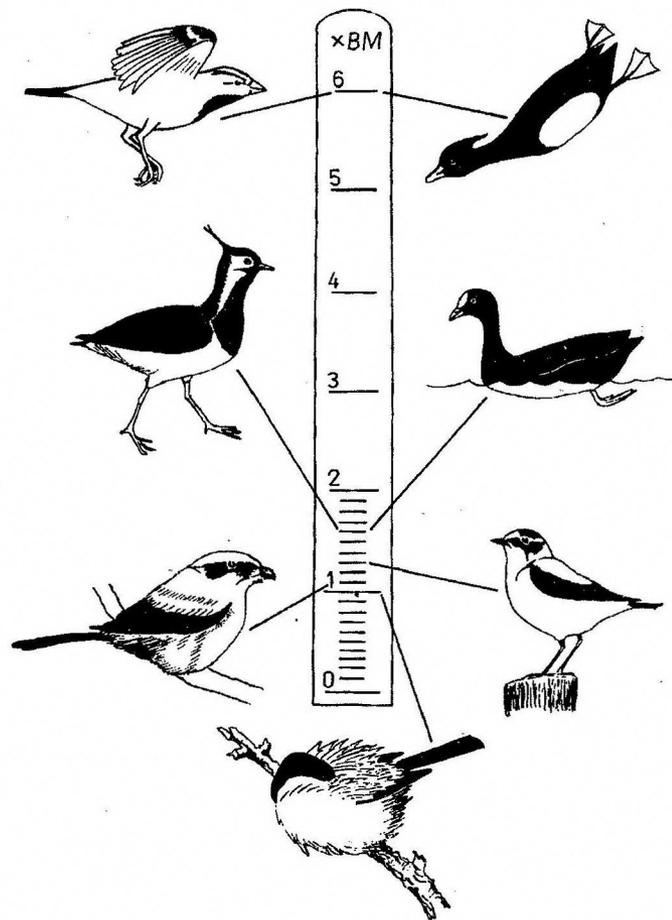
DEB = DEE, если нет
продуктивного процесса

Энергетическая стоимость разных активностей различна:

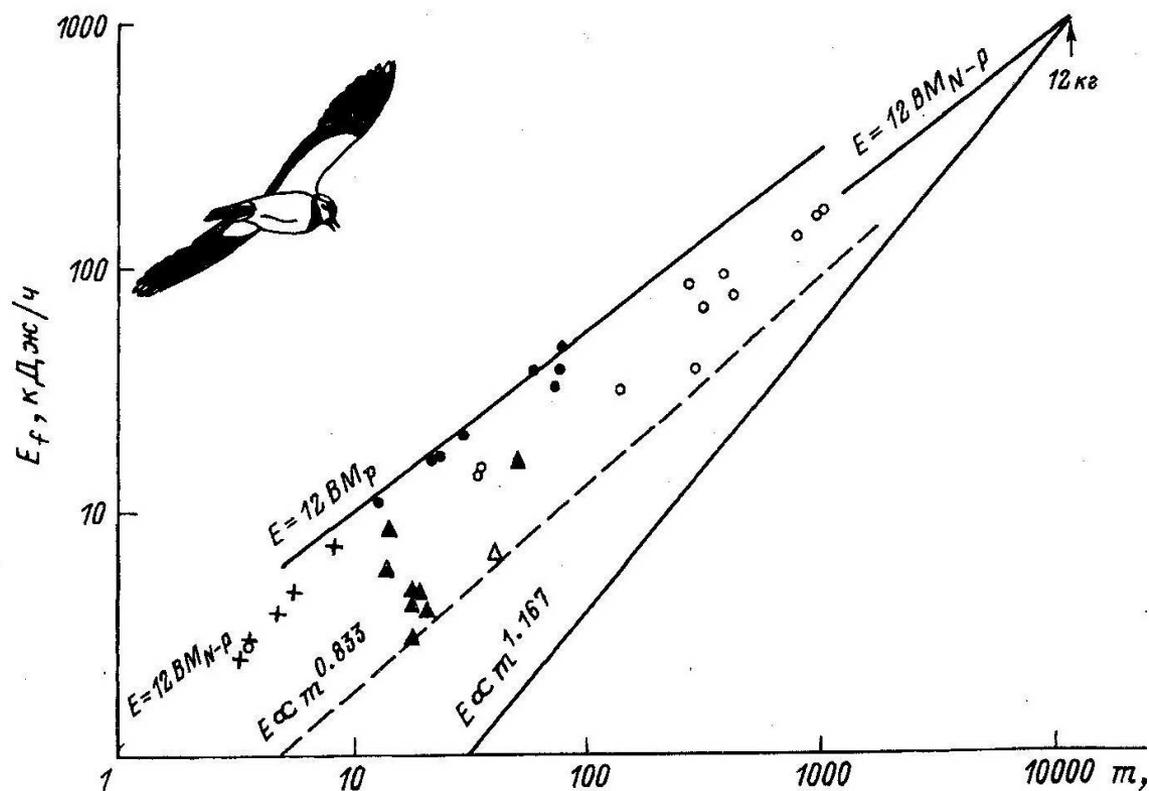


Линии – зависимости E от m в отряде воробьиных, от короляка до ворона; степенные показатели при символе массы отражают соответствующие коэффициенты аллометрических уравнений, описывающих эти зависимости

Мощность (E , кДж/сут) организма в состояниях полета (1), бега с максимальной скоростью (2), пика синтеза яиц (3), самоподдержания (4), в позе готовности действовать (5), при дневном отдыхе (6) и базального метаболизма (7) в зависимости от массы тела птиц (m , г)



Средняя энергетическая цена главных неполетных форм активности у птиц: ночной сон (1 *BM*), дневной отдых (1.15 *BM*), поза готовности действовать (1.3 *BM*), наземные педальные локомоции и плавание (1.6 *BM*), ныряние и перепархивание (6 *BM*).



Экспериментальные данные:

+ - колибри

Δ - стриж

\circ - другие неворобьиные

\blacktriangle - ласточки

\bullet - другие воробьиные

Мощность (E_f , кДж/ч), развиваемая в активном полете, у птиц с разной массой тела (m , г) и мощностью базального метаболизма.

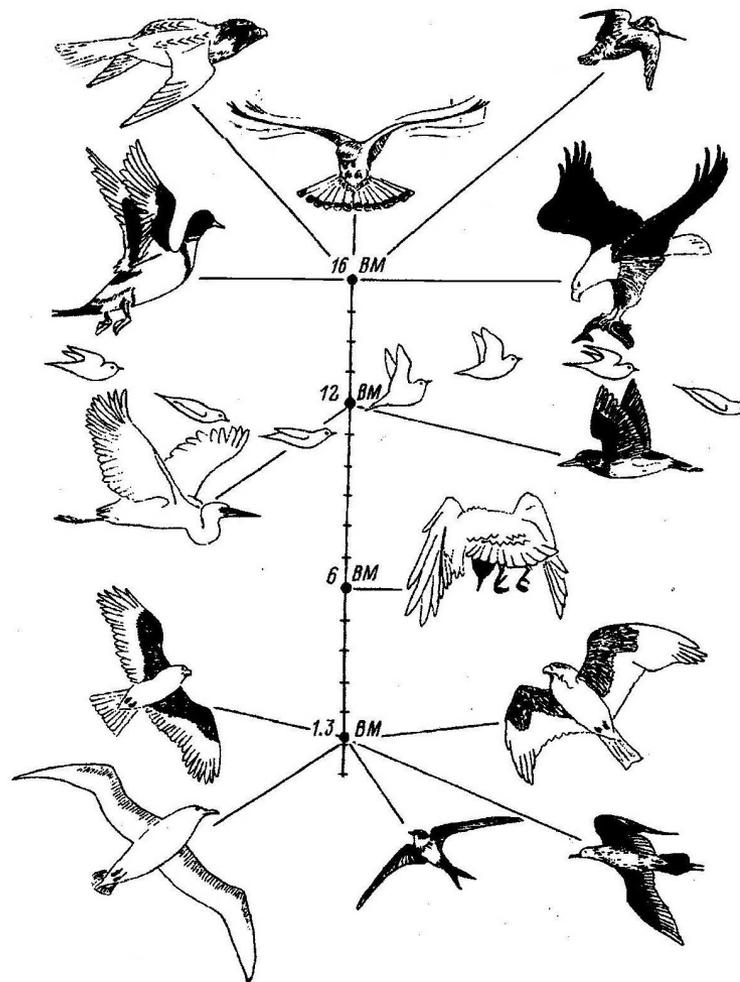
Линия $E = 12 BM_p$ показывает мощность, равную 12 базальным метаболизмам у воробьиных;

линия $E = 12 BM_{N-p}$ - то же у неворобьиных;

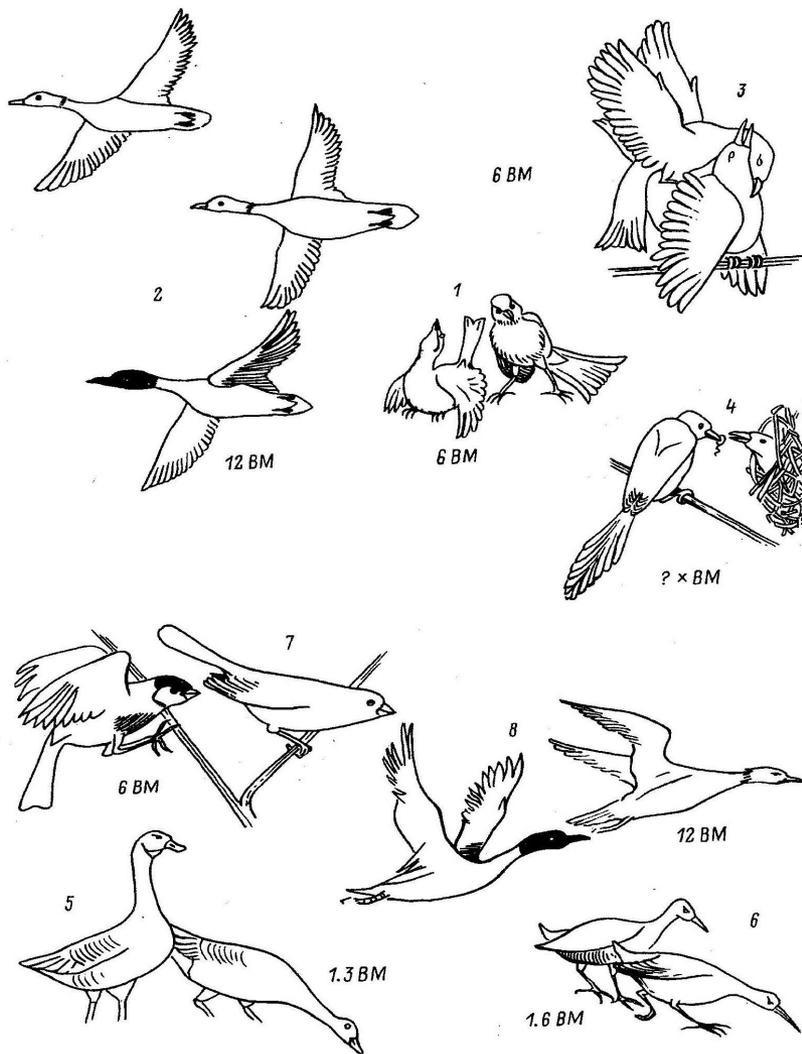
Линия --- $E \propto m^{1.167}$ --- теоретически предполагаемая минимальная мощность полета согласно теореме

Гельмгольца, проведенная через массу тела 12 кг – массу самых крупных способных к полету птиц;

прерывистая линия с наклоном 0,833 – то же, но с учетом изменения аэродинамического качества птиц с ростом массы тела

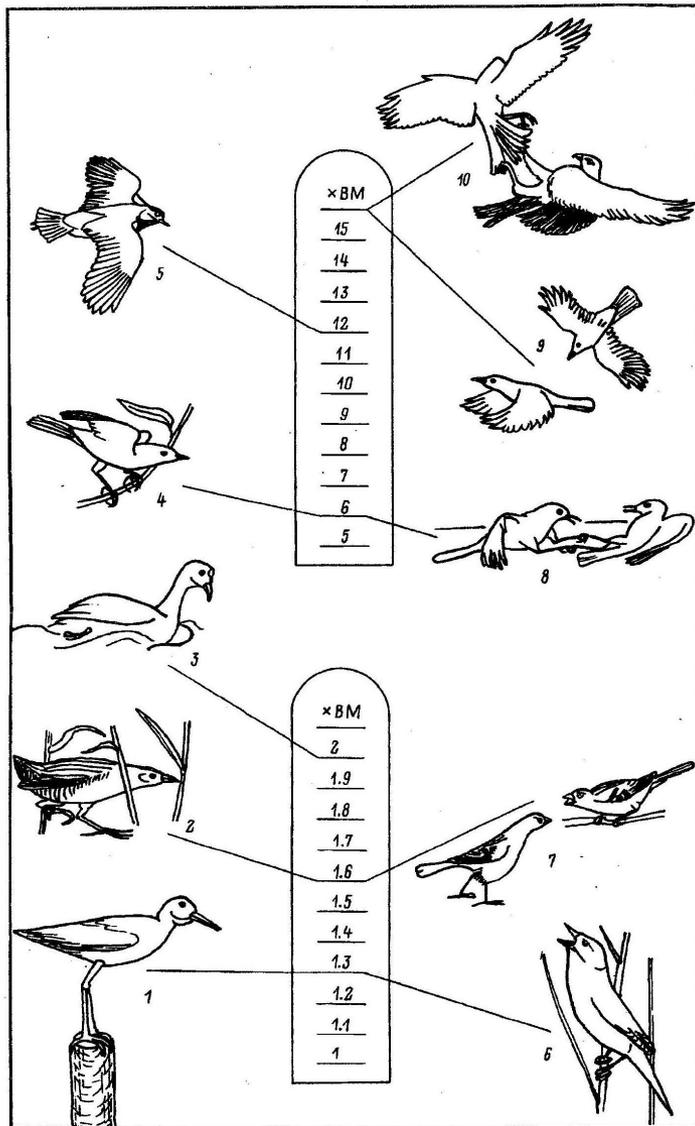


Энергетическая цена разных категорий полета птиц: парение и скольжение (1.3 *BM*), облегченный режим полета (6 *BM*), линейный активный полет (12 *BM*) и взлет, зависание, погоня (16 *BM*)



- 1 – сексуальные демонстрации на поверхности
- 2 - - " – в воздухе
- 3 – спаривание
- 4 – ритуальное кормление
- 5 – сопровождение самки на месте
- 6 - - " - пешком
- 7 - - " - перпархиванием
- 8 - - " - в полете

Энергетические цены ($\times BM$) основных элементарных форм активности, из которых складывается брачное поведение.



Формы патрулирования:

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

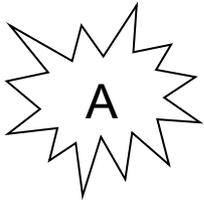
Формы агрессивных контактов:

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

Энергетические эквиваленты главных элементов территориального поведения

Расхождение биоэнергетиков по 3 основным вопросам:

1. Что определяет структуру DEB и величину DEE?



DEB = \sum затрат энергии на все активности. DEB таков, как он сложится.

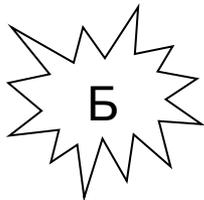
Расход E/час на кормежку ~ одинаков. Если световой день короткий, то сокращаются суточные затраты энергии на кормежку. И наоборот....

Если время полета увеличивается, то увеличиваются суточные затраты энергии (= DEB).

DEB в природе >>> DEB в неволе (в клетке).

King, 1974

Walsberg, 1977



DEB присущ виду, как и BMR, - это найденная в ходе отбора суточная порция энергии. Эту энергию птица стремится ежедневно получить с пищей и израсходовать. Пока это возможно, колебания затрат на одни активности компенсируются изменением затрат на другие.

Если световой день увеличивается, то уменьшаются средние за час затраты E.

Без учета затрат на терморегуляцию

DEB в неволе (в клетке) ~ опимальному DEB в природе .

По энергетическим затратам птицы более сходны, чем по морфологии и поведению!

Дольник,

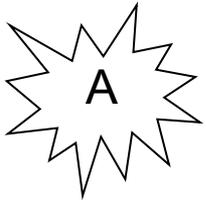
Ильина,

Kendeigh,

Drent, Daan

Расхождение биоэнергетиков по 3 основным вопросам:

2. Стремятся ли птицы к минимизации затрат E?

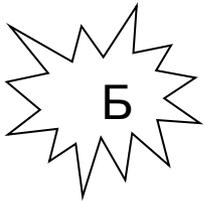


Shoener, 1971

Принцип экономии. Организм = машина, работающая лучше при min затратах E.



DEB в клетке <<< DEB в природе.



Постоянная суточная порция E в обычных условиях достаточна для самоподдержания и даже **избыточна**.

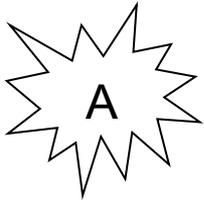


При благоприятных условиях часть энергии расходуется **без утилитарной цели**. В клетке – это рассеивание энергии на неутилитарное поведение, разные формы спонтанной активности.
DEB в клетке \sim DEB в природе

Дольник,
Ильина,
Kendeigh,
Drent, Daan

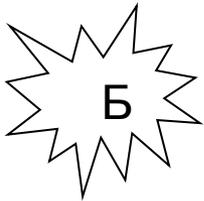
Расхождение биоэнергетиков по 3 основным вопросам:

3. Как экстраполировать физические модели, рассчитанные в лабораторных исследованиях, на процессы в природе?



Энергетика в природе = f (физических законов)
и предсказуема на основании простых исследований в лаборатории.

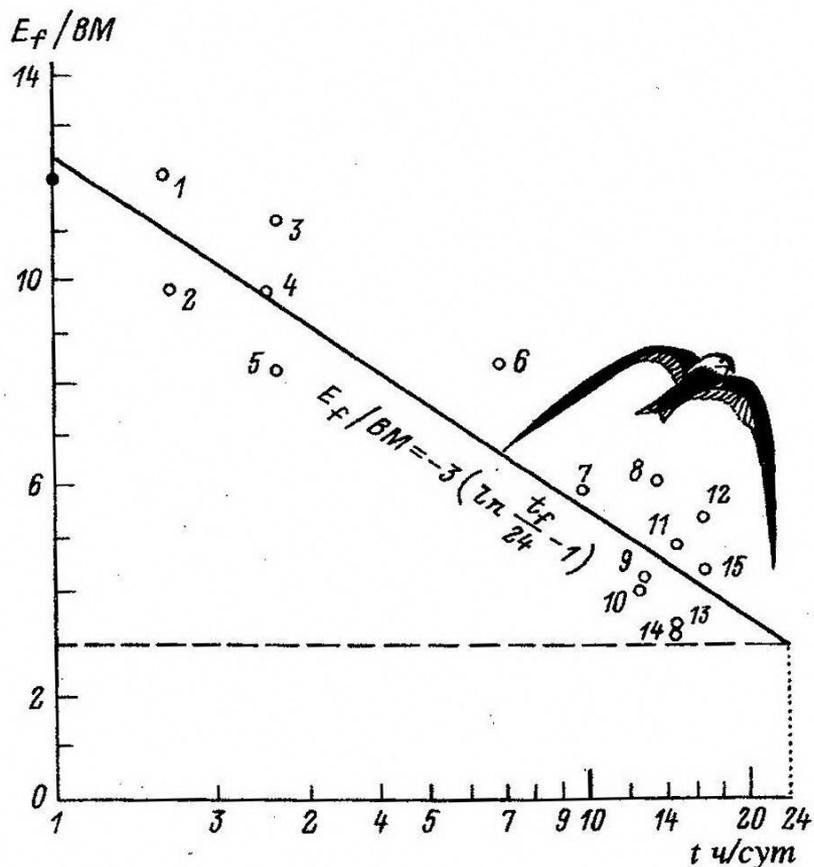
.....
DEB многолетающих >> DEB малолетающих



Широкая возможность выбора решений и комбинаторика.
Конечный результат \neq теоретически ожидаемому, основанному на простых моделях.

.....
DEB многолетающих = max DEB малолетающих, т.к.

- у многолетающих – низкая цена полета;
- они экономят энергию на других формах активности;
- экономят на TR.



- 1,2 – *Sturnus vulgaris*
- 3 – *Merops viridis*
- 4 – *Larus atricilla*
- 5 – *Asio otus*
- 6 – *Hirundo tahitica*
- 7 – *Riparia riparia*
- 8 – *Progne subis*
- 9,10 – *Hirundo rustica*
- 11,13,14 – *Delichon urbica*
- 12 – *Apus apus*
- 15 – *Sterna fuscata*



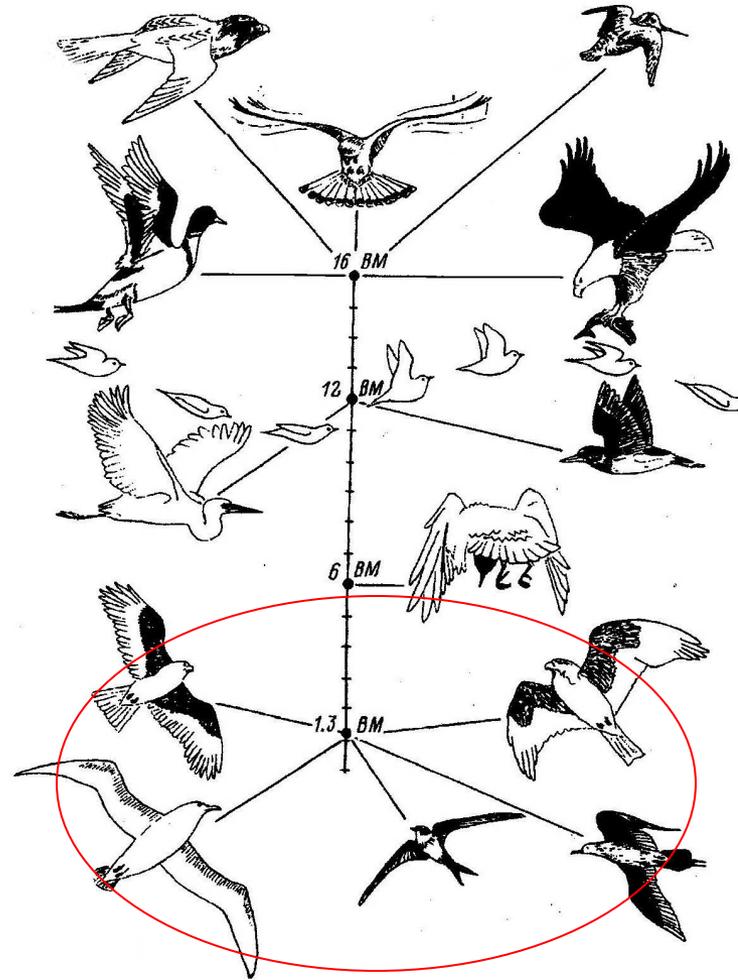
Энергетическая цена полета (E_f/BM) у птиц с разной продолжительностью полета (t_p ч/сут)

- - средняя цена полета у птиц, летающих менее 1,5 ч/сут (11 видов)
- - см. список справа.

Прерывистая линия - предсказываемая мощность полета при $t_f = 24$ ч/сут.

Ось абсцисс - логарифмическая, ось ординат - линейная.

Использованы видовые уровни базального метаболизма (а не предсказанные уравнением Лазиевского - Даусона)



Энергетическая цена разных категорий полета птиц: парение и скольжение (1.3 *BM*), облегченный режим полета (6 *BM*), линейный активный полет (12 *BM*) и взлет, зависание, погоня (16 *BM*)

Чтобы птицы могли контролировать
свой DEB,
их DTB и DEB должны содержать
РЕЗЕРВЫ времени и энергии



Затраты времени птицами при самоподдерживающем существовании в естественной обстановке

Форма деятельности	Затраты времени, ч/сут		
	минимальные	средние	максимальные
<u>Кормежка</u>	3.8	6.3	12
<u>Комфортное поведение</u>	0.5	1.1	4
Питье	0.1	0.1	0.1
<u>Охрана территории</u>	—	0.25	2.6
Внутривидовые контакты	0.01	0.19	1
Избегание врагов	—	0.25	4.3
<u>Полеты на ночевку</u>	—	} 0.2	0.4
<u>Строительство и запасание</u>	—		
Готовность действовать	—	1.7	8.8
Дневной отдых	0.5	1.2	3.9
В с е г о за светлую часть дня	5.01	11.29	37.1



Затраты энергии птицами на самоподдерживающее существование в природе

Форма деятельности	Затраты энергии, $\times BM$		
	минимальные	средние	максимальные
<u>Кормежка</u>	0.33	0.61	1.05
<u>Комфортное поведение</u>	0.03	0.06	0.21
Питье	0.001	0.001	0.001
<u>Охрана территории</u>	—	0.06	0.5
Внутривидовые контакты	0.02	0.24	0.05
Избегание врагов	0.005	0.04	0.68
<u>Полеты на ночевку</u>	—	0.08	0.235
Строительство и запасание	—		
Готовность действовать	—	0.09	0.477
Дневной отдых	0.0023	0.06	0.182
<u>Ночной сон</u>	0.792	0.529	—
В с е г о за сутки	1.18	1.56	—

MIN времени на любую из активности – 5 час $E = 1.2 \text{ BMR}$

MAX времени - не хватает 24 часов

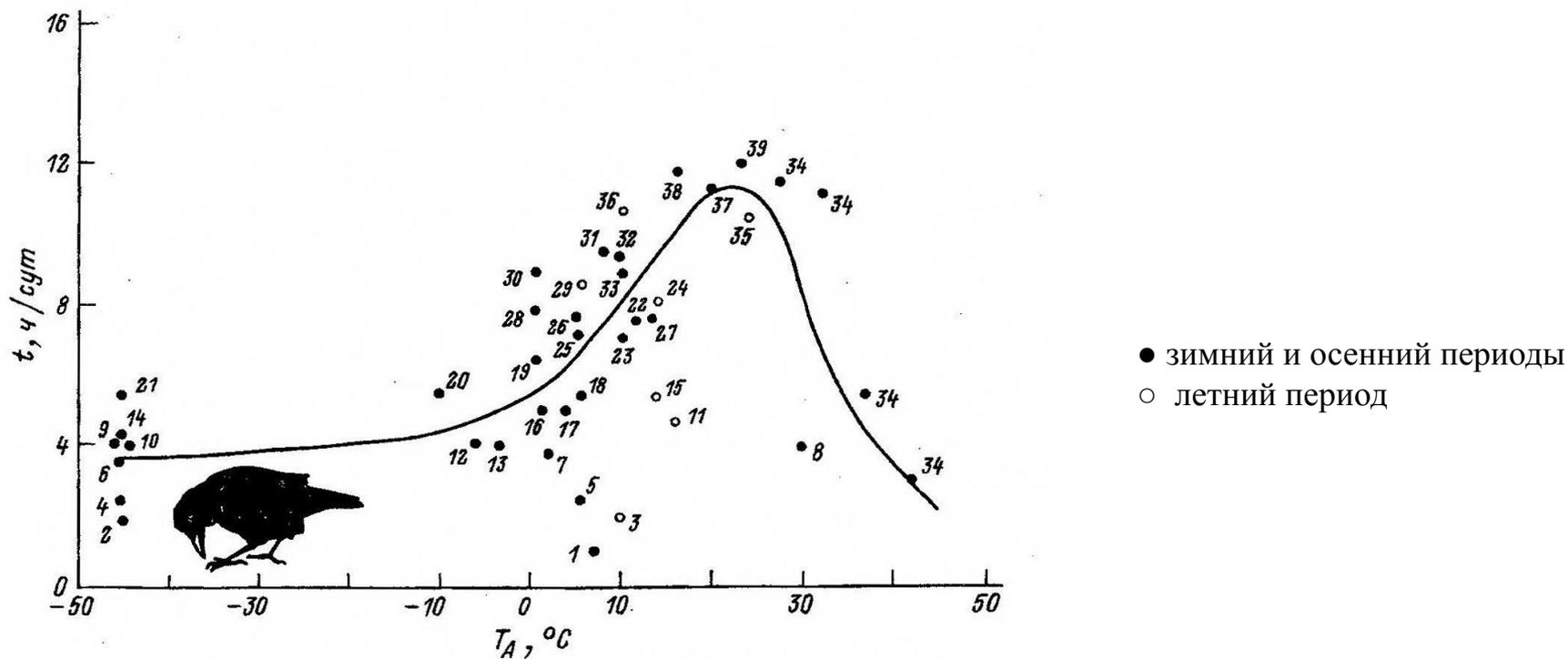
Возможна комбинация максимальных затрат времени на некоторые из активностей - 20 час $E = 2.5 \text{ BMR}$

При $T = 5 - 20$ часов и без затрат на терморегуляцию
 $E = 1.2 - 2.5 \text{ BMR}$

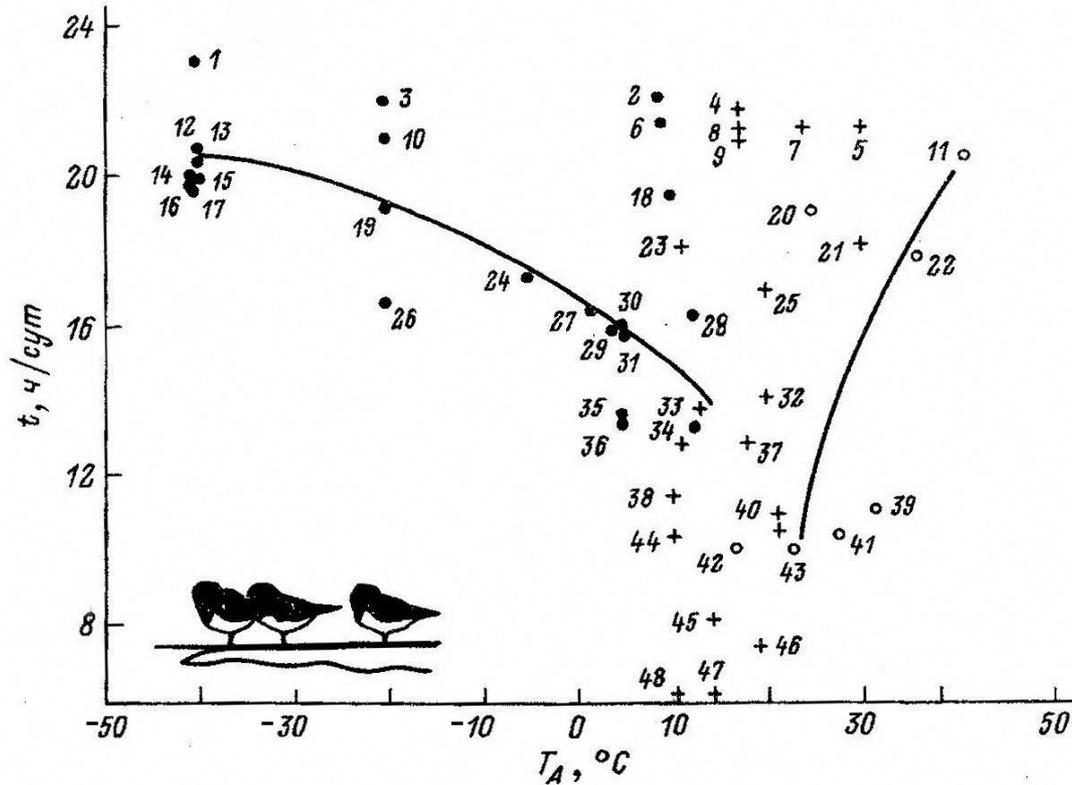


Короткий световой день в
высоких широтах; зимой;
при низкой T_a

Длинный световой день в
умеренных широтах; летом;
при высоких T_a



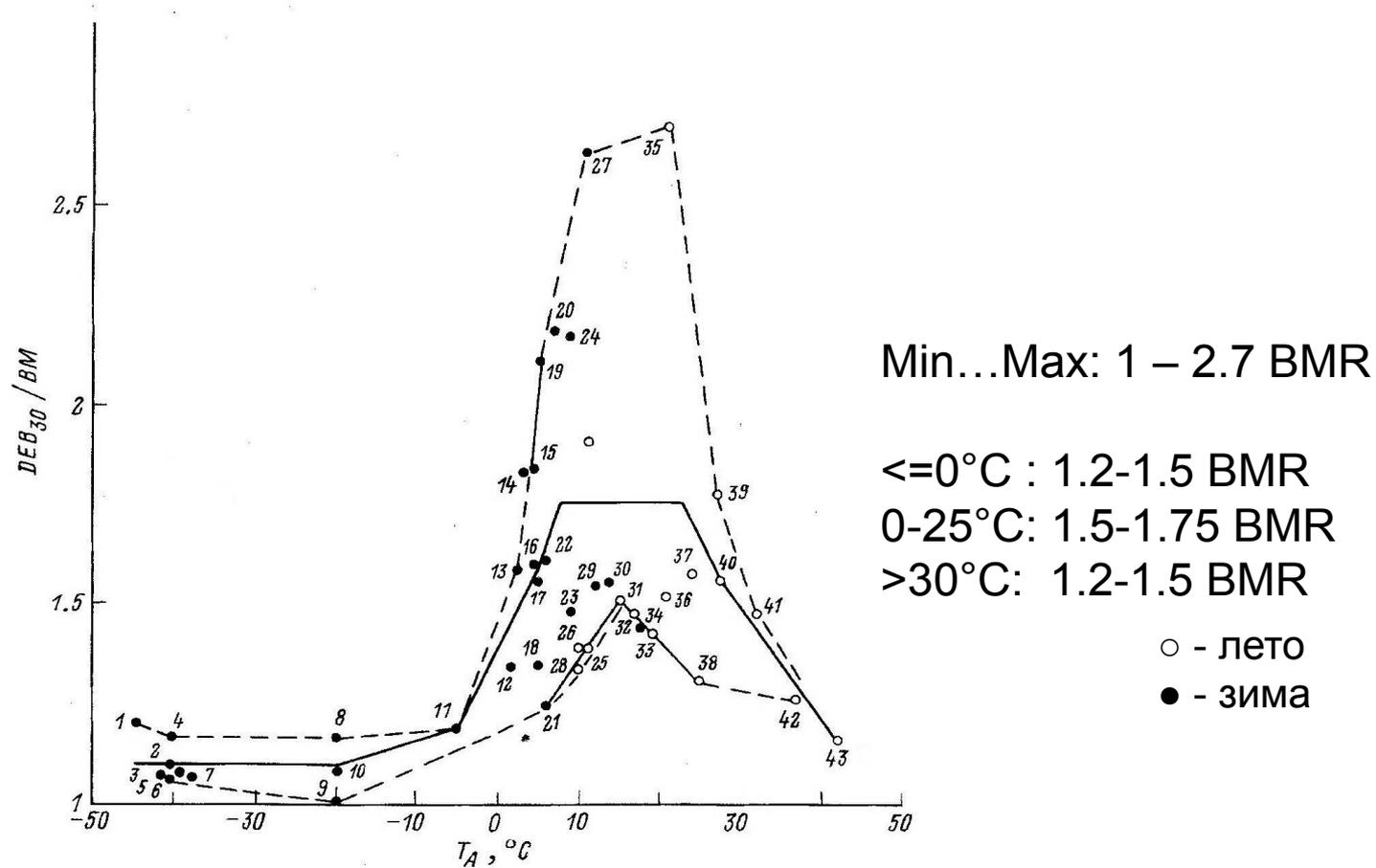
Продолжительность (t , ч/сут) кормежки, поддерживающей индивидуальное существование, у свободноживущих птиц при разной температуре среды (T_A)



- - позднее лето и осень
- - зима
- + - сезон размножения и неопределенные сезоны

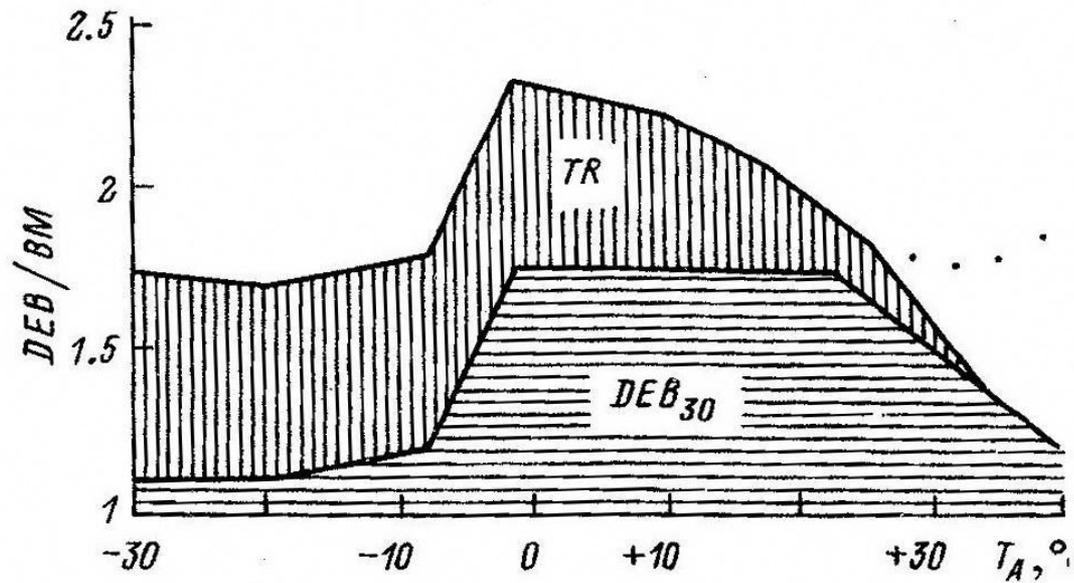
Время (t , ч/сут), проводимое птицами без движения в нерепродуктивные сезоны при температуре среды (T_A).

Левая линия – при низкой температуре, правая - при высокой.



Затраты энергии на самоподдержание (DEB_{30}/BM ; без затрат на терморегуляцию) свободноживущими птицами при разной температуре среды (T_A) (по данным бюджетов времени).

Сплошная линия - средние значения, прерывистые линии ограничивают изменение диапазона вариации

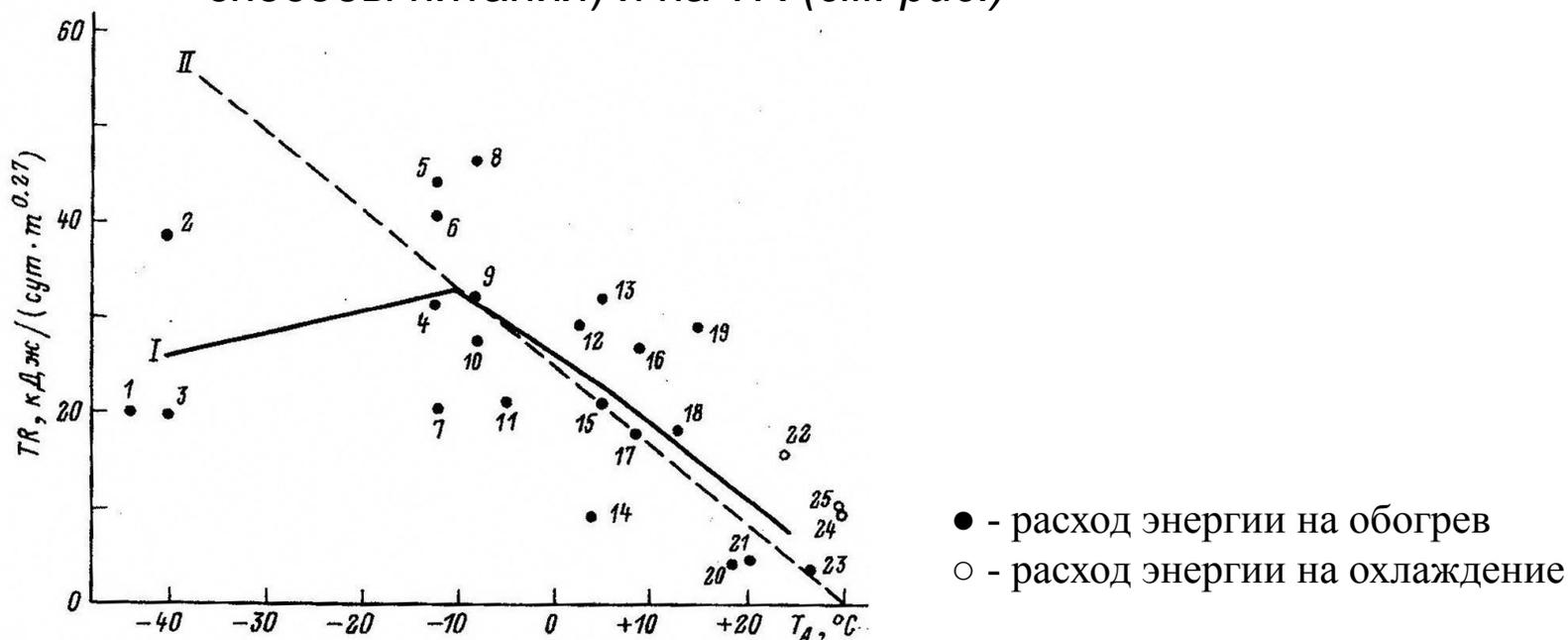


Энергия самоподдержания (DEB/BM) и ее структура у разных видов птиц в зависимости от температуры обычной для них среды обитания ($T_A, ^\circ C$).

DEB_{30} – энергия самоподдержания без затрат на терморегуляцию,

TR – затрата энергии на терморегуляцию, *пунктир* – затраты энергии на самоохлаждение.

Виды, постоянно обитающие при низких T_a , имеют низкие затраты на кормежку (энергетически дешевые способы питания) и на TR (см. рис.)



Расход энергии на терморегуляцию [TR , кДж/(сут·м^{0.27})] у 25 видов свободноживущих птиц.

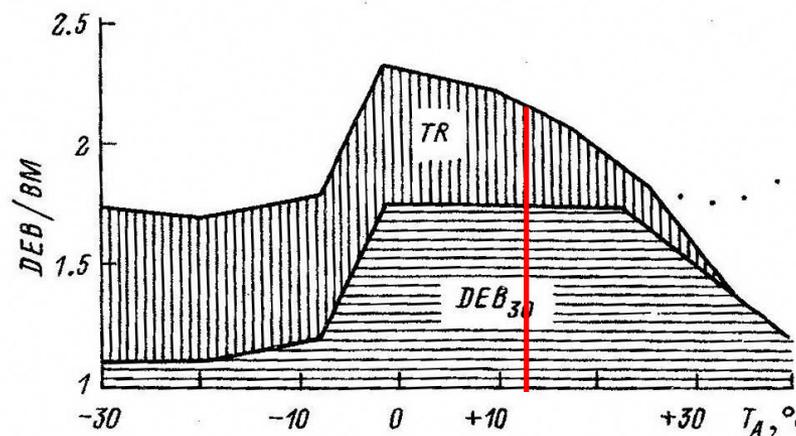
I – средние значения

II – расход энергии, предсказываемый уравнениями Кенди с соавт. (1977), полученными по данным о живущих в клетках птицах.

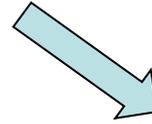
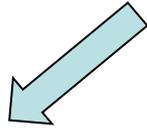
Жизнь в комфортных температурных условиях - энергетически дорогая!!!

За счет чего в этих условиях увеличивается DEB?

- >-ся время прямого НИЧЕГОНЕДЕЛАНИЯ (~ на 0.7 час/сутки);
- >-ся время комфортного поведения, **внутривидовых и межвидовых контактов**, факультативных форм активности и кормежки, причем эффективность кормежки падает!



Скрытое «безделье»



Пассивное

(расходуется много времени,
но мало E)

Постоянство DEV за счет
неэнергоемких активностей,
«пожирающих» время:

- Отдых,
- Чистка,
- «Исследовательская» деятельность,
- Малоэнергоемкие формы кормежки

Активное

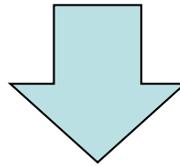
(расходуется мало времени,
но много E)

Постоянство DEV за счет энергоемких
активностей:

- Полеты,
- Социальные контакты,
- Энергоемкие формы кормежки

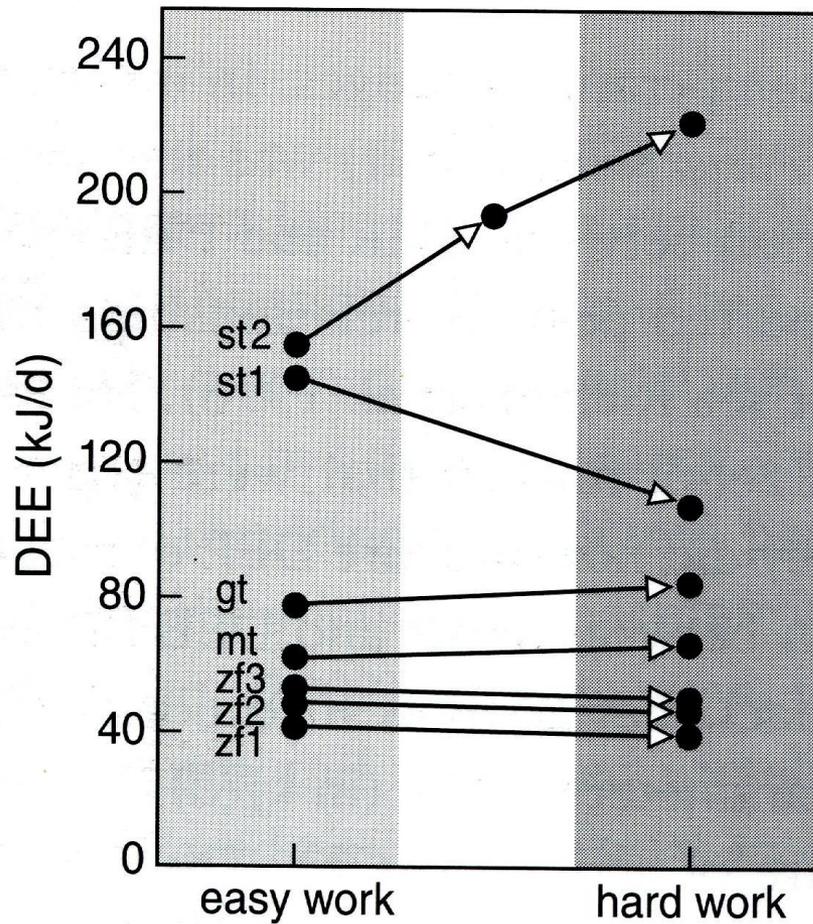
В клетках: EM_{30} (kJ/day) = $5.79 m^{0.66}$

В природе: DEB_{30} (kJ/day) = $5.73 m^{0.66}$



Потребление пищи в клетках = E , необходимой для самоподдержания в природе!! Т.е., в клетках птицы переедают относительно нужд самоподдержания и вынуждены рассеивать E через доступные им формы активности.

В природе – то же самое?

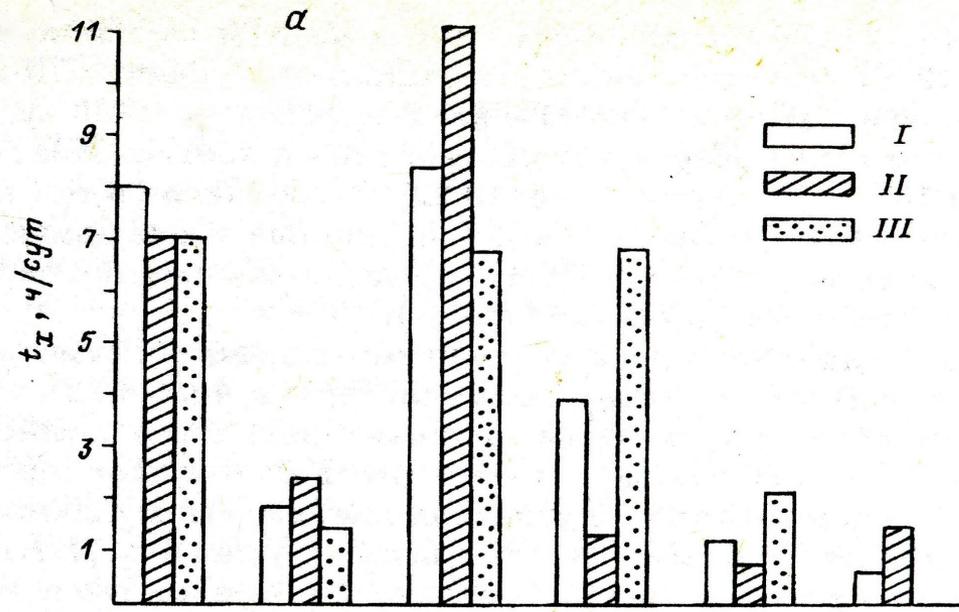


zf1, zf3 – зебровые амадины
 st1, st2 – скворец
 gt – большая синица
 mt – черноголовая гаичка



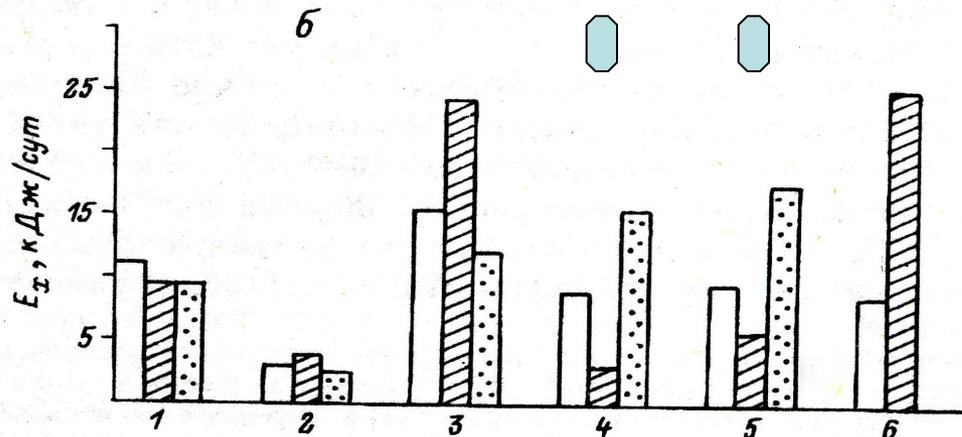
Суточные затраты энергии птиц при разных экспериментально заданных уровнях работы.

(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).



I – 57.2 kJ/day
II – 67.6 kJ/day
III – 54.4 kJ/day

- 1 – ночной отдых <
- 2 – дневной покой <
- 3 – поза готовности и комфортное поведение
- 4 – ходьба и прыжки >
- 5 – перепархивание >
- 6 – полеты, зависание в воздухе



Перестройка структуры суточных бюджетов самцов *Fringilla coelebs* в зависимости от условий обитания (по: Ильина, 19..). *а* – бюджет времени (t_x , ч/сут), *б* – бюджет энергии (E_x , кДж/сут). *I* – в природе, *II* – в вольере, *III* – в клетке (по: Ильина, 1982)

Заключение или завет В.Р. Дольника

- Минимальный уровень потребления энергии птицами в клетке (EM_{30}) отражает расход энергии в природе;
- EM_{30} не равен сумме необходимых в клетке затрат, а воспроизводит уровень потребления энергии, обычный для птиц в природе;
- Чтобы EM_{30} в клетке $\square = DEB_{30}$, надо увеличить возможности активного безделья (в форме полета и порхания), т.е. ВСЕГО-ТО увеличить размер клетки))))

