

## ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ И ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ПРЕДПОСЫЛКИ ОСВОЕНИЯ ПТИЦАМИ УМЕРЕННЫХ И ВЫСОКИХ ШИРОТ ЕВРАЗИИ

**В.М. Гаврилов**

Кафедра зоологии позвоночных и Звенигородская биологическая станция  
им. С.Н. Скадовского, Биологический факультет МГУ им. М.В. Ломоносо-  
ва, 119992, Москва, Россия; e-mail: vmgavrilov@mail.ru

Фактический материал исследования составляют полученные в течение нескольких десятилетий оригинальные данные об энергетической организации более 150 видов птиц (Gavrilov, 1997). В результате многолетней экспериментальной работы создана новая, тщательно разработанная унифицированная система энергетических параметров, полно характеризующая терморегуляцию и энергетический метаболизм гомойотермных животных (Гаврилов, 1994а; Gavrilov, 1997, 1999). Впервые экспериментально установлена взаимосвязь параметров энергетики птиц, математическое выражение которой в виде нового уравнения позволяет описывать метаболизм животного при любой температуре среды и при любом уровне активности (Гаврилов, 1994а-г, 1995в, 2000а,б, 2004). Одновременное определение расхода энергии в покое и при активности позволило прямо определить эффективность перевода метаболической мощности в механическую и описать принцип компенсации терморегуляционных потерь тепла при совершении животным активности (Гаврилов, 1994 б,г, 1995 а,б, 1996 а,б). Совокупность полученных экспериментальных данных о фундаментальной энергетике птиц, исследования формирования территориальных связей у птиц (Гаврилов и др., 1999), наряду с исследованиями формирования миграционного состояния (Дольник и др., 1967, 1969, 1974; Блюменталь и др., 1967; Дольник, Гаврилов, 1975, Гаврилов, Дольник 1976; Гаврилов 1976; Gavrilov, 1994) позволяют предложить некоторые эволюционные и экологические реконструкции, основанные на их теоретическом обосновании и анализе

литературных источников (Brodcorb, 1971; Peters, 1983; Calder, 1984; Дольник, 1995).

Обретение в Мезозое птицами гомойотермии существенно расширило их поведенческий репертуар и длительность активности. Гомойотермия — поддерживаемое организмом постоянство внутренней температуры тела, — создаёт автономную внутреннюю окружающую среду для всех клеток и органов птиц. При этом птица перестаёт зависеть от температурных колебаний во внешней среде, что существенно расширяет возможные экологические ниши видов.

Температурный режим играет роль основного условия в жизни растений и пойкилотермных животных, и уже через посредство этих организмов, создающих для птиц укрытия и пищу, влияет на их жизнь. Не менее велико и непосредственное влияние температуры, хотя теплоизолирующий механизм тела птиц обеспечивает известную выносливость к отклонениям температуры воздуха от нормальной для вида.

Птицы имеют много более высокий уровень аэробного метаболизма, обеспечивающий такие поведенческие проявления, которые невозможны для низших позвоночных. Кроме этого, их гомойотермное состояние, высокая и стабильная температура тела даёт им возможность избегать замедляющего влияния низких температур на метаболическое обеспечение поведения и уровень метаболизма. Как бы не определять поведение — это отношение животного со средой, куда в первую очередь входит движение. Сколь угодно сложное целенаправленное поведение возможно только при аэробном метаболизме.

Возникновение гомойотермии открыло много новых возможностей для птиц. Достижение такого уровня длительной утилизации энергии позволило иметь более продолжительную активность, а её сенсорное обеспечение усложнило и разнообразило поведенческий репертуар птиц и позволило им завоевать практически всю пригодную для жизни часть биосферы. Именно это позволило иметь протяжённые миграции и надёжные системы ориентации и навигации.

Способность к протяжённым миграциям позволила птицам сезонно использовать обширные пространства Евразии. Тем не менее, видов птиц, которые могли бы успешно круглогодно существовать в высоких и умеренных широтах, немного. Поэтому для того, чтобы использовать сезонно появляющиеся в большом количестве пищевые ресурсы, необходимы определённые приспособления. Основной способ приспособления у птиц — сезонные миграции. Это регулярное, ежегодное перемещение всей или части популяции из гнездового ареала в зимовочный с обязательным возвращением хотя бы части птиц обратно. Миграции птиц — один из способов адаптивной радиации, особенно распространённый в этом классе животных благодаря их преадаптированности к выработке именно такой формы реакции на сезонные колебания условий среды. Эта исходная преадаптированность заключается в следующих особенностях птиц: способность к полёту и, как следствие, быстрому дальнему перемещению в воздушном океане; высокая скорость метаболизма и, благодаря этому, неизбежно развитая способность быстрого резервирования и расхода энергии; развитая способность к ориентации, всегда необходимая столь подвижным животным; тенденция к строгой окологодовой цикличности размножения и линек, делающая популяцию на определённую часть года свободной от репродуктивных процессов и привязанности к гнездовым территориям; широкое использование для контроля годовых циклов фотопериодизма и, как следствие, способность к использованию астрономического календаря для опережающей события реакции на сезонную цикличность условий сначала в местах обитания, а позднее и в любой другой избранной точке планеты.

Набор этих особенностей даёт преимущества отбору в направлении миграций по

сравнению с отбором в направлении иных сезонных адаптаций (зимней спячке, комплексу морфофизиологических приспособлений для питания особой пищей, потенциально доступной в неблагоприятный сезон года, и т.п.). Миграции адаптивны, так как обеспечивают виду возможность гнездиться на территориях, не пригодных для круглогодичного пребывания.

Перелётные популяции формируются, как правило, в результате расширения ареала вида на территории с неудовлетворительным для жизни в один из сезонов года климатом; возникновение миграций под влиянием изменения условий в центральной части ареала — более редкий случай. Места зимовок, трассы и сроки пролёта адаптивны к современным условиям и за редкими, не проверенными исключениями не носят такой печати историзма, какая характерна, например, для миграций рыб. Энергетическая цена перелёта на места зимовки и обратно оказалась равна энергетической плате за терморегуляцию в случае зимовки в гнездовом ареале. Таким образом, миграции не дают популяции ни перерасхода, ни экономии энергии по сравнению с оседлым образом жизни. Это снимает энергетический запрет с перехода от оседлого к перелётному образу жизни и обратно. Такие переходы в истории отрядов, семейств, видов и популяций могли совершаться неоднократно. Поэтому мы не видим никакой связи между систематическим положением видов и их перелётностью. Позволительно считать, что каждый вид сам способен под давлением отбора стать перелётным. Задачи, которые необходимо при этом решить (т.е. адаптации, которые необходимо выработать), неизбежно оказываются сходными. Это способность к отлёту, предваряющему биологически важное изменение внешних условий; способность к длительному безостановочному полёту над экологическими барьерами; способность к определению и сохранению курса полёта и прекращению его, когда цель достигнута.

Зимовочные ареалы популяций, как правило, удалены от гнездовых ареалов настолько, насколько удалены зимой территории, предоставляющие возможность виду использовать свои экологические ниши. Так, питающиеся активными насекомыми птицы зимуют в тропическом и субтропическом поясах,

а способные находить зимующих насекомых (например, синицы, королики, пищухи) могут зимовать в высоких широтах. Зерноядные птицы, собирающие семена на земле, зимуют южнее границы сплошного снегового покрова, а собирающие не опавшие семена деревьев и сорняков (многие *Carduelinae*) могут зимовать и в зоне сплошного снегового покрова, и т.п.

Исследования формирования территориальных связей у птиц (Гаврилов и др., 1999) позволяет предложить несколько иное объяснение биологического смысла миграций птиц. Общепринята точка зрения, что миграции птиц позволяют иметь численность, соответствующую оптимальному, а не пессимальному сезону. Но при миграционном образе жизни вид не образует глубоких биоценотических связей ни в гнездовом ареале, ни в зимовочном. В этом случае не происходит фактического расширения ареала вида. Большинству североамериканских и европейских птиц свойственны сезонные миграции. Достаточно сказать, что из 590 видов сухопутных птиц Палеарктики около 40% зимуют за её пределами. Такое же соотношение и в Неарктике. Собственно говоря, назвать перелётными в той или иной степени можно около трети птиц мировой фауны, а число птиц, участвующих в сезонных миграциях, составляет не один десяток миллиардов. Миграции птиц наиболее отчётливо выражены в Северном полушарии, где зимой большие части суши покрываются снегом и льдом. Немалое число птиц евразийских и североамериканских видов проводит зиму в тропиках Африки и Южной Америки. Но совсем небольшое число видов из этих мест улетают в Северное полушарие на период между двумя гнездовыми сезонами. Они откочёвывают к северу, к экватору, и даже те считанные виды, которые его пересекают, остаются неподалёку от него. Исключение составляют некоторые южные морские птицы, которые в зимний период не только пересекают экватор, но и добираются до арктических морей — **Вильсонова качурка** (*Oceanites oceanicus*), **большие пестробрюхие буревестники** (*Puffinus gravis*) с о-вов Тристан да Кунья прилетают к берегам Норвегии, **серые буревестники** (*P. griseus*) с островов возле мыса Горн прилетают в северное лето к берегам Гренландии. Но можно считать, что в пери-

од зимовки все сухопутные птицы Земли занимают все пригодные местообитания, и так как мигрирующие виды не пытаются размножаться в зимовочных ареалах, логично предположить, что биологическая ёмкость всех пригодных для птиц местообитаний близка к насыщению. Отсюда численность мигрирующего вида определяется биологической ёмкостью местообитаний зимовочного ареала. Следовательно, миграционный образ жизни не даёт серьёзных преимуществ в масштабе освоения биоты Земли. Мигрирующие виды являются потребителями продукции, которая в летний период в избытке появляется в высоких и умеренных широтах, а для использования этой продукции там нет потребителей. В то же время они — резерв биоты Земли, если произойдет изменение условий, при которых станет возможным резидентное существование вида на новых территориях.

В отношении температуры внешней среды мы имеем среди птиц, как и других животных, разные степени тепло- и холодолюбивости, стено- и эвритермии. Приспособляемость птиц к температурным условиям может быть весьма значительна. В области Верхоянского полюса холода с температурами до  $-70^{\circ}\text{C}$  зимуют **каменные глухари** (*Tetrao parvirostris*), **кукши** (*Perisoreus infaustus*), **сероголовые гаички** (*Parus cinctus*) и некоторые другие виды. С другой стороны, в пустынях Средней Азии мы имеем довольно разнообразную фауну птиц, живущую при температуре воздуха, доходящей до  $+50^{\circ}\text{C}$  и температуре почвы, поднимающейся до  $+70^{\circ}\text{C}$ . Известна разнообразная и довольно богатая фауна холодных плоскогорий Тибета и Памира со средними температурами летом до  $+14^{\circ}\text{C}$  и зимой до  $-18^{\circ}\text{C}$ , указывающими на весьма суровые континентальные условия, которые могут выносить местные птицы. Эти резкие границы выносимых температур возможны только благодаря развитию высокой степени гомойотермии, высокой способности изменять теплоотдачу как вазомоторными реакциями, так и используя оперение. Перьевой покров птиц обладает прекрасными изоляционными свойствами, он пронизан большим количеством воздуха, лёгкий и упругий, он задерживает рассеивание тепла, излучаемого телом. Наибольшей плотности этот покров достигает в зимнее время, накануне которого он вырастает на смену более рыхлому

летному перу. Зимнее оперение у зимующих на севере видов отличается большей длиной и густотой и большим количеством пуховых перьев. Наиболее тёплое оперение свойственно видам, постоянно обитающим в холодном климате. Общеизвестны высокие согревающие свойства гагачьего пуха, ценимого особенно для авиационных шлемов и курток, требующих высокой лёгкости и повышенных согревающих качеств. Высоко ценятся также и перьевые и пуховые шкурки северных гагар, кайр, лебедей и гусей. Это тёплое зимнее оперение у некоторых птиц, например у тетеревиных, заменяется на лето более лёгким пером, лишённым базальных пуховых частей. Существенной защитой от холода является также толстый подкожный жировой слой, накапливаемый к зиме многими северными птицами. В том же ряду и наблюдающееся увеличение размеров птиц в холодных континентальных странах в сравнении с особями того же вида или их близкими родичами из более южных и мягких в климатическом отношении районов. Эта закономерность, известная под названием правила Бергмана, обеспечивает более выгодное в холодном климате соотношение между поверхностью тела, излучающего тепло, и его массой; увеличение размеров тела уменьшает это соотношение. Помимо размеров, зимующие на севере птицы — как, например, тетеревиные в сравнении с фазановыми, — обладают более округлым компактным телом, более плотной и короткой шеей и иногда более укороченными конечностями и клювом. Примерами, подтверждающими правило Бергмана, являются **белая куропатка** (*Lagopus lagopus*) с самыми крупными расами на Новосибирских о-вах и в степях Казахстана и самыми мелкими — в средней части Европейской России и в юго-восточной Сибири, или **толстоклювая кайра** (*Uria lomvia*) в сравнении с **тонкоклювой** (*U. aalge*). Усиленный расход тепла в холодном климате компенсируется также большим потреблением пищи в сравнении с потреблением её в теплое время года (или в тёплых странах). Можно считать, что именно эти виды и увеличивают общий ареал для птиц.

Из экспериментальных данных следует, что функциональное значение повышения минимальной метаболической мощности как в процессе эволюции, так и на индивидуальном уровне должно выражаться в увеличении

внешней работы, приводить к увеличению максимального метаболизма существования, потенциальной продуктивной энергии и, как следствие, к увеличению продуктивности (Гаврилов, 1998, 2004). Эволюция гомойотермии в литературе обсуждается почти целиком в связи с преимуществами стабильной температуры тела (суточная активность, функционирование ферментов, устойчивость к замораживанию) и терморегуляции.

Я, вслед за Беннетом (Bennet, Ruben, 1979), полагаю, что терморегуляция не является единственным селективным преимуществом при образовании гомойотермии и, возможно, была даже не исходным фактором для её возникновения. Этот процесс был прямо связан с развитием высокой активности, которая обеспечивалась бы аэробным метаболизмом. Мы попытались показать, как возникновение гомойотермии отразилось на последующей эволюции и экологии птиц. Мы полагаем, что возникновение гомойотермии было прямо связано с развитием высокой активности, которая обеспечивалась бы аэробным метаболизмом. Увеличение потребления пищи в 5–20 раз у гомойотермных птиц во столько же раз увеличивает стоимость их существования. Трудно допустить, что такое возрастание метаболизма происходит только для терморегуляционных целей, особенно на начальных этапах эволюции гомойотермии птиц, когда оно было неэффективным для установления термостабильности. Такая перестройка особенно нежелательна, поскольку гомойотермия птиц развивалась в раннем Мезозое — наиболее термостабильном периоде истории Земли. Мы полагаем, что возрастание аэробной мощности и стабильность температурных условий для работы нервной системы, позволившие её эффективное развитие, были главными селективными факторами во время становления гомойотермии и, что именно это обеспечивает метаболическую и сенсорную поддержку возросшей активности. В то же время среди класса птиц один отряд воробьиных обладает минимальной метаболической мощностью в 1.5 раза выше, чем у представителей других гомойотермных животных — остальных отрядов птиц и всего класса млекопитающих. Тем не менее причины, по которым произошло увеличение минимальной метаболической мощности у воробьиных птиц, остаются невыясненными.

Обширные пространства Евразии заняты лесами. Воробьиные птицы — преимущественные обитатели лесных биоценозов, и в умеренных и высоких широтах вынуждены совершать миграции. Эти два обстоятельства требуют от летающих животных полёта, во-первых, маневренного и с небольшой скоростью, чтобы уверенно передвигаться в лесу и осваивать его, а во-вторых, длительного, чтобы совершать дальние миграции. Видимо, именно эти два фактора вызвали у воробьиных птиц повышение минимальной метаболической мощности: необходимость снижать скорость для освоения лесных биоценозов и необходимость совершать миграции. Возможно, что это не всегда миграции в строгом значении термина. Важно, что воробьиные птицы оставили возможность совершать достаточно длительный полёт, который может быть либо миграционным, либо кормовым. Известно, что и в тропической, и в субтропической зоне имеется определённая сезонная цикличность в появлении тех или иных кормов, существует смена засушливых и дождливых сезонов, и в этих зонах воробьиные птицы совершают довольно значительные перемещения, а некоторые виды в определённые сезоны перемещаются из лесов в сельскохозяйственные угодья и т.п. Поэтому воробьиные оставляют себе возможность совершать длительный полёт. В отличие от них, многие тропические, да и не тропические лесные неворобьиные сводят полёт к минимуму — это и дятловые, и попугаи. Лишь немногие из последних способны к сколько-нибудь длительному полёту. Поэтому, видимо, более точно говорить, что эволюционное повышение минимальной метаболической мощности у воробьиных птиц связано с их преимущественным обитанием в лесных биоценозах при сохранении ими способности к достаточно длительному полёту. Воробьиные птицы перешли к типу полёта, при котором крыло активно работает только на взмах вниз, при этом снижается скорость полёта. Такой тип полёта требует больше энергии в пересчёте на 1 г массы тела, но значительно повышает необходимую для передвижения в лесу маневренность. Чтобы при таком типе полёта совершать миграции, необходимо повышение энергетической обеспеченности организма, и поэтому произошло повышение базального метаболизма, т.е. основной мощности. Увеличение основ-

ной мощности, в свою очередь, значительно расширило эколого-энергетические возможности для видов с небольшой массой тела. Эколого-энергетическое превосходство воробьиных существенно в диапазоне размеров от минимальных до массы тела около 200 г. Это привело к тому, что лесные местообитания в умеренных широтах практически безраздельно заняты воробьиными птицами. В области средних размеров (200–800 г) энергетические возможности воробьиных и неворобьиных приблизительно одинаковы. Дальнейшее увеличение размеров (свыше 1 кг) даёт заметную и прогрессирующую выгоду неворобьиным птицам, и эта зона размеров целиком занята именно неворобьиными. Таким образом, можно полагать, что эволюционное повышение базального метаболизма у воробьиных птиц связано с их преимущественным обитанием в лесных биоценозах при сохранении способности к достаточно длительному полёту.

Возникновение гомойотермии с аэробным обеспечением длительной активности открыло много новых возможностей для птиц. Достижение такого уровня длительной утилизации энергии позволило иметь более продолжительную активность, а её сенсорное обеспечение усложнило и разнообразило поведенческий репертуар птиц и позволило им завоевать практически всю пригодную для жизни часть биосферы. Именно это позволило иметь протяжённые миграции и надёжные системы ориентации и навигации. Способность к протяжённым миграциям при изменении климата в конце Мезозоя — начале Кайнозоя, позволила птицам сезонно использовать обширные бореальные и тундровые пространства.

Оптимальная температура для продуктивных процессов достоверно ниже у воробьиных птиц, что обеспечивает им лучшее протекание продуктивных процессов при умеренно низких температурах среды и даёт возможность увеличивать продуктивную энергию по линии юг — север (эта закономерность наполняет энергетическим смыслом известное экогеографическое правило увеличения величины кладки на севере у воробьиных птиц).

Различающиеся показатели степени в уравнениях зависимости потенциальной, потенциальной продуктивной энергии и базаль-

ного метаболизма от массы тела указывают на большую располагаемую мощность существования у мелких птиц, особенно воробьиных. Это позволяет мелким формам воробьиных птиц, если они питаются доступным кормом, успешно существовать и при очень низких температурах.

Изучение сезонной циклики энергетических параметров показало, что акклиматизация птиц к низким зимним температурам, проявляющаяся в снижении оптимальной температуры для продуктивных процессов и расширении термонеutralной зоны, достигается у воробьиных изменением уровня базального метаболизма, а у неворобьиных — изменением коэффициента теплопроводности (Gavrilov, 1999c). Теплопроводность, помимо вазомоторных реакций, зависит от изменения качества оперения. Изменение качества оперения происходит только в результате линек, продолжительность которых у птиц достигает нескольких месяцев. Это длительный процесс, и поэтому сезонная акклиматизация путём изменения теплопроводности оперения должна более медленно реагировать на изменение условий существования, чем путём изменения уровня теплопродукции, т.е. уровня базального метаболизма. Более высокий уровень базального метаболизма у воробьиных птиц, кроме предложенной гипотезы о необходимости снижения скорости полёта, возможно, является ещё и результатом другого направления адаптаций к сезонности климата — не путём экономии энергии за счёт уменьшения теплоотдачи, а увеличивая теплопродукцию. Именно поэтому базальный метаболизм воробьиных имеет экологическую лабильность: он выше у птиц, обитающих в холодных условиях, и изменяется по сезонам года у одной и той же птицы в соответствии с температурным режимом. Высокая минимальная метаболическая мощность даёт преимущество в освоении всей биосферы, а не только лесных местообитаний. Минимальная метаболическая мощность или базальный метаболизм в свою очередь определяет и все другие уровни расхода энергии — максимальный потенциальный метаболизм существования, максимальный аэробный метаболизм и уровень внешней работы. Именно эти энергетические параметры определяют экологические возможности видов и, следовательно, их устойчивость к внешним

факторам. Таким образом, различия в базальном метаболизме, как у разных групп гомойотермных животных, так и у разных индивидуумов с равной массой тела внутри одной группы, должны привести к существенным отличиям по многим энергетическим параметрам, в первую очередь — по продуктивной и внешней работе и продуктивности. Различия в уровне базального метаболизма, особенно соотносённые с массой тела в степени  $3/4$  (именно так зависит от массы тела базальный метаболизм), могут служить хорошим показателем возможностей птиц к совершению внешней работы. Отношение базального метаболизма к массе тела в степени  $3/4$  может найти применение для оценки функциональных возможностей птиц разного социального статуса, разных фенотипов, служить количественной основой описания разнообразия особей в популяции.

Исследования поддержаны грантами РФФИ № 06-04-48412 и 06-04-48415.

## Литература

- Дольник В.Р., Гаврилов В.М., Езерскас Л.И. 1967. Биоэнергетика естественного миграционного полета птиц. — Итоги орнитологических исследований в Прибалтике. Таллин: 230–238.
- Блюменталь Т.И., Гаврилов В.М., Дольник В.Р. 1967. О причинах волнообразности миграций зяблика. — Сообщения Прибалтийской комиссии по изучению миграций птиц, №4. Тарту: 69–80.
- Дольник В.Р., Кекспайк Ю.Э., Гаврилов В.М. 1969. Биоэнергетика осеннего предмиграционного периода у зяблика. — Сообщения Прибалтийской комиссии по изучению миграций птиц, №6. Таллин: 81–90.
- Дольник В.Р., Гаврилов В.М., Дьяченко В.П. 1974. Биоэнергетика и регуляция осеннего предмиграционного периода у зяблика (*Fringilla coelebs*). — Исследования по биологии птиц. Тр. Зоологического ин-та АН СССР. Т. 55, Л.: 62–100.
- Дольник В.Р., Гаврилов В.М. 1975. Экологические и физиологические аспекты миграций птиц — Ориентация и миграция птиц. М.: 5–18.
- Гаврилов В.М., Дольник В.Р. 1976. Годовые циклы метаболизма, поведения и состава тела у перелетных и оседлых подвидов зяблика и домового воробья. — Орнитология, 12: 178–199.
- Гаврилов В.М. 1976. Эколого-физиологические основы миграции птиц. — Зоология позвоночных. Т. 9. Итоги науки и техники. М.: 82–133.
- Гаврилов В.М. 1994а. Общие закономерности влияния температуры на энергетику особи гомойотермного животного (на примере большой синицы *Parus major*, Passeriformes, Aves). — Доклады АН, 334 (1): 121–126.
- Гаврилов В.М. 1994б. Потенциальный и продуктивный суточный метаболизм у гомойотермных животных:

- соотношение с другими уровнями метаболизма и размерами тела, сезонные вариации у воробьиных и неворобьиных птиц. — Доклады АН, 338 (2): 264–270.
- Гаврилов В.М. 1994в. Способность птиц к изменению неиспарительной теплоотдачи и возникновение гомойотермии с образованием базального метаболизма. — Доклады АН, 339 (1): 130–136.
- Гаврилов В.М. 1994г. Потенциальный и продуктивный суточный метаболизм у гомойотермных животных: соотношение с другими уровнями метаболизма и размерами тела, сезонные вариации у воробьиных и неворобьиных птиц. — Доклады АН, 338 (2): 264–270.
- Гаврилов В.М. 1995а. Максимальный, потенциальный продуктивный и нормальный уровни метаболизма существования у воробьиных и неворобьиных птиц: I. Зависимость от температуры среды, связь с массой тела, сезонные вариации, соотношение с другими уровнями расхода энергии. — Зоол. журн., 74 (3): 102–122.
- Гаврилов В.М. 1995б. Максимальный, потенциальный продуктивный и нормальный уровни метаболизма существования у воробьиных и неворобьиных птиц: II. Связь с внешней работой, энергетические и экологические следствия. — Зоол. журн., 74 (4): 108–123.
- Гаврилов В.М. 1995в. Максимальный суточный уровень внешней работы у гомойотермных животных: связь с базальной метаболической мощностью и размерами тела птиц. — Доклады АН, 342 (5): 708–712.
- Гаврилов В.М. 1996а. Базальный метаболизм гомойотермных животных: 1. Шкала мощности и фундаментальная характеристика энергетики. — Журнал общей биологии, 57 (3): 325–345.
- Гаврилов В.М. 1996б. Базальный метаболизм гомойотермных животных: 2. Возникновение в эволюции, энергетические и экологические следствия. — Журнал общей биологии, 57 (4): 421–439.
- Гаврилов В.М. 1998. Причины повышения базального метаболизма в эволюции у воробьиных птиц. — Доклады АН, 358 (5): 703–707.
- Гаврилов В.М. 2000а. Как различия в базальном метаболизме отражаются в расходе энергии на самоподдержание и в энергетической эффективности существования у воробьиных и неворобьиных птиц? — Доклады АН, 371 (2): 269–273.
- Гаврилов В.М. 2000б. Что определяет показатель степени  $3/4$  при массе тела в аллометрических зависимостях для базального метаболизма у гомойотермных животных? — Доклады АН, 371 (3): 421–424.
- Гаврилов В.М. 2004. Сравнительная энергетика воробьиных и неворобьиных птиц: предельные размеры, энергетическая мощность, экологические следствия. — Орнитология, 31: 92–107.
- Гаврилов В.М., Керимов А.Б., Голубева Т.Б., Иванкина Е.В., Ильина Т.А. 1999. Энергетические аспекты формирования территориальности как сложной формы поведения и основы структурирования популяций у птиц. — Успехи современной биологии, 119 (3): 271–284.
- Дольник В.Р. 1995. Ресурсы энергии и времени у птиц в природе. СПб.: 360 с.
- Bennet A.F. 1976. Metabolism. — Biology of the Reptilians. C. Gens and W.R. Dawson (eds). Vol. 5, N.-Y.: 127–223.
- Bennet A.F., Ruben J.A. 1979. Endothermy and activity in vertebrates. — Science, 206 (4419): 649–654.
- Brodkorb P. 1971. Origin and evolution of birds. — Avian Biology. D.S. Farner and J.R. King (eds.). Vol. 1. N.-Y.: Academic Press: 19–55.
- Calder W.A. 1984. Size, function, and life history. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press, 484 p.
- Gavrilov V.M. 1994. Migrations and evolution of metabolism in birds. — The Ring, 16 (1–2): 22–37.
- Gavrilov V.M. 1997. Energetics and Avian behavior. — Physiology and General Biology Reviews. L., Harwood Academic Publishers: 225 p.
- Gavrilov V.M. 1999a. Ecological phenomena of Passeriformes as a derivative of their energetics. — Acta Ornithologica, 34 (2): 165–172.
- Gavrilov V.M. 1999b. Comparative energetics of passerine and non-passerine birds: differences in maximal, potential productive and normal levels of existence metabolism and their ecological implication. — Proc. 22 Int. Ornithol. Congr. N. Adams and R. Slotow (eds.). Durban: Johannesburg: BirdLife South Africa: 338–369.
- Gavrilov V.M. 1999c. Energy responses of passerine and non-passerine birds to their thermal environment: differences and ecological effects. — Avian ecology and behaviour, 3: 1–21.
- Gavrilov V.M. 2001. Thermoregulation energetics of passerine and non-passerine birds. — Орнитология, 29: 162–182.
- Gavrilov V.M., Dolnik V.R. 1985. Basal metabolic rate, thermoregulation and existence energy in birds: world data. — Acta XVIII Congressus Internationalis Ornithologici. Vol. 1. V.D. Ilyichov and V.M. Gavrilov (eds.). Moscow: Nauka: 421–466.
- Peters P. 1983. Ecological Implication of Body Size. Cambridge, Massachusetts, Harvard University Press: 331 p.

*ПРЕДПОСЫЛКИ ОСВОЕНИЯ ПТИЦАМИ УМЕРЕННЫХ И ВЫСОКИХ ШИРОТ*  
**Ecological and functional preconditions for birds' occupation of temperate and high latitudes of Eurasia**

**V.M. Gavrilov**

Department of Vertebrate Zoology and S.N. Skadovsky Zvenigorod Biological Station, Biological Faculty of Moscow Lomonosov State University, 119992, Moscow, Russia; e-mail: vmgavrilov@mail.ru

**Summary**

This paper represents a summary of a several decade research on energy budgets of passerine and non-passerine birds. The goal is to uncover evolutionary pathways of development of physiology and ecology of current birds. Progressive evolution of animals is interlinked with increase of energy consumption and metabolic rate. Related increase of energy expenditure can not be under positive control of natural selection because increase of energy expenditure is disadvantageous for any organism. To learn about how natural selection controls increase of the rate of energy metabolism is possible only in a detailed study of energetics in animal groups that differ in their metabolism rate. Maximum and minimum metabolic rates differ between passerine and non-passerine birds, with the former group processing energy about 30% faster than do the latter of similar-size. Thus, the energy need for thermoregulation, reproduction and other demands is larger in passerines, when compared at a given body mass. These differences can explain differences in various biological characteristics like latitudinal distribution, reproductive parameters, moulting events, diet, and habitat selection. These differences in energetics are also related to differences in body mass between species. It is suggested that energetic parameters determine ecological capabilities, and the evolutionary processes have probably operated on the basis of these parameters resulting in the current distribution of species. This hypothesis remains to be experimentally tested. The rate of increase of energy metabolism during the evolution is an inevitable price for the complexity of organization at a virtually invariable biochemical structure. Natural selection stimulates the increase of energy metabolism by means of control of the productive energy balance. This increase of the productive energy balance is achieved by progressive complication of organization, which on the one hand increases energy expenditure on fundamental physiological processes, while on the other hand increases productive energy.