

ИЗМЕНЕНИЕ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ОБМЕНА В ОНТОГЕНЕЗЕ ЖИВОТНЫХ

Л. И. Радзинская, И. С. Никольская

Энергетический обмен является одним из наиболее интегральных показателей, характеризующих физиологическое состояние организма. Поэтому изучение уровня потребления кислорода и теплопродукции издавна привлекает к себе внимание исследователей. Имеется большое число работ, посвященных энергетическому обмену в течение развития и роста различных животных и человека [Brody, 1945; Винберг, 1956; Altman, Ditmer, 1964; Romanoff, 1967; Сущеня, 1972; Зотин, 1974; Рыжков, 1976, и др.]. Однако в большинстве из этих работ приводятся лишь экспериментальные данные или эмпирические уравнения, характеризующие изменение энергетического обмена, и гораздо реже делаются попытки построения количественной теории.

Нам известна лишь одна из таких попыток, основанная на термодинамическом подходе к явлениям развития, роста и старения [Prigogine, Wiame, 1946; Пригожин, 1960; Зотин, 1974]. Согласно этой теории во время развития происходят непрерывное снижение удельной скорости продукции энтропии и приближение системы к конечному стационарному состоянию. Так как скорость образования энтропии в системе можно приравнять к скорости теплопродукции, то это положение теории Пригожина — Виам сводится к утверждению, что во время развития, роста и старения животных и человека должно происходить непрерывное снижение удельной (отнесенной к единице веса) скорости теплопродукции или потребления кислорода.

Дальнейшее развитие этого направления привело к созданию феноменологической теории развития организмов [Зотин, 1974; Зотин, Зотина, 1976]. В соответствии с этой теорией, в которой указывается на снижение интенсивности потребления кислорода или теплопродукции в течение онтогенеза различных животных и человека, в отдельные моменты развития могут иметь место индуцибельно-импульсные и индуцибельно-адаптивные отклонения этих показателей обмена. Авторы отмечают, что индуцибельно-адаптивные отклонения происходят вслед за изменением внешних и внутренних параметров, например, при рождении млекопитающих, после выклева птиц, при линьке насекомых. Индуцибельно-импульсные отклонения более кратковременны. Они происходят, например, при оплодотворении яиц некоторых животных. Когда

индуцибельные процессы заканчиваются, система возвращается к состоянию конститутивного приближения к конечному стационарному состоянию. Все сказанное выше может быть продемонстрировано схемой (рис. 43). Однако это только схема, которая во многих отношениях еще нуждается в уточнениях и дополнениях.

К сожалению, несмотря на большое число работ, посвященных изучению интенсивности дыхания или теплопродукции животных в отдельные периоды онтогенеза, крайне мало исследований, выполненных одним и тем же автором, на одном материале в течение всего развития — как зародышевого, так и постэмбрионального. Кроме того, в настоящее время создалась такая ситуация, что наиболее обследованными в этом отношении оказались млекопитающие, птицы, рыбы, ракообразные, значительно меньше работ, выполненных на моллюсках, и еще менее исследованными оказались насекомые.

Несмотря на большое число работ, посвященных изучению потребления кислорода зародышами различных животных в ходе развития [Needham, 1931; Brachet, 1950; Tuft, 1953; Voell, 1955; Коржуев и др., 1960; Браше, 1961; Løvtrup, 1963; Никольская, 1963; Gustafson, 1965; Радзинская, Никольская, 1972; Никольская, Радзинская, 1979; и др.], в них приводятся данные только по скорости потребления кислорода (мл O_2 /ч на зародыш), но не по интенсивности дыхания (мл. O_2 /ч на 1 г веса), которые представляют наибольший интерес для рассматриваемых здесь вопросов.

Наиболее достоверные данные по интенсивности дыхания зародышей в течение развития были получены на птицах. Это связано с тем, что у птиц методически более доступным оказалось определение потребления кислорода и веса зародыша и внезародышевых частей. Было показано [Romanoff, 1943, 1967; Махинько, Сердюк, 1954; Махинько, Шевченко, 1954; Romijn, Lockhorst, 1960; Хаскин, 1961; Махинько, 1968; Зотин, 1974, и др.], что в течение развития кур, уток и голубей происходит значительное снижение интенсивности дыхания или теплопродукции. Интенсивность

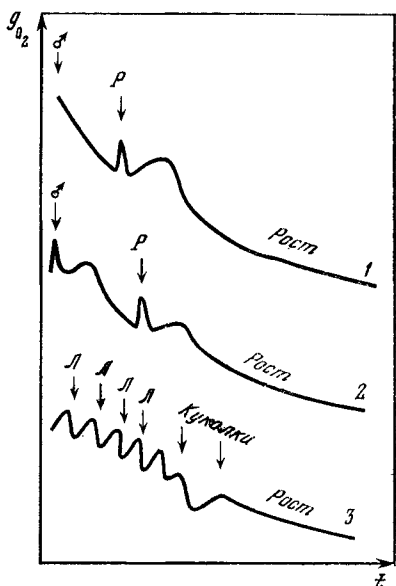


Рис. 43. Схема индуцибельных процессов на фоне непрерывного снижения энергетического обмена во время развития и роста различных животных [Зотин, Зотина, 1976]

1 — птицы и млекопитающие; 2 — рыбы и амфибии; 3 — насекомые; Л — линька; Р — рождение

дыхания уменьшается и во многих тканях зародышей [Махинько и др., 1956; Romanoff, 1967].

Работ, в которых проводилось изучение интенсивности дыхания зародышей и плодов млекопитающих в течение внутриутробного развития, значительно меньше в связи с методическими трудностями, связанными с определением потребления кислорода в этот период. Тем не менее у всех изученных в этом отношении млекопитающих наблюдалось снижение интенсивности дыхания, начиная с ранних стадий развития [Boel, Nicholas, 1939; Brody, 1945; Fridhandler et al., 1957; Dawes, Mott, 1959; Нагорный и др., 1963].

Таким образом, по-видимому, у птиц и млекопитающих в течение зародышевого развития происходит снижение интенсивности дыхания вплоть до выклева или рождения.

Имеются данные, что во время зародышевого развития пресмыкающихся, и в частности змей, также происходит снижение интенсивности дыхания [Clark, 1953; Dmiel, 1970].

Что касается амфибий, рыб и насекомых, то вопрос о том, как у них изменяется интенсивность дыхания, еще не выяснен. В подавляющем большинстве исследований авторы определяют скорость дыхания — потребление кислорода одним или несколькими целыми яйцами. Дело в том, что определение интенсивности дыхания зародышей этих животных сопряжено с большими методическими трудностями, связанными с тем, что сложно, а иногда и невозможно определить вес собственно зародыша (без желтка, оболочек и других образований). Имеется еще одна особенность, которую необходимо учитывать при определении дыхания как целого яйца, так и изолированного зародыша. Речь идет о том, что у некоторых рыб, например вьюна, в желтке проходят цитоплазматические тяжи, которые, по-видимому, увеличивают поверхность соприкосновения зародыша с желтком. В этих тяжах содержатся митохондрии [Абрамова, Васильева, 1973]. Определить массы этих тяжей (или содержание в них белка) пока еще не удалось.

Кроме того, дыхание изолированных зародышей определяют обычно в солевой среде [Зотин, 1974; Донцова, Грудницкий, 1977]. В этом случае возможно, что более низкие величины интенсивности дыхания, особенно на поздних стадиях развития, могут быть следствием недостатка субстратов для окисления.

Вопрос о том, каким образом изменяется интенсивность дыхания в зародышесвом развитии указанных групп животных, представляется важным для обоснования феноменологической теории развития организмов [Зотин, 1974; Зотин, Зотина, 1976]. Из этой теории вытекает, что увеличение интенсивности дыхания или теплопродукции происходит в оогенезе, а затем, в течение всего развития, происходит ее падение, не считая отдельных подъемов при изменении параметров системы, о которых говорилось выше. Однако нельзя исключить возможности, что при корректном исследовании дыхания и веса зародышей окажется, что у некоторых ви-

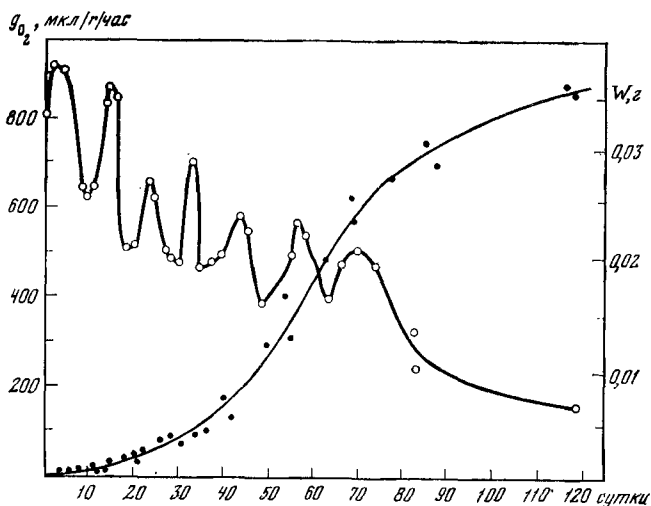


Рис. 44. Изменение интенсивности дыхания (1) и веса (2) красноклопа обыкновенного (*Pyrrhocoris apterus* L.) в постэмбриональном развитии на 70-е сутки (взрослые клопы)

дов животных это увеличение интенсивности дыхания происходит не только в оогенезе, но и при зародышевом развитии.

Таким образом, вопрос о том, как изменяется интенсивность дыхания в течение оогенеза и зародышевого развития морских ежей, рыб, амфибий, насекомых, еще нуждается в дальнейшем детальном исследовании.

Изменение энергетического обмена при постэмбриональном развитии у различных животных изучено более обстоятельно. У всех исследованных животных и человека в течение постэмбрионального развития, сопровождающегося ростом организма, увеличением его массы, происходит снижение интенсивности потребления кислорода или теплопродукции [Brody, 1945; Винберг, 1956, 1976, 1977; Зотин, 1974].

При постэмбриональном развитии и у взрослых животных обычно определяют стандартный обмен — интенсивность дыхания при минимальной активности. Рассмотрим изменение стандартного обмена в ходе развития некоторых исследованных нами животных.

Изменение интенсивности потребления кислорода и массы тела у красноклопа обыкновенного (*Pyrrhocoris apterus* L.) приведено на рис. 44. Во время роста этого насекомого происходит шесть линек, в течение которых наблюдаются характерные изменения интенсивности дыхания (снижение во время линек и подъем между линьками). Эти подъемы и падения происходят на фоне непрерывного снижения интенсивности дыхания и согласно феноменологической теории развития являются индуцибельно-адап-

тивными отклонениями. У взрослых животных по мере старения продолжается снижение интенсивности дыхания.

Нами с Е. А. Прокофьевым исследовались интенсивность потребления кислорода и масса тела у сверчка (*Achaeta domesticus* L.) сразу после выхода личинок из яйцевых оболочек, при росте личинок и затем у взрослых животных при естественном старении (см. рис. 48). Отмечалось непрерывное снижение интенсивности потребления кислорода во время роста и после прекращения роста (последняя линька — 100 дней) вплоть до естественной гибели от старости. У личинок во время линек не проводили индивидуальных измерений и поэтому не наблюдали индивидуальных отклонений обмена во время самих линек.

У тутового шелкопряда (*Bombyx mori* L.) происходят, как показано в наших с Е. П. Прокофьевым исследованиях, сложные изменения интенсивности дыхания и массы тела в ходе развития, так как это насекомое с полным превращением. Интенсивность дыхания и вес гусениц даны по началу возраста, пока они еще не начали питаться. Пик веса в конце пятого возраста и при завивке кокона связан с образованием шелка. Вес куколок приведен без коконов. У бабочек — разрыв между весом куколки и весом бабочки создается главным образом за счет большого количества жидкости, которая выделяется бабочкой при выходе из кокона (см. рис. 7). Кривые, приведенные на этом рисунке, отражают изменение исследованных показателей только у самцов, у самок вес меняется еще больше за счет откладки яиц. Видно, что, несмотря на такие сложные колебания веса, происходит значительное снижение интенсивности дыхания во время роста гусениц, затем характерная U-образная кривая у куколок и затем дальнейшее снижение у бабочек при старении.

Снижение интенсивности дыхания и увеличение массы тела у аксолотля прослежены нами от выхода из оболочек до взрослого состояния (см. рис. 48, B).

До сих пор речь шла о снижении интенсивности дыхания во времени или в зависимости от стадий развития. Наряду с этим было показано, что как скорость, так и интенсивность дыхания (или теплопродукции) определенным образом зависят от веса животных. Многими авторами [Benedict, 1938; Brody, 1945; Kleiber, 1947; Zeuthen, 1947] была выведена степенная зависимость между потреблением кислорода (или теплопродукцией) и весом. Если речь идет о скорости потребления кислорода, т. е. о потреблении кислорода целым организмом в единицу времени, то эта зависимость имеет вид

$$\dot{Q}_{O_2} = aW^k, \quad (1)$$

где a — интенсивность обмена при $W = 1$, k — константа.

Если речь идет об интенсивности потребления кислорода, то, разделив обе части уравнения на вес W , имеем $\dot{q}_{O_2} = aW^{k-1}$, так как k меньше единицы, то можно записать

$$\dot{q}_{O_2} = aW^{-b}. \quad (2)$$

Таблица 8

Значения констант a и k в эмпирическом уравнении (1) для различных животных (Q_{O_2} — в кал/сут)

Класс или тип	a	k	Класс или тип	a	k
Protozoa	2,02	0,75	Mollusca (Bivalvia)	7,85	0,72
Infusoria	0,08	0,75	Mollusca (Gastropoda)	23,80	0,75
Porifera	7,00	0,75	Echinodermata	8,34	0,70
Coelenterata	3,36	0,74	Tunicata	6,00	0,60
Turbellaria	14,62	0,82	Pisces	34,20	0,81
Polychaeta	15,53	0,81	Amphibia	33,10	0,76
Oligochaeta	10,94	0,86	Reptilia	39,60	0,78
Hirudinea	12,28	0,82	Aves (Nonpasserines)	500,10	0,72
Crustacea	14,40	0,76	Aves (Passerines)	868,20	0,72
Insecta (водные личинки)	74,00	0,82	Mammalia	443,00	0,73

Здесь $b = 1 - k$. При логарифмировании (1) и (2) получаем линейные уравнения, по которым обычно вычисляют константы: $\lg Q_{O_2} = \lg a + k \lg W$, $\lg \zeta_{O_2} = \lg a - b \lg W$.

Таким образом, зависимость между интенсивностью дыхания и весом животного будет выражаться прямой линией, если экспериментальные данные нанести в системе координат с логарифмическими шкалами. Чем больше вес животного, тем меньше интенсивность дыхания.

Уравнения (1) и (2) были получены для животных разных видов, и в настоящее время имеется большое число работ, в которых константы a , k и b определены эмпирически.

В табл. 8 приведены значения этих констант для крупных систематических групп животных, составленные на основании большого числа литературных данных [Дольник, 1978].

Уравнения (1) и (2) получены для животных разных видов и разного размера, но они справедливы и для растущих животных одного вида. Так как во время роста животных происходит увеличение веса, то согласно зависимости (2) рост животных сопровождается падением интенсивности дыхания. Пока еще дискуссионным является вопрос о том, меняются ли константы k или b при росте животных [Винберг, 1976, 1977]. По нашим данным, полученным на большом материале (500—800 определений), оказалось, что у вьюна и аксолотля константа b , по-видимому, меняется при росте (рис. 45).

Существует точка зрения, согласно которой при росте животных уравнения (1) и (2) выражают зависимость скорости и интенсивности дыхания от веса, и только от веса, и поэтому, строго говоря, нельзя делать вывод о снижении интенсивности дыхания с возрастом [Винберг, 1950, 1976, 1977; Ивлев, 1959; Суценья, 1972;

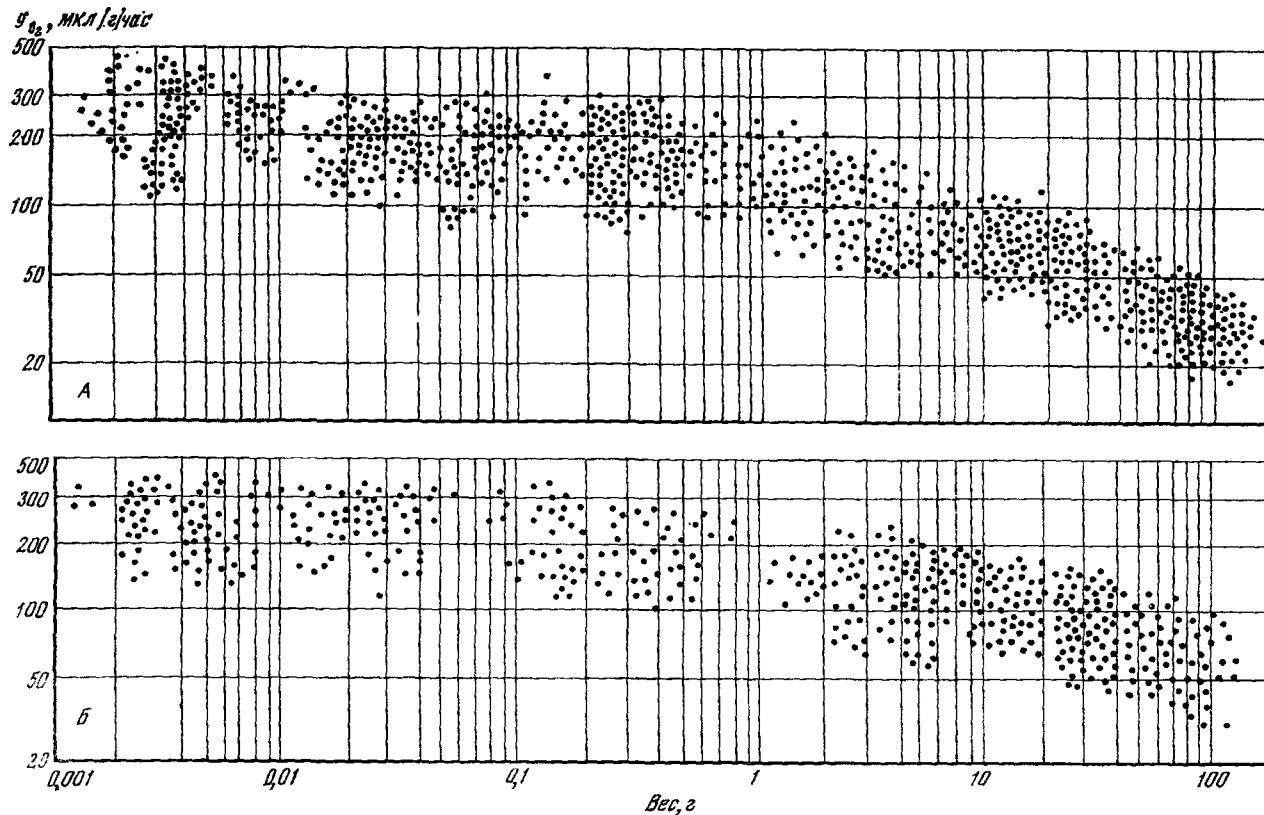


Рис. 45. Зависимость интенсивности дыхания от веса тела у аксолотля (А) и вьюна (Б)

и др.]. Этот вопрос тесно переплетается с вопросом о физиологическом смысле констант k и b . Однако в литературе он все еще не решен [Дольник, 1978]. В физиологии длительное время господствовало представление, что простым объяснением этой зависимости может быть закон поверхности Рубнера. Как известно, этот закон предусматривает, что интенсивность обмена пропорциональна отношению поверхности к объему. При этом коэффициент k должен быть равен 0,67. Между тем этот коэффициент колеблется у различных животных от 0,5 до 1,0.

Для объяснения указанного несоответствия некоторые авторы высказали предположение, что с возрастом меняется соотношение между активной и индифферентной массой тела животных, что приводит к снижению интенсивности обмена [Benedict, 1938; Ивлев, 1959; Аршавский, 1967 и др.].

Интересные соображения относительно возможных причин изменения стандартного обмена и величин констант a и k в уравнении (1) высказаны В. Р. Дольником [1978]. Автор считает, что величина константы k зависит от двух физических требований: при изменении веса метаболизм должен изменяться, с одной стороны, в соответствии с изменением потребной для движения мощности, а с другой — в соответствии с изменением площади обменных поверхностей (легкие, жабры, кожа, кишечник).

Имеется еще один подход к пониманию этого вопроса, согласно которому соотношение интенсивности дыхания и веса связано сходной степенной зависимостью с концентрацией митохондрий в клетках и тканях. Смит [Smith, 1956] высказал предположение, что различия в интенсивности дыхания у животных разных размеров определяются концентрацией митохондрий в тканях (печени). Коэффициент b в этом случае оказался равным 0,23. Эти представления можно было использовать при рассмотрении вопроса о механизме снижения интенсивности дыхания в онтогенезе животных. Н. Б. Абрамова и сотрудники [1965] и Чэз и Дэвид [Chase, Dawid, 1972] пытались найти соотношение между скоростью дыхания зародышей и содержанием митохондриального белка в них, но такой зависимости при зародышевом развитии амфибий (лягушка) и рыб (вьюн) не оказалось.

Однако в дальнейшем удалось установить связь между интенсивностью дыхания и содержанием митохондриального белка при оогенезе вьюна [Озернюк, 1972] и при регенерации хвоста аксолотлей [Владимирова, 1976]. На основании этих и некоторых косвенных данных А. И. Зотин [1974] высказал предположение, что снижение интенсивности дыхания с возрастом, возможно, связано со снижением концентрации митохондрий в тканях.

С целью проверки этого предположения нами было проведено определение концентрации белка митохондрий у тутового шелкопряда при росте гусениц, у куколок и у бабочек при старении (рис. 46). Видно, что кривая изменения содержания митохондриального белка в течение онтогенеза этого насекомого удивительным образом соответствует кривой изменения интенсивности дыхания.

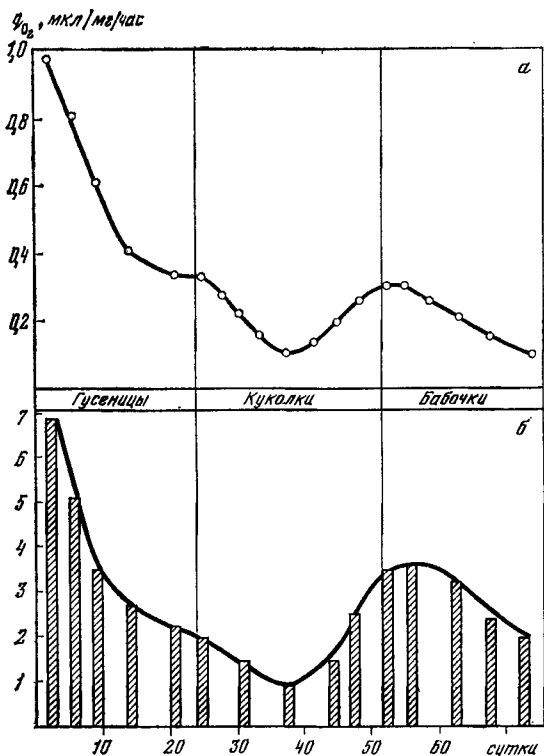


Рис. 46. Изменение интенсивности дыхания (а) и концентрации митохондриального белка (б) во время развития тутового шелкопряда

Эти факты, безусловно, не исключают того, что в некоторые периоды онтогенеза происходят дифференцировка, дедифференцировка и изменение функциональной активности митохондрий, однако и общая их масса, по-видимому, имеет немаловажное значение в изменении интенсивности дыхания, в частности при росте и старении. Безусловно, в этом направлении еще необходимо накопление экспериментальных данных.

Как видно из изложенного, количественное описание изменения энергетического обмена в онтогенезе животных — очень сложный вопрос, особенно когда речь идет об эмбриональном развитии или оогенезе. Вопрос о характере изменения интенсивности дыхания в эти периоды еще нуждается в экспериментальной доработке.

Несколько лучше дело обстоит в периоды роста и старения, когда интенсивность дыхания снижается по экспоненте. Однако и здесь остаются неясные вопросы, в частности, о том, связано ли изменение интенсивности дыхания при росте только с изменением веса, как считают некоторые исследователи [Винберг, 1950, 1976, 1977; Ивлев, 1959; Суцуня, 1972]. Для корректного решения этого вопроса необходимо проведение большого числа исследований различных животных, особенно тех, у которых при развитии с определенных стадий не меняется вес.