

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

ПРОВ 98

БИОЛОГИЯ МОРЯ

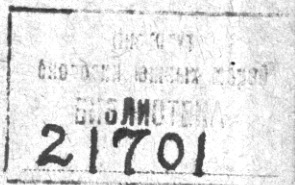
Вып. 15

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ
ОСНОВЫ ЭКОЛОГИИ
ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ

КИЕВ



1968



ВЗАИМОЗАВИСИМОСТЬ ИНТЕНСИВНОСТИ ОБМЕНА И СКОРОСТИ РОСТА У ЖИВОТНЫХ

Г. Г. ВИНБЕРГ

Белорусский государственный университет

Физиологически обусловленное соотношение между скоростью роста и интенсивностью обмена представляет большой интерес для гидробиологов, на что указывал В. С. Ивлев (1938, 1939). Продукция видовой популяции животных представляет собой сумму приростов составляющих ее особей. При любом способе расчета продукции сталкиваемся с необходимостью пользоваться количественными данными о скорости роста.

Прирост, или продукция, равен той части усвоенной пищи, которая не была истрачена в процессе обмена веществ за рассматриваемое время:

$$\frac{П}{(П + Т)} = K'', \quad (1)$$

где $(П + Т)$ — усвоенная пища, равная сумме прироста $(П)$ и трат на обмен $(Т)$, а K'' — безразмерная константа, выражающая эффективность использования усвоенной пищи на рост (коэффициент использования пищи второго порядка — K_2 по В. С. Ивлеву). Очевидно, что $П$ и $Т$ должны быть выражены в одних и тех же единицах, лучше всего в калориях или эквивалентных весовых единицах органического вещества, сухого вещества, органического углерода и т. д. Заметив, что $\frac{dw}{dt} = П$, формулу (1) можно записать так:

$$\frac{dw}{dt} = \frac{K''}{1 - K''} Т. \quad (2)$$

Многими авторами на разных объектах было показано, что интенсивность обмена, или траты на обмен $(Т)$, находится в определенной зависимости от индивидуального веса, которая выражается формулой

$$Т = T_1 \omega^{\frac{a}{b}}, \quad (3)$$

где T_1 — константа, равная тратам на обмен в единицу времени у животного с индивидуальным весом, равным единице, $\frac{a}{b}$ — константа, причем $0 > \frac{a}{b} > 1$ (как правило, $\frac{a}{b} > 0,6$). Если при росте K'' остается неизменным, то согласно (3) формула (2) может быть записана в виде:

$$\frac{d\omega}{dt} = \frac{K''}{1-K''} T_1 \omega^{\frac{a}{b}} = N \omega^{\frac{a}{b}}, \quad (4)$$

где $N = \frac{K''}{1-K''} T_1$ — константа. Выражение (4) представляет собой дифференциальную форму уравнения параболического роста. Следовательно, когда обмен находится в степенной зависимости от индивидуального веса (как обычно и бывает) и эффективность использования усвоенной пищи на рост остается постоянной, рост должен быть параболическим. В этом случае вес и размеры растущего организма неограниченно возрастают, а скорость роста снижается. Снижение скорости роста происходит тем медленнее, чем ближе $\frac{a}{b}$ к единице. Когда $\frac{a}{b} = 1$, получаем экспоненциальный рост, т. е. рост с постоянной скоростью, который можно рассматривать как предельный случай параболического роста.

Получив уравнение параболического роста из простых соображений физиологического характера, мы выяснили, что константа N , которая может быть рассчитана по результатам наблюдений за ростом, имеет строго определенный физиологический смысл.

Найдя параметры уравнения, выражающего эмпирические данные по росту ($\frac{a}{b}$ и N), и зная K'' , можно рассчитать траты на обмен или, наоборот, пользуясь полученными в физиологическом эксперименте величинами T_1 и K'' , можно рассчитать уравнение параболического роста, которое в интегральной форме имеет вид:

$$\omega_t = \left[N \left(1 - \frac{a}{b} \right) t + \omega_0^{1 - \frac{a}{b}} \right]^{\frac{b}{b-a}}. \quad (4a)$$

Если можно принять $\omega = 0$, то

$$\omega = \omega_1 t^{\frac{b}{b-a}}, \quad \text{где } \omega_1 = N^{\frac{b}{b-a}} \left(1 - \frac{a}{b} \right)^{\frac{b}{b-a}}. \quad (4б)$$

В этом случае $\lg w$ и $\lg t$ находятся в прямолинейной зависимости, что видно из (4 б). Следовательно, когда на логарифмическом графике эмпирические данные по возрастанию веса со временем располагаются по прямой, рост может быть выражен уравнениями (4) и могут быть найдены значения констант $\frac{b}{b-a}$

и w , а следовательно, $\frac{a}{b}$ и N .

А. С. Константинов (1958) установил, что рост личинок хирономид относится к параболическому типу. По его данным (рис. 1), было найдено (Винберг, 1966), что наблюдавшиеся

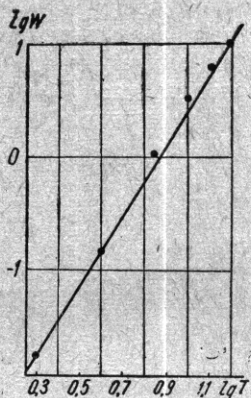


Рис. 1. Рост личинки *Chironomus dorsalis*, по данным А. С. Константинова (1958).

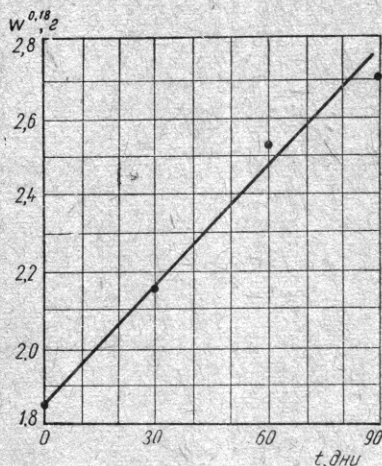


Рис. 2. Рост карпов, по данным Г. И. Шпета и Т. В. Козадаевой (1963).

у личинок шести разных видов скорости роста соответствуют скорости потребления кислорода в пределах $0,047—0,095 \text{ мл } O \cdot g^{-1} \cdot \text{час}^{-1}$, что соответствует приведенным в литературе данным о скорости потребления кислорода личинками хирономид.

Следующий этап исследования (рис. 2), для которого использованы данные Г. И. Шпета и Т. В. Козадаевой (1963) о скорости роста карпов, интересен тем, что значения C (калорийного эквивалента биомассы) и K'' были определены экспериментально. По приведенным данным было найдено, что средние значения $K''=0,47$ и $C=826 \text{ кал} \cdot g^{-1}$. Начальный вес карпов (W_0) — 31 г, через 30 дней — 73, через 60 — 175 и через 90 — 289 г.

Согласно имеющимся данным, скорость потребления кислорода у карпов зависит от их веса: $Q=0,347 w^{0.82}$, где a выражено

в мл $O \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{час}^{-1}$ при 20°C (Винберг, 1961). Для 18°C , что более близко к средней температуре роста во взятом случае, получаем $Q=0,289 \text{ г}^{0,82}$.

Руководствуясь этими данными, мы приняли, что $\frac{a}{b}=0,82$, откуда $1-\frac{a}{b}=0,18$.

Из рис. 2 видно, что в рассматриваемом случае рост карпов за первые 75 дней наблюдений может быть выражен формулой (4) в таком варианте:

$$\omega^{1-\frac{a}{b}} = N \left(1 - \frac{a}{b} \right) t + \omega_0^{1-\frac{a}{b}} \quad (4\text{в})$$

Графически было найдено приближенное значение коэффициента при независимом переменном (t). Как оказалось, $0,18 N = 0,00873$ и $N=0,0485$. Отсюда по (4) находим, что $T_1=0,0547$. При $K''=0,47$ и $C=826 \text{ кал} \cdot \text{г}^{-1}$ полученная величина T соответствует скорости потребления кислорода¹, равной

$$\frac{0,0547 \cdot 826}{24 \cdot 4,86} = 0,386 \text{ мл } O \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{час}^{-1} \text{ при } 18^\circ \text{C}.$$

Как видим, скорость потребления кислорода, рассчитанная по росту карпов, оказалась в $\frac{0,386}{0,289}=1,34$ раза выше средней интенсивности обмена, приводимой в литературе. Интересно, что в идеальном случае и следовало ожидать примерно такого соотношения, т. к. расчетным путем получаем среднюю интенсивность обмена активных и питающихся карпов, в то время как при лабораторных измерениях скорости потребления кислорода рыбы находятся в малоподвижном состоянии.

Параболический тип роста встречается нередко, но все же наиболее распространенным остается рост, стремящийся к дефинитивным размерам. В этом случае на снижение скорости роста, которое наблюдается и при параболическом росте, как бы накладывается торможение, возрастающее обратно пропорционально разности между достигнутым (ω) и дефинитивным (W) весами, возведенными в степень $(1-\frac{a}{b})$, т. е.

¹ Напомним, что для перехода от интенсивности обмена, выраженной в скорости потребления кислорода (Q), к тратам на обмен, выраженным в долях веса за единицу времени (T), надо знать оксикалорийный коэффициент ($4,86 \text{ кал/мл } O$) и калорийный эквивалент биомассы (C). Например, если $Q=0,1 \text{ мл } O \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{час}^{-1}$, а $C=600 \text{ кал} \cdot \text{г}^{-1}$, то T за сутки равно $0,1 \cdot 486 \cdot 600^{-1} \cdot 24=0,0194$, или $1,94\%$ от веса за сутки.

$$\frac{dw}{dt} = Nw^{\frac{a}{b}} \left(\frac{W^{1-\frac{a}{b}} - w^{1-\frac{a}{b}}}{W^{1-\frac{a}{b}}} \right) \quad (5)$$

Очевидно, когда по мере роста вес стремится к дефинитивной величине и прирост снижается до нуля, эффективность использования пищи на рост не может оставаться постоянной и K'' от высоких начальных значений снижается по мере роста до нуля.

Поэтому в указанном случае естественно считать, что в константу N входит начальная, т. е. максимальная величина K''_m .

Тогда $N = \frac{K''_m}{1-K''_m} T_1$. По-видимому, величина K''_m имеет вполне определенный физиологический смысл и равна или близка значениям этого коэффициента, передающим эффективность эмбрионального роста. Вряд ли мы сделаем большую ошибку, если впредь до дальнейших уточнений возьмем за начальную величину $K''_m = 0,75$. Тогда

$$\frac{K''_m}{1-K''_m} = 3 \text{ и } N = 3T_1.$$

Таким образом, в случае роста, стремящегося к дефинитивным размерам, в уравнение роста помимо $\frac{a}{b}$, T_1 и K''_m входит также дефинитивный вес (W). Очевидно, и в этом случае, проведя наблюдения за ростом и установив параметры соответствующего им уравнения, получаем возможность рассчитать интенсивность обмена, присущую рассматриваемому объекту при данных условиях.

В интегральной форме (5) приобретает вид

$$w_t = \left[W^{1-\frac{a}{b}} - \left(W^{1-\frac{a}{b}} - w_0^{1-\frac{a}{b}} \right) e^{-\left(1-\frac{a}{b}\right)kt} \right]^{\frac{b}{b-a}}, \quad (6)$$

где

$$k = \frac{N}{W^{1-\frac{a}{b}}}. \quad (7)$$

Для иллюстрации роста этого типа использованы данные, предоставленные нам Г. А. Галковской (рис. 3). Эти данные получены в результате измерений длины тела *Daphnia pulex* из индивидуальных лабораторных культур, содержащихся при 22° С. Вес (в мг) рассчитан по формуле $w = 0,052 l$, полученной Г. А. Печень (1965).

В соответствии с ходом кривой роста было принято, что дефинитивный вес (W) равен $0,35 \text{ мг}$, $\frac{a}{b} = 0,2$, K было найдено из условия, что при $t=8$, $w=0,05 \text{ мг}$. Тогда по (6) находим, что $k=0,919 \text{ сутки}^{-1}$, и рост *Daphnia pulex* по данным Г. А. Галковской, может быть с достаточным приближением выражен уравнением

$$w = [0,811 - 0,262 e^{-0,2 \cdot 0,919(t-8)}]^5$$

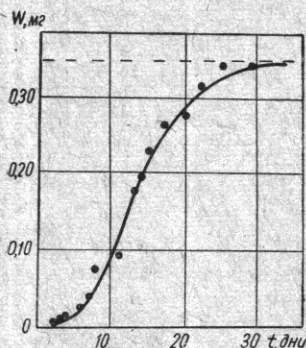


Рис. 3. Рост *Daphnia pulex* по данным Г. А. Галковской.

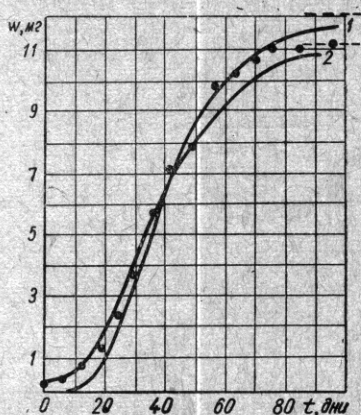


Рис. 4. Рост *Valvata pulchella* по данным Е. А. Цихон-Лукиной (1963). См. пояснения в тексте.

Зная k и W , по (7) получаем $N=0,744$, $T_1 = \frac{N}{3} = 0,248$. Приняв $C=0,6 \text{ кал} \cdot \text{мг}^{-1}$, находим, что полученному значению T_1 соответствует $\frac{0,248 \cdot 0,6}{24 \cdot 5} = 0,00122 \text{ мл О} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{час}^{-1}$ при 22°C (взято округленное значение оксикалорийного коэффициента — 5 кал/мл О).

В сделанном расчете в качестве единицы веса был взят 1 мг , поэтому относим полученные величины констант к весу, выраженному в граммах. Тогда $0,00122 \cdot 1000^{0,8} = 0,00122 \cdot 251 = 0,306 \text{ мг О} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{час}^{-1}$ при 22°C . Умножая на $0,847$, получаем, что при 20°C скорость поглощения кислорода в зависимости от веса, выраженного в граммах, равна $Q=0,26 w^{0,8} (\text{мл О} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{час}^{-1})$.

Согласно имеющимся данным (Винберг, 1950), скорость потребления кислорода у ракообразных, взятых из природных условий, в среднем равна $Q=0,165 w^{0,81}$ при 15°C ; приводя к 20°C по «нормальной кривой» Круга, получаем $Q=0,259 w^{0,81} (\text{мл О} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{час}^{-1})$. Нельзя не видеть, что расчетные величины по кри-

вой роста совпадают с опубликованными ранее данными, полученными путем непосредственных измерений скорости газообмена.

Рост, стремящийся к дефинитивным размерам, изучала также Е. А. Цихон-Луканина (1963) в лабораторных условиях на небольшом пресноводном переднежаберном моллюске *Valvata pulchella* (рис. 4). Расчет уравнения роста по результатам этого автора сделан в двух вариантах; в первом случае приняли $W=12,235$ мг (кривая 1), во втором — $W=11,4$ мг (кривая 2).

В обоих случаях считали $\frac{a}{b}=0,8$, а также, что согласно ходу кривой, когда $t=40$ дням, $w=6,4$ мг. В первом варианте $k=0,2554$, во втором — $k=0,24$ сутки⁻¹. С помощью таких же расчетов, как и в предыдущем случае, установлено, что потребление кислорода в зависимости от веса будет в первом варианте $Q=0,103 w^{0,81}$, во втором — $Q=0,096 w^{0,8}$ мл $O_2 \cdot g^{-1} \cdot час^{-1}$. Эти величины очень близки между собой, а на рис. 4 видно, что истинное значение лежит между ними. Заметим, что получены вполне реальные, весьма вероятные для моллюсков, развивавшихся в лабораторных условиях, относительно невысокие величины газообмена.

Не всегда можно получить полную кривую роста, поэтому очень важно то, что изложенные выше соображения позволяют сопоставлять скорость роста и интенсивность обмена также и в том случае, когда известна только удельная скорость роста.

Действительно, при параболическом росте

$$C_w = \frac{1}{w} \cdot \frac{dw}{dt} = Nw^{-\left(1-\frac{a}{b}\right)}. \quad (8)$$

В случае роста, стремящегося к дефинитивным размерам, по (5) получаем

$$C_w = \frac{1}{w} \cdot \frac{dw}{dt} = Nw^{\left(1-\frac{a}{b}\right)} \left(1 - \frac{w^{1-\frac{a}{b}}}{W^{1-\frac{a}{b}}} \right) = N \left(\frac{w^{1-\frac{a}{b}}}{W^{1-\frac{a}{b}}} - \frac{w^{1-\frac{a}{b}}}{W^{1-\frac{a}{b}}} \right) \quad (9)$$

В обоих случаях средняя удельная скорость роста за некоторый период времени (t_2-t_1) может быть определена по формуле

$$C_w = \frac{\lg w_2 - \lg w_1}{(t_2 - t_1) \cdot 0,4343}. \quad (10)$$

При достаточно малом периоде времени (t_2-t_1) средняя удельная скорость (C_w) может быть без большой погрешности приравнена к удельной скорости (C_w), соответствующей сред-

нему за тот же период весу ω . Обычно без большой ошибки можно принять

$$\omega = \frac{\omega_2 + \omega_1}{2}.$$

Таким образом, если при параболическом росте известны $\frac{a}{b}$ и C_w , соответствующая некоторой величине ω , то по (8) легко найти N . Зная N и руководствуясь изложенными выше соображениями, можно рассчитать интенсивность обмена.

При S-образном росте кроме $\frac{a}{b}$, ω и C_w надо знать W , чтобы по (9) найти N .

На практике по возможности следует оперировать не отдельными значениями ω и C_w , а их усредненными значениями, для получения которых удобно пользоваться функцией C_w от ω , выраженной (8) или (9).

Следует заметить, что в некоторых случаях согласно (7) функцию (9) можно записать в виде:

$$C_w = k \left(\frac{W^{1 - \frac{a}{b}}}{\omega^{1 - \frac{a}{b}}} - 1 \right).$$

Укажем, что приведенные соотношения могут служить для расчета продукции видовой популяции. Если популяция разбита на некоторое количество размерных групп со средними индивидуальными весами $\omega_1, \omega_2, \omega_3, \dots, \omega_n$ и соответственно численностью $n_1, n_2, n_3, \dots, n_n$ и если известны параметры уравнений роста, то для каждой весовой группы по приведенным выше соотношениям, например по (8) или (9), могут быть найдены соответствующие $C_w, C_w^1, C_w^2, C_w^3, \dots, C_w^n$. Очевидно, продукция популяции за единицу времени будет равна:

$$P = n_1 \omega_1 \cdot C_w^1 + n_2 \omega_2 \cdot C_w^2 + n_3 \omega_3 \cdot C_w^3 + \dots + n_n \omega_n \cdot C_w^n.$$

Помимо приведенных выше были и другие попытки применить изложенные здесь соображения о связи скорости роста и интенсивности обмена при изучении роста самых различных животных — от коловраток до рыб. Во всех случаях были получены положительные результаты. Это позволяет думать, что предложенный способ расчета заслуживает разработки и проверки на разных объектах с различными типами роста и в разных условиях.

При расчетах, которые послужили для иллюстрации предлагаемого метода, были сделаны некоторые допущения, например,

максимальную величину коэффициента использования на рост принимали равной 0,75 или же брали ориентировочную величину калорийного эквивалента биомассы. При специальных исследованиях эти цифры могут быть заменены точными значениями нужных коэффициентов.

Предлагаемый метод изучения количественных соотношений между скоростью роста и интенсивностью обмена должен способствовать тому, чтобы эти столь тесно связанные между собой функции изучались для каждого данного объекта не отдельно, как это, к сожалению, нередко практикуется в настоящее время, а одновременно.

Когда настоящая статья уже была сдана в печать, мы узнали об интересной работе Пелохеймо и Дикки (*Paloheimo, Dickie* 1965 а). Эти авторы вывели кривую роста рыб из соотношения между приростом, рационом (R) и тратами на обмен (T), которое они, ссылаясь на Винберга (1956), берут в форме

$$\frac{\Delta W}{\Delta t} = R - T,$$

и величин, выражающих эффективность использования пищи на рост, — коэффициентов K_1 и K_2 по В. С. Ивлеву (1945) ¹.

Исходя из данных, которые опубликованы во второй части их работы (*Paloheimo, Dickie*, 1965 б), эти авторы утверждают, что K_1 с увеличением рациона по мере роста снижается согласно соотношению

$$K_1 = \frac{\Delta W}{R \Delta t} = e^{-a-bR},$$

где a и b константы. Кроме того, они принимают во внимание, что $T = \alpha W^\gamma$, и считают, что $\gamma = 0,8$.

На основе этих исходных соотношений было получено дифференциальное уравнение зависимости рациона от времени роста

$$\frac{dr}{dt} = \frac{\gamma r}{[r(1 - e^{-a-r})]^{\frac{1}{\gamma}-1} (e^{a+r} + r - 1)},$$

где $r = bR$, $w = (ab)^{\frac{1}{\gamma}} W$ и t выражено в единицах $\frac{b}{(ab)^{\frac{1}{\gamma}}}$.

Приняв это во внимание, заметим, что обозначения, использованные в рассматриваемой работе, находятся в следующем соотношении с нашими. Индивидуальный вес, непосредственно

¹ K' и K'' в наших обозначениях.

выраженный в весовых единицах, у авторов W , у нас w , т. е. $W = w^1$; усвоенная часть рациона (R) в наших символах равна $P + T = P - H$; соответственно $e^{-a} = K''_m$; $a = T_1$; $\gamma = \frac{a}{b}$. Четвертая константа (b) не может быть сопоставлена с нашей четвертой константой (W), так как эти величины входят в разные функции, взятые для выражения снижения K_2 по мере роста.

Как видно из изложенного, Пелохеймо и Дикки исходят из соотношения между скоростью роста и рационом, который в явной форме в наших формулах роста не содержится. Поэтому уместно заметить, что при любом типе роста $\frac{dW}{dt} = RK''$, где R — усвоенная часть рациона. Следовательно, в случае, когда

$$\frac{dw}{dt} = T_1 \frac{K''_m}{1 - K''_m} \left(\frac{W^m - w^m}{W^m} \right) w^{\frac{a}{b}} = T_1 \frac{K''}{1 - K''} w^{\frac{a}{b}},$$

$$R = \frac{T_1}{1 - K''_m} \left(\frac{W^m - w^m}{W^m} \right) w^{\frac{a}{b}} = \frac{T_1 w^{\frac{a}{b}}}{1 - K''},$$

где

$$m = 1 - \frac{a}{b} \text{ и } K'' = \frac{K''_m \left(1 - \frac{w^m}{W^m} \right)}{(1 - K''_m) + K''_m \left(1 - \frac{w^m}{W^m} \right)}.$$

На первый взгляд отсутствие в построениях Пелохеймо и Дикки предела роста (W) кажется их преимуществом, так как это более соответствует сложившимся представлениям о росте рыб и устраняет затруднения и условности, связанные с нахождением значения W в каждом отдельном случае. Однако любой способ выражения кривой роста, особенно в ее правой части, может быть только приближенным, поэтому на практике этого преимущества может не оказаться, так как при определении значений константы b встретится не меньше затруднений и условностей, тем более, что, согласно данным авторов, константы a и b на разных стадиях роста имеют разные значения.

Весьма интересно, что Пелохеймо и Дикки, рассмотрев случай, когда K'' не снижается по мере роста ($b = 0$), пришли к формуле параболического роста, т. е. к тому же выводу, который был сделан в нашей статье, сданной в печать в феврале 1965 г. (Винберг, 1966). Эти авторы, как и мы, считают, что в ограниченных

¹ У Пелохеймо и Дикки $w = (ab)^{\frac{1}{\gamma}} W$.

пределах рост уже при $\gamma=0,8$ и, конечно, при более высоких значениях этого показателя практически не отличается от экспоненциального.

ЛИТЕРАТУРА

- Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и размеры ракообразных. — Журн. общ. биол., 11, 1950.
- Винберг Г. Г. Новые данные об интенсивности обмена у рыб. — Вopr. ихтиол., 1, 1961.
- Винберг Г. Г. Скорость роста и интенсивность обмена у животных. — Усп. совр. биол., 6, 1966.
- Ивлев В. С. О превращении энергии при росте беспозвоночных. — Бюлл. МОИП, отд. биол., 47, 1938.
- Ивлев В. С. Энергетический баланс карпов. — Зоол. журн., 18, 1939.
- Ивлев В. С. Биологическая продуктивность водоемов. — Усп. совр. биол., 19, 1945.
- Константинов А. С. О типе роста личинок хирономид. — АН СССР, 120, 1958.
- Печень Г. А. Продукция ветвистоусых ракообразных озерного зоопланктона. — Гидробиол. журн., 4, 1965.
- Цихон-Луканина Е. А. О росте *Volva pulchella* Studer. — В кн.: Мат-лы по биол. гидрологии Волжских водохранилищ. Изд-во АН СССР, М., 1963.
- Шпет Г. И. и Козадаева Т. В. Энергетический и белковый баланс нагульного карпового пруда. — В кн.: Повышение рыбопрод. прудов, 15, 1963.
- Paloheimo J. E., Dickie L. M. Food and growth of fishes. I. A growth curve derived from experimental data. — J. Fisheries Res. Board Canada, 22, 2, 1965.
- Paloheimo J. E., Dickie L. M. Food and growth of fishes. II. Effect of food and temperature on the relation between metabolism and body weight. — J. Fisheries Res. Board Canada, 23, 6, 1965.

INTERDEPENDENCE BETWEEN INTENSITY OF METABOLISM AND RATE OF GROWTH IN ANIMALS

G. G. WINBERG

Summary

It has been shown that if net growth efficiency (K'') is constant, the growth curve would be of parabolic type. In this case $\frac{dw}{dt} = Nw \frac{a}{b}$, where $T_1 \frac{K''}{1-K''} = N$. T_1 — a coefficient equal to the expenditures for metabolism of an animal unit weight. When at growth the weight approaches the definitive value than K'' is not constant but decreases from maximal value at the beginning K''_m to zero at the end of the growth. So

$$\frac{dw}{dt} = Nw^{\frac{a}{b}} \left(W^{1-\frac{a}{b}} - w^{1-\frac{a}{b}} \right) W^{-(1-\frac{a}{b})} \text{ and } T_1 \frac{K''_m}{1-K''_m} = N.$$

The value of T_1 and K'' can be derived independently after the results of physiological measurements of metabolism. The given relations make it possible to determine the parameters of growth equations with T_1 and K'' known, and to obtain the intensity of metabolism from the data of growth studies. The examples of calculations concerning the growth and metabolism of some water animals are given.