

# СРАВНЕНИЕ ЗАВИСИМОСТИ АЗОТНОГО И ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ОБМЕНА ОТ РАЗМЕРОВ ТЕЛА У НЕКОТОРЫХ МОРСКИХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Зависимость энергетического обмена от размеров животного была обнаружена еще в прошлом веке и получила название закона поверхности (Sarrus et Rameaux, 1837 — цит. по Brody, 1945; Rubner, 1883). В дальнейшем она изучалась широко и детально многими физиологами, так как данная проблема представляет интерес как для сравнительной физиологии, так и с практической точки зрения. В первом случае вопрос рассматривается в эволюционном плане, во втором — связывается с влиянием размеров на общую продуктивность животных.

Существует большое число экспериментальных и обзорных работ, в которых рассматривается зависимость энергетического обмена от размеров тела у животных различных систематических групп, начиная от одноклеточных и кончая крупнейшими млекопитающими (Weymouth, 1944; Brody, 1945; Kleiber, 1947; Zeuthen, 1947, 1953; Hemmingsen, 1960; Винберг, 1950, 1956; Винберг и Биляцкая, 1959; Ивлев, 1954, 1959, 1961, и др.). В результате анализа и обобщения эмпирических данных выяснилось, что закон поверхности является не универсальным выражением, а только частным проявлением общей зависимости энергетического обмена от веса животного. Эта зависимость носит параболический характер и может быть представлена в общем виде уравнением:

$$Q = aW^k,$$

где  $Q$  — обмен,  $W$  — вес,  $a$  — коэффициент, выражающий обмен при весе животного, равном единице,  $k$  — коэффициент, показывающий отношение скоростей возрастания обмена и веса.

В логарифмической шкале зависимость  $Q$  от  $W$  выражается прямой с некоторым углом наклона к оси абсцисс, который характеризуется коэффициентом  $k$ . При возможных вариациях коэффициента  $k$  он, однако, всегда меньше единицы, что указывает на более медленное возрастание обмена по сравнению с весом. Закон поверхности удовлетворяется при  $k$ , равном  $3/4$  или 0,67.

При подобных зависимостях обмен на единицу веса уменьшается с увеличением последнего, в то время как обмен на единицу веса в степени  $k$  является постоянной величиной. Броди (Brody, 1945) называет  $W^k$  «метаболически эффективным весом тела» или «физиологической поверхностью», Клайбер (Kleiber, 1961) — «метаболическим размером тела». Очевидно, зависимость обмена от  $W^k$  сложилась в процессе эволюции под воздействием внешних и внутренних факторов, участвующих в регуляции обмена.

Известно, что различие между скоростями изменения энергетического обмена и веса не представляет собой исключительное явление для организма. К подобным явлениям относится отличие скоростей многих других физиологических процессов от скорости возрастания веса и алломорфизм органов и тканей (Флоркэн, 1947, Adolf, 1949).

Более детально вопрос о связи различных процессов с размерами исследовался на млекопитающих. Для них было установлено, что параболическая зависимость от веса, подобная энергетической, характерна для содержания цитохромов, гемоглобина, показателей водного обмена, дыхания отдельных изолированных тканей, показателей азотного обмена, продукции молока и т. д. (Brody, 1945; Drabkin, 1948; Adolf, 1943; Weymouth, 1944; Drabkin, 1948 — цит. по Adolf, 1949). Азотный обмен с его пластической и энергетической функциями является важнейшим физиологическим процессом. Изучение зависимости интенсивности этого обмена от размеров животного представляет как теоретический, так и практический интерес, поскольку азотный обмен, так же как и энергетический, связан с продуктивностью животных.

Литературные данные по этому вопросу очень немногочисленны и касаются главным образом млекопитающих животных. Броди (1945) находит, что интенсивность эндогенной азотной экскреции падает с увеличением веса в такой же степени, как и интенсивность энергетического обмена.

В работах, основанных на применении метода азотного баланса, имеются указания на уменьшение количества экскретируемых конечных продуктов азотного обмена с увеличением возраста и размеров рыб (Ивлев, 1939; Кривобок, 1953, 1956, 1958; Кузнецова, 1955; Маляревская, 1959, и др.). Однако эти данные не могут быть использованы для расчета количественной зависимости азотного обмена от веса, поскольку при постановке опытов не исключалось влияние различных условий питания на обмен. Сведений о характере изменения азотного обмена при изменении размеров у беспозвоночных нет вообще. Имеются лишь многочисленные сообщения о качественном и количественном составе конечных продуктов азотного обмена у различных животных (Prosser S., 1962). Поэтому изучение указанной за-

висимости у водных беспозвоночных представляется интересным.

В качестве основных вопросов, подлежащих выяснению, можно назвать следующие:

связан ли процесс азотного обмена с размерами тела у различных представителей беспозвоночных;

проследить в сравнительно-физиологическом плане уровни азотной экскреции, отражающие уровни азотного обмена у представителей различных систематических групп;

сравнить характер связи азотной экскреции и размеров с характером аналогичной связи для энергетического обмена.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Опыты были проведены на двух группах животных: актиниях и крабах. Основными объектами эксперимента были *Actinia equina* и *Sarcinus maenas*. Отдельные опыты были поставлены на *Eriphia longirostris* и *Pachygrapsus marmoratus*. Актинии были собраны в Камышевой, крабы — в Севастопольской бухтах. До опытов животные содержались в аквариальных условиях не менее недели и регулярно кормились мясом мидий. Непосредственно перед экспериментом они выдерживались в течение суток без пищи.

В качестве показателя состояния азотного обмена принималась величина выделяемых конечных продуктов азотного обмена за определенный период времени. Во время эксперимента животные помещались в известный объем отфильтрованной морской воды (250 мл для актиний и 500 мл для крабов) на 3—4 часа. С целью изучения влияния массы тела на обмен отбирались экземпляры возможно большего размерного диапазона. В обоих случаях крайние величины различались приблизительно в 30—50 раз.

При малых размерах в сосуд помещались несколько экземпляров примерно одинакового веса. После окончания срока опыта животные взвешивались, а вода, в которой они находились, фильтровалась и подвергалась определению содержания общего азота по Кьельдалю<sup>1</sup>. Для каждого экземпляра производилось два-три параллельных определения выделенного азота. В качестве контроля служил смыв с поверхности животных отфильтрованной морской воды, которая проходила затем через те же стадии обработки, что и опытные образцы.

Эксперименты производились при комнатной температуре 18—25° С. Все данные приведены к температуре 20° С при помощи поправок, вычисленных по температурной кривой Крога. Всего было сделано 27 определений для актиний и 31 определение для крабов.

<sup>1</sup> Руководство по методике исследований физиологии рыб. Изд-во АН СССР, 1962, стр. 108—126.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Для того чтобы по возможности исключить влияние различий в питании на обмен и стандартизировать условия опыта, животные предварительно выдерживались в течение суток без пищи.

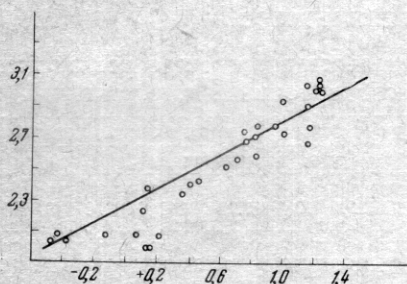


Рис. 1. Зависимость экскретируемого азота от веса тела в логарифмической системе координат у *A. equina*. Абсцисса — сырой вес тела в г. Ордината — экскретируемый азот в  $\text{мкг/сут}$  на животное

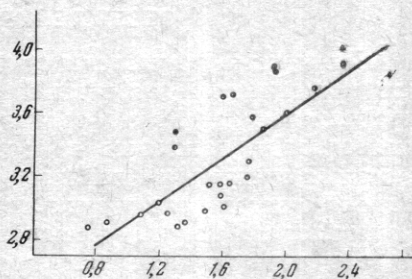


Рис. 2. Зависимость экскретируемого азота от веса тела в логарифмической системе координат у крабов

Абсцисса — сырой вес тела в г. Ордината — экскретируемый азот в  $\text{мкг/сут}$  на животное

При этом избегалось влияние пищеварения на обмен и принималось, что экскретируемые конечные продукты азотного обмена отражают состояние среднего уровня распада белка в организме при нормальных условиях его жизнедеятельности. Очевидно, этот уровень должен быть несколько выше того уровня распада, который обнаруживается при условии выдерживания животных некоторое время на низком белковом и безбелковом рационе. Однако примененные условия эксперимента были удобными в том отношении, что являлись идентичными применяемым для измерения «обычного» энергетического обмена для водных животных и облегчали сравнения между уровнями азотного и энергетического обменов.

Результаты опытов представлены графиками (рис. 1, 2).

На графиках изображена логарифмическая зависимость количества выделенного азота от сырого веса животного. Вес выражен в г, азот — в  $\text{мкг}$  на экземпляр в сутки. Несмотря на значительный индивидуальный разброс, точки, соответствующие отдельным измерениям, располагаются таким образом, что через них можно провести одну прямую. Это показывает линейную зависимость  $\lg$  экскретируемого азота от  $\lg$  веса и параболическую зависимость экскретируемого азота от веса. Вычисленные

по методу наименьших квадратов коэффициенты  $c$  и  $b$  для уравнения регрессии равны

для актиний  $c = 0,18$ ,  $b = 0,56$

для крабов  $c = 0,16$ ,  $b = 0,70$

### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные результаты свидетельствуют прежде всего о том, что у данных представителей беспозвоночных, т. е. актиний и крабов, распад белка, сопровождающийся дезаминированием аминокислот, находится в параболической зависимости от веса. Из этого следует, что характер связи азотного и энергетического обмена с весом тела у этих животных подчиняется общей закономерности. Как уже упоминалось, эта закономерность наблюдалась у многочисленных представителей млекопитающих и некоторых пойкилотермных позвоночных. Она выражалась в том, что интенсивность основного обмена и эндогенной экскреции азота с изменением веса у этих животных изменяются параллельно (Brody, 1945). В результате отношение выделенного эндогенного азота к калориям основного обмена за единицу времени у всех животных являлось приблизительно постоянным, не зависящим ни от веса животного, ни от температуры. У млекопитающих это отношение составляет 2, у черепах — 2,8, у лягушек — 7,2 мг азота на 1 ккал. Иначе говоря, изменение энергетического обмена и эндогенной азотной экскреции происходит в одинаковой степени при изменении веса животных и окружающей температуры.

Броди (1945) на обширном экспериментальном материале непосредственно установил количественную зависимость эндогенного азота от веса тела у взрослых и растущих млекопитающих и сравнил ее с аналогичной зависимостью энергетического обмена. Вычисленные им коэффициенты  $b$  в уравнениях, связывающих эндогенный азот и основной обмен с весом, оказались приблизительно одинаковыми для того и другого обмена и составили 0,73 для взрослых и 0,50—0,60 для растущих животных.

Исходя из этого положения, в животноводческой практике рекомендуется исчислять как общую энергетическую потребность, так и потребность в белке на покрытие затрат в процессе жизнедеятельности, т. е. минимальную потребность у взрослых и растущих животных, пропорционально не живому весу, а весу в степени  $b$  (Kleiber, M., 1945—1946, Фельтц, В., Кирш, В., 1937). Поскольку для млекопитающих и названных пойкилотермных отношение эндогенного азота к калориям основного обмена найдено постоянным для животного любого веса, то практически это означает, что отношение азота или белка к общей энергии в «поддерживающем» рационе должно быть постоянным. Все при-

веденные примеры касаются только одной стороны обмена белка, именно его распада. Тем более заслуживают внимания данные о сравнительной интенсивности синтеза белка у различных по размеру млекопитающих: крысы (72 мг/г ткани/сутки) и человека (21,6 мг/г/сутки) (Borsook, 1961). Конечно, речь идет здесь только о двух представителях млекопитающих, однако при сопоставлении с доказанной общей зависимостью интенсивности распада белка от веса у различных млекопитающих и эти результаты свидетельствуют о том, что скорость синтеза белка, так же как и скорость распада его, уменьшается с увеличением веса.

Интересно провести сравнения между уравнениями, выражающими уровни азотной экскреции у актиний и крабов, с соответствующими уравнениями уровней энергетического обмена у тех же животных.

Зависимость энергетического обмена и эндогенной экскреции от веса для актиний выражается следующими уравнениями:

$$\begin{aligned} Q &= 0,033^{0,61} \\ N &= 0,184^{0,56} \end{aligned} \quad (\text{Ивлева, 1961})$$

Для крабов соответствующие уравнения имеют вид

$$\begin{aligned} Q &= 0,165^{0,61} \\ N &= 0,159^{0,70} \end{aligned} \quad (\text{Винберг, 1950})$$

Сопоставления между азотным и энергетическим уравнениями в данном случае можно производить в двух различных аспектах: внутри одной группы животных и между двумя различными группами. Сопоставление внутри группы правомерно проводить только по коэффициентам  $k$  и  $b$ . Коэффициенты  $a$  и  $c$  выражаются в различных единицах: в мл кислорода и в мг азота, эквивалентность которых неизвестна. Сопоставления между группами можно проводить по всем коэффициентам. Эти коэффициенты, взятые совместно, выражают уровни обмена. Сравнение коэффициентов  $k$  и  $b$  азотного и энергетического уравнений внутри групп показывает, что их значения довольно близки, но несколько ниже для коэффициентов  $b$ . У актиний это уменьшение составляет меньшую величину (13%), у крабов — большую (15%). Как известно, коэффициент  $b$  выражает процентное отношение возрастания обмена по сравнению с увеличением веса. Насколько существенны различия в коэффициентах, могут показать следующие расчеты изменений  $Q$  и  $N$  для животных с крайними размерными диапазонами:

$$\begin{aligned} \text{для актиний весом в } 0,1 \text{ г } Q &= 0,19 \text{ мл } O_2/\text{сутки} \\ \text{» » » в } 10,0 \text{ г } Q &= 3,23 \text{ мл } O_2/\text{сутки}. \end{aligned}$$

Увеличение происходит в 17 раз.  $N$  для тех же животных со-

ставляет соответственно 0,05 и 0,67 мг/сут, т. е. увеличивается в 13,4 раза. Различие в увеличении  $Q$  и  $N$  составляет 22%.

Для крабов аналогичный расчет дает большие различия в возрастаниях  $Q$  и  $N$ . Для животного весом в 1 г  $Q = 3,96$  мл  $O_2$ /сут. Для животного весом в 100,0 г  $Q = 165,00$  мл  $O_2$ /сут. Для тех же животных  $N$  соответственно — 0,159 и 3,99 мг/сут.  $Q$  увеличивается в 40 раз,  $N$  — в 25 раз, что составляет различие на 40%.

Уменьшение коэффициента  $b$  по сравнению с  $k$  может означать, что азотный обмен у данных животных имеет большую зависимость от веса, т. е. с увеличением веса более резко выражено падение интенсивности азотного обмена, чем энергетического, и, следовательно, с увеличением веса отношение потребленного кислорода (общей энергии) к выделенному азоту будет возрастать, а обратное отношение  $N/Q$  уменьшаться. Таково же соотношение должно быть и соотношение общей энергии к азоту в минимальном рационе с возрастанием веса.

Сопоставление азотных и энергетических уравнений между двумя группами животных показывает, что коэффициенты  $b$  и  $k$  изменяются аналогично в обоих уравнениях, т. е. увеличиваются для крабов и уменьшаются для актиний ( $k = 0,61$  у актиний, у крабов 0,81,  $b_N$  у актиний 0,56, у крабов — 0,70), что показывает общую тенденцию для обоих обменов, выражающуюся в том, что у актиний интенсивность падает резче с увеличением размеров, чем у крабов. Различия в изменениях коэффициентов  $a$  и  $c$  велики ( $a$  у актиний — 0,033, у крабов — 0,265, а  $a_N$  — у актиний — 0,185, у крабов — 0,159). Для актиний  $a$   $O_2$  значительно уменьшается,  $c_N$  — несколько увеличивается. Это различие приводит к тому, что общий уровень азотного обмена у актиний становится выше, чем у крабов, хотя с энергетическим обменом дело обстоит наоборот.

Высокая величина интенсивности азотного обмена по сравнению с интенсивностью энергетического обмена у актиний могла объясняться несколькими факторами: различным физиологическим состоянием животных и неодинаковыми условиями определений потребления  $O_2$  и экскреции азота (измерения производились в разное время); влиянием азота слизи, отделяемой животными; окислением белка не до конечных продуктов, которое может подтверждаться данными о выделении актиниями недоокисленных безазотистых веществ (Pütter, 1911) и чрезвычайно низких (0,60) дыхательных коэффициентах у них (Trendelenburg, 1909).

Исходя из полученных уравнений зависимости эндогенного азота от веса, можно вычислить средний уровень экскретируемого азота для животного данного вида любого заданного веса. Конечно, фактические, эмпирически полученные величины, особенно для показателей азотного обмена, отличающегося боль-

шой лабильностью, будут отклоняться от ожидаемой величины, однако они должны выглядеть как колебания от среднего значения, найденного по уравнению.

## ВЫВОДЫ

1. Установлено, что экскреция конечных продуктов азотного обмена у актиний и крабов, отражающая распад белка в организме, т. е. состояние его азотного обмена, находится в параболической зависимости от веса животных аналогично энергетическому обмену.

2. Методом наименьших квадратов вычислены коэффициенты уравнений указанной зависимости и составлены соответствующие уравнения.

3. Коэффициент  $b$ , выражающий процентное увеличение обмена по сравнению с увеличением веса, в уравнении, установленном для актиний, меньше, чем для крабов, что указывает на более резкое падение интенсивности распада белка у этих животных при возрастании веса.

4. Сопоставление уравнений, связывающих показатели азотного обмена с весом, с аналогичным уравнением энергетического обмена показывает, что коэффициент  $b$  для показателей азотного обмена в обоих уравнениях несколько ниже. Для актиний это снижение составляет 13%, для крабов — 15%.

5. Уменьшение коэффициента в «азотном» уравнении может объясняться тем, что доля окисления белка в общих окислительных процессах с увеличением веса уменьшается, т. е. отношение  $O/N$  увеличивается.

## ЛИТЕРАТУРА

- Винберг Г. Г. 1950. Интенсивность обмена и размеры ракообразных.— Журн. общ. биол., т. 11, № 5, 367—380.
- Винберг Г. Г. 1956. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск.
- Винберг Г. Г. и Биляцкая Ю. С. 1959. Соотношение интенсивности обмена и веса тела у пресноводных брюхоногих моллюсков.— Зоол. журн. т. 38, вып. 8, 1146—1151.
- Винберг Г. Г. и Ивлев В. С. 1959. Эволюционное значение уровней энергетического обмена у животных разных систематических групп. Докл. на IX съезде Всес. общ. физиол., биохим., фармак., т. 2.
- Ивлев В. С. 1939. Энергетический баланс карпов.— Зоол. журн., т. 18, вып. 2, 303—318.
- Ивлев В. С. 1959. Оценка эволюционного значения уровней энергетического обмена.— Журн. общ. биол., т. 20, № 2, 94—103.
- Ивлев В. С., 1954. Зависимость интенсивности обмена у рыб от веса их тела.— Физиол. журн. СССР, т. 40, № 6, 717—721.
- Ивлев В. С. 1961. Уровень энергетического обмена ланцетников.— Докл. АН СССР, т. 140, № 5, 1217—1219.
- Ивлев В. С., 1963. Сб. «Применение математических методов в биологии».

- Ивлева И. В. 1961. Элементы энергетического баланса актиний.— Тр. ИНИ БЮМ АН УССР, т. 15.
- Кривобок М. Н. 1953. Использование пищи молодью сазана в нерестово-выростном хозяйстве Азово-Долгий.— Тр. ВНИРО, т. 24, 102—116.
- Кривобок М. Н. 1956. Биологические особенности молоди сазана нерестово-выростных хозяйств дельты Волги.— Тр. ВНИРО, т. 32, 108—128.
- Кривобок М. Н. 1958. Значение изучения обмена азота у рыб для рыболовной практики.— Тр. совещ. по физиологии рыб. Изд-во АН СССР, 197—204.
- Кузнецова И. И. 1956. Элементы газового обмена молоди леща нерестово-выростных хозяйствах дельты Волги.— Тр. ВНИРО, т. 32, 76—92.
- Маляревская О. Я. 1959. Азотистий обмін у коропа. Вид. Акад. наук. Укр. РСР, Київ.
- Фельтц В., Кирш В. 1937. Обмен белковых веществ у сельскохозяйственных животных. Руководство по кормлению и обмену веществ сельскохозяйственных животных, т. III. ОГИЗ.
- Флоркэн М. 1947. Биохимическая эволюция. ИЛ.
- Adolf E. F. 1943. Physiological regulations. Lancaster. Catell.
- Adolf E. F. 1949. Quantitive relations in the physiological constitutions of mammals.— Science, v. 109, 579—585.
- Brody S. 1945. Bioenergetics and growth. N. Y.
- Borsook H. 1961. Protein synthesis. In «The encyclopedia of the biological science. P. Gray (ed.).
- Hemmingsen A. M. 1960. Energy metabolism as related to body size and respiratory surface and its evolution. Repts. Mem. Hosp. and the Nord. Insulin Lab., v. IX, Pt II.
- Kleiber M. 1945—1946. Dietary deficiencies and energy metabolism.— Nutr. Abstr. Rev., 207—222.
- Kleiber M. 1947. Body size and metabolic rate.— Physiol. Rev., v. 27, 511.
- Kleiber M. 1961. The fire of life an introduction to animal energetics. N. Y., London.
- Prosser C. 1962. Comparative animal physiology. N. Y., London.
- Pütter A. 1911. Der Stoffwechsel der Aktinien.— Z. allgem. Physiol., Bd. 13, 297.
- Rubner M. 1883. Über den Einfluss der Körpergrösse auf Stoff und Kraftwechsel.— Z. Biol., Bd. 19, 535—562.
- Trendelenburg W. 1909. Versuche über den Gaswechsel bei Symbiose zwischen Alge und Tier.— Arch. Anat. und Physiol., Physiol. Abt., 2.
- Weymouth F. W. et al. 1944. Totals and tissue respiration in relation to body weight. A comparison of the kelp krab with other crustaceans and with mammals.— Physiol. Zool., v. 17, 50—70.
- Zeuthen E. 1947. Body size and metabolic rate in the animal kingdom with special regard to the microfauna.— Compt. rend. trav. Lab. Carlsberg, Ser. chim., v. 26, N 3.
- Zeuthen E. 1953. Oxygen uptake as related to body size in organisms.— Quart. Rev. Biol., v. 28, N 1.