

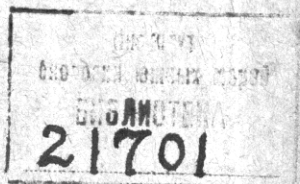
АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

ПРОВ 98

БИОЛОГИЯ МОРЯ

Вып. 15

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ
ОСНОВЫ ЭКОЛОГИИ
ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ



КИЕВ



1968

ДЫХАНИЕ ТКАНЕЙ НЕКОТОРЫХ МОРСКИХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

М. Н. ВИЛЕНКИНА

Институт биологии южных морей АН УССР

Соотношения тканевого дыхания и размеров ткани и тела животного исследованы неудовлетворительно. Терруан, Рош (Terroine, Roche, 1925), Графе (Grafe, 1925) писали о равенстве уровней потребления кислорода гомологичными тканями разных животных. Многие авторы приводят данные, свидетельствующие об изменении интенсивности дыхания тканей с возрастом (Hawkins, 1928; Chapheau, 1932; Pearce, 1936; Hopkins, 1949; Bhattacharya, Mac Dongal, 1959, и др.). В более поздних работах появляются попытки дать количественную оценку зависимости потребления кислорода тканями от размеров тела животного (Kleiber, 1941, 1961; Weymouth и др., 1944; Krebs, 1950; Bertalanffy, Pirozynski, 1953; Vernberg, 1954; Helmes, Stott, 1960). Для тканей разных животных (крыс, мышей, овец, кроликов, коров, лошадей, рыб, моллюсков, крабов) найдена степенная зависимость интенсивности дыхания ткани $\frac{q}{w}$ от веса тела (W): $\frac{q}{w} = aW^{k-1}$. Однако имеющиеся литературные данные немногочисленны, поэтому необходимы дальнейшие исследования в этом направлении.

Для изучения дыхания тканей и целых животных были использованы актинии *Actinia equina* L., полихеты *Nereis diversicolor* (O. F. Müller), моллюски *Mytilus galloprovincialis* Lam., *Rapana thomasiana* Crosse, крабы *Carcinus maenas* L. и *Xanthophilus Herbst*.

Материал собирали в бухтах Черного моря около г. Севастополя. Работа была проведена в 1962—1963 гг.

Сухой вес исследованных животных: актиний — 0,84—3000 мг, nereисов — 5,2—94,2, мидий — 4,4—2546, рапан — 116—6757, крабов *X. hydrophilus* — 71—762, *C. maenas* — 820—7397 мг¹.

¹ Вес моллюсков приведен без веса раковины, крабов — без веса скелета. Сырой вес мидий вместе с раковиной колебался в пределах 212—60 000 мг, рапан — 2160—53 537, крабов *X. hydrophilus* — 1500—13 300, *C. maenas* — 14 560—117 290 мг.

Под тканью понимали «отграниченный участок организма, построенный из клеток и клеточных продуктов одного или нескольких определенных типов и отличный по своему морфологическому составу от смежных участков тела» (Беклемишев, 1964). У актиний выделяли мускулатуру (стенку тела и подошву), щупальца, мезентерий и глотку; у нереиса — кожно-мускульный мешок и желудочно-кишечный тракт; у мидии — мускулатуру жабры, печень, мантийный край, гонады, у рапаны — мускулатуру, жабры, печень, почку, железы Лейблейна и слюнную; у крабов — мускулатуру, жабры, пищеварительную железу, интегумент, сердце и гонады.

Дыхание целых актиний, мидий и рапан измеряли методом замкнутых сосудов, определяя в начале и конце опыта концентрацию растворенного в воде кислорода по Винклеру и полярографически. Потребление кислорода нереисами измеряли методом замкнутых сосудов и манометрически в аппарате Варбурга.

Потребление кислорода полихетами, моллюсками и крабами измеряли при температуре 20° С, актиниями — при 22° С. Животных перед опытом содержали в аквариумах с проточной морской водой (полихет в тонком слое влажного песка) при температуре, близкой к температуре эксперимента.

Дыхание тканей измеряли манометрически прямым методом Варбурга на кашицах тканей (Умбрейт, Буррис, Штауффер, 1951; Dixon, 1951). Средой служила фильтрованная морская вода (Vernberg, 1956; Nicol, 1960). Для поглощения углекислого газа в манометрические сосуды наливали 0,3 мл 10%-ного раствора КОН. Потребление кислорода начинали определять через час после извлечения тканей из животного. Скорость потребления кислорода тканями оставалась постоянной в течение пяти-шести часов. Манометры совершали 100 качаний в минуту с амплитудой колебания 4,5 см. Ткани и целых животных после опытов доводили до постоянного веса при температуре 105° С и взвешивали.

Параллельно с измерениями дыхания тканей исследовали их аллометрический рост. Для этого из животных извлекали каждую ткань полностью и устанавливали ее вес.

Потребление кислорода измеряли в $\text{мм}^3/\text{час}$, интенсивность дыхания — в $\text{мм}^3\text{O}/\text{мг}$ сухого веса за 1 час, вес — в мг сухого вещества. В табл. 1 и 2 приведены коэффициенты зависимости общего потребления кислорода целыми животными и суммарного дыхания тканей от веса тела, потребления кислорода тканями от веса животных, интенсивности дыхания тканей от веса тканей и целых животных, а также коэффициенты относительного роста тканей. Все эти коэффициенты вычислены методом наименьших квадратов на ЭЦВМ «Урал-1» в Севастопольском приборостроительном институте сотрудниками вычислительной лаборатории.

Таблица 1

Коэффициенты зависимости общего потребления кислорода актинией, нерисом, мидией, рапаной и крабами и суммарного дыхания тканей перечисленных животных от веса тела

Вид животных	$Q=AW^k$		$Q'=A'W^{k'}$	
	A	K	A'	K'
<i>A. equina</i>	0,434	0,868	2,227	0,847
<i>N. diversicolor</i>	2,812	0,729	1,882	0,887
<i>M. galloprovincialis</i>	3,757	0,809	6,402	0,582
<i>R. thomasi</i>	11,410	0,582	3,547	0,620
<i>C. maenas</i>	1,936*	0,773*	24,62	0,364
<i>X. hydrophilus</i>	1,936*	0,773*	0,356	0,819

Примечания: 1. Для моллюсков W — вес тела без раковины, для крабов W — вес тела со скелетом. Относительный рост скелета *C. maenas* можно выразить уравнением $W=0,686 W^{1,246}$, *X. hydrophilus* — $W=5,498 W^{1,028}$. 2. Звездочкой обозначены цифры, приведенные по данным В. С. Ивлева, Л. М. Сушени (1961).

Интенсивность дыхания тканей исследованных животных уменьшается с ростом веса ткани или органа. Изменения скорости потребления кислорода тканью на единицу веса с увеличением размеров ткани хорошо выражается уравнением $\frac{q}{w} = aw^{k-1}$ для

X. hydrophilus. Коэффициент $k-1$ для разных тканей неодинаков, то есть интенсивность дыхания каждой ткани изменяется с увеличением ее веса по-своему. Так, например, у интегумента краба *X. hydrophilus* коэффициент $k-1$ равен нулю, следовательно, интенсивность дыхания остается постоянной с ростом ткани, а общее потребление кислорода тканью увеличивается пропорционально ее весу.

Изменения интенсивности дыхания кожно-мышечного мешка и желудочно-кишечного тракта *N. diversicolor* с увеличением их веса также незначительны. Коэффициент $k-1$ для мускулатуры равен $-0,121$, для кишечника $-0,102$.

Самое большое снижение интенсивности дыхания при увеличении веса ткани наблюдается у кишечной железы *C. maenas* ($k-1=-0,765$), гонад *C. maenas* и *M. galloprovincialis* и железы Лейблея *R. thomasi* (табл. 2).

Интенсивность дыхания ткани снижается с увеличением веса животного. Эта зависимость выражается уравнением $\frac{q}{w} = dW^{e-1}$.

Величины коэффициентов d и $e-1$ для разных тканей исследован-

Таблица 2

Коэффициенты, характеризующие относительный рост и дыхание тканей актинии, нериса, мидии, рапаны и крабов

Ткань	$w = \alpha W^\beta$		$\frac{q}{w} = a w^{k-1}$		$\frac{q}{w} = d W^{e-1}$		$q = b W^c$	
	α	β	a	$k-1$	d	$e-1$	b	c

A. equina

Мускулатура	0,944	0,892	0,859	-0,151	0,872	-0,136	0,805	0,762
Мезентерий	0,046	1,302	1,071	-0,158	1,620	-0,192	0,073	1,112
Глотка	0,137	0,859	0,841	-0,172	1,303	-0,168	0,174	0,696
Щупальца	0,859	0,584	1,462	-0,278	1,363	-0,142	1,175	0,441

N. diversicolor

Кожно-мускуль- ный мешок	0,721	1,038	1,754	-0,121	1,874	-0,130	1,365	0,916
Желудочно-ки- шечный тракт	0,295	0,844	1,480	-0,102	1,732	-0,096	0,587	0,754

M. galloprovincialis

Раковина	30,08	0,922	—	—	—	—	—	—
Мускулатура	0,429	0,862	1,565	-0,325	2,197	-0,294	0,854	0,591
Мантийный край	0,268	0,916	2,053	-0,178	2,462	-0,151	0,759	0,727
Жабры	0,274	0,849	4,090	-0,256	4,204	-0,377	2,126	0,445
Печень	0,508	0,821	3,103	-0,461	5,437	-0,207	1,773	0,606
Гонады	0,019	1,423	4,615	-0,494	27,750	-0,680	0,732	0,691

R. thomasiana

Раковина	45,530	0,720	—	—	—	—	—	—
Мускулатура	0,977	0,905	1,226	-0,256	1,180	-0,224	1,716	0,626
Жабры	0,162	0,686	2,984	-0,205	4,311	-0,140	0,543	0,580
Печень	0,188	1,046	1,397	-0,312	2,289	-0,321	0,478	0,709
Почка	0,131	8,755	1,594	-0,151	2,109	-0,120	0,237	0,626
Слюнная железа	0,023	0,918	0,749	-0,276	1,784	-0,230	0,040	0,690
Железа Лей- блейна	0,037	1,141	2,405	-0,543	12,968	-0,605	0,533	0,521

C. maenas

Мускулатура	0,418	1,020	5,832	-0,474	9,579	-0,494	3,182	0,556
Пищеваритель- ная железа	1,148	0,796	36,967	-0,765	17,833	-0,547	44,766	0,173
Жабры	0,006	1,259	8,265	-0,419	21,244	-0,380	3,257	0,473
Интегумент	0,203	0,913	9,941	-0,466	139,554	-0,661	4,789	0,470
Сердце	0,085	0,705	2,012	-0,378	10,675	-0,361	0,806	0,358
Гонады	0,001	1,542	6,074	-0,943	553,490	-0,976	0,383	0,575

Ткань	$w = \alpha W^\beta$		$\frac{q}{w} = \alpha w^{k-1}$		$\frac{q}{w} = d W^{e-1}$		$q = b W^c$	
	α	β	a	$k-1$	d	$e-1$	b	c

X. hydrophilus

Мускулатура	0,418	1,020	1,827	-0,294	2,656	-0,321	1,150	0,694
Пищеварительная железа	1,148	0,796	1,384	-0,211	1,329	-0,163	0,760	0,745
Жабры	0,006	1,259	7,132	-0,396	39,072	-0,433	0,265	0,785
Интегумент	0,203	0,913	1,381	0	1,683	-0,034	0,080	1,153

ных видов животных отличаются друг от друга. Эти различия вызваны различиями в темпах относительного роста тканей ($w = \alpha W^\beta$, где w — вес ткани, W — вес животного) и характеров зависимости интенсивности дыхания ткани от ее веса, так как величина коэффициентов d и $e-1$ определяется величинами коэффициентов уравнения аллометрического роста и зависимости

$$\frac{q}{w} = \alpha w^{k-1} (d = \alpha \alpha^{k-1}, e-1 = \beta(k-1)).$$

В литературе часто сравнивают скорость потребления кислорода различными тканями и зависимость дыхания тканей от веса животного. В результате таких сравнений многие авторы делают выводы о равенстве или различии тканей по уровню обмена. При этом не учитывают вес тканей и органов, являющийся причиной разной интенсивности дыхания. При подобных сравнениях необходимо помнить, что на уровень метаболизма влияют как свойства ткани, так и ее размеры.

Общее потребление кислорода тканями повышается с увеличением веса животного и находится в степенной зависимости от него ($q = v W^c$). Величины коэффициентов v и c зависят от коэффициентов уравнений $w = \alpha W^\beta$ и $\frac{q}{w} = \alpha w^{k-1}$; $v = \alpha \alpha^k$, $c = \beta k$.

Уровень общего потребления кислорода тканью зависит от ее веса и соответствующей ему интенсивности дыхания. А характер изменений потребления кислорода тканью с увеличением веса животного, определяемый величиной коэффициента c , зависит от темпа относительного роста ткани и степени зависимости дыхания ткани от ее веса.

Коэффициенты c для разных тканей одного вида животного могут значительно различаться между собой, и поэтому линии регрессии потребления кислорода тканью по весу животного не

представляют системы параллельных линий в двойной логарифмической системе координат, как это считал Веймаус.

Суммарное дыхание тканей находится в степенной зависимости от веса тела $Q' = A'W^{k'}$. Суммарное дыхание тканей с увеличением веса тела претерпевает изменения, сходные с изменениями дыхания целых животных. Уменьшение интенсивности дыхания тканей с увеличением веса тканей, наблюдаемое *in vitro*, свойственно тканям, находящимся в организме. И тканевое дыхание, измеряемое *in vitro*, дает более или менее верное представление о дыхании тканей *in vivo*.

Данные многих авторов также подтверждают это. Так, например, интенсивность дыхания мозга рыб, адаптированных к теплу, также как и интенсивность дыхания целых животных, ниже соответствующих величин у рыб, адаптированных к низким температурам (Freeman, 1950; Peiss, Field, 1950).

Вернберг и Грей (Vernberg, Gray, 1953) измеряли дыхание изолированного мозга 17 видов рыб, отличающихся активностью. Показана ясная зависимость между дыханием целых животных и отдельных тканей и активностью рыб. С повышением активности увеличивается интенсивность дыхания целых рыб и интенсивность дыхания мозга.

На трех видах пресноводных Decapoda выявлена связь между потреблением кислорода целыми раками и их жабрами. Во время линьки поглощение кислорода целым организмом возрастает, растет и величина потребления кислорода жабрами.

Приведенные примеры свидетельствуют о том, что изменения дыхания тканей *in vitro* и дыхания целых животных обнаруживают сходные тенденции, хотя в некоторых тканях эта закономерность не наблюдается (Heinemann, 1964). Следовательно, путем измерения дыхания изолированных тканей, изучения зависимости его от размеров ткани, органа или целого животного можно объяснить зависимость метаболизма животного от веса тела.

Для объяснения данной зависимости выдвинуто несколько гипотез. Заслуживают внимания следующие.

1. Первая гипотеза основана на мнении о существовании внутриклеточных факторов. Крюгер (Krüger, 1940) предположил, что закон поверхности основан на принципе химической аллометрии, на уменьшении концентрации дыхательных энзимов с увеличением размеров тела.

Подобные изменения были найдены. Розенталь и Драбкин (Rosenthal, Drabkin, 1943) показали, что концентрация цитохрома *c* в коре почек уменьшается в ряду мышь, крыса, кролик, собака, свинья, человек и лошадь пропорционально весу тела в степени $-0,278$.

Позднее Фрид и Типтон (Fried, Tipton, 1953) заметили, что концентрация молочной дегидрогеназы в печени, сердце, почке,

мозгу мыши, крысы и коровы уменьшается с увеличением размеров тела.

Коэффициент наклона линий регрессии на двойной логарифмической шкале —0,10 для сердца и —0,15 для мозга.

Количество цитохромоксидазы в почке и печени мыши, крысы и собаки растет пропорционально весу тела в степени 0,70 и 0,80 соответственно (Kunkel, Campbell, 1952). Пауль и Шперлинг (Paul, Sperling, 1952) показали на скелетной мускулатуре, что дыхание тканей пропорционально содержанию митохондрий в них.

В 1956 г. Смитом (Smith, 1956) была исследована печень крыс, кроликов, овец и коров. Он обнаружил, что с увеличением размеров тела число митохондрий на 1 г печени уменьшается. Произведение числа их на массу растет пропорционально весу тела в степени 0,77. Таким образом, общее количество митохондриального вещества относительно меньше у крупных животных, чем у мелких.

Дисперсионный анализ позволил доказать, что величина потребления кислорода больше зависит от количества митохондрий, чем от их размеров. Потребление кислорода митохондриями на 1 г печени изменяется пропорционально весу печени в степени —0,125, а метаболизм митохондрий из всей печени — пропорционально весу тела в степени 0,697. По мнению Смита, митохондрии являются контролирующим фактором, определяющим регрессию дыхания по весу тела.

Веймаус и другие придерживаются подобной точки зрения. Они считают, что дыхание целых животных — простая сумма дыхания тканей и органов. А линии регрессии потребления кислорода по весу тела для разных тканей в двойной логарифмической системе координат — группа параллельных линий, лежащих на разных уровнях, но имеющих равные углы наклона с прямой, характеризующей зависимость дыхания целых животных от размеров тела.

Более поздние данные показали, что ткани и органы отличаются друг от друга и от целого животного зависимостью потребления кислорода от веса тела. Часто интенсивность дыхания тканей с увеличением веса животного снижается меньше, чем интенсивность дыхания целого организма.

2. Кребс (Krebs, 1950), Мартин, Фурман (Martin, Fuhrman, 1955) и Ивлев (1959) выдвинули гипотезу, согласно которой уменьшение скорости метаболизма с ростом веса тела является следствием уменьшения массы метаболически активных органов.

Более высокий уровень дыхания у мелких животных по сравнению с крупными объясняется тем, что ткани с высокой интенсивностью дыхания имеют больший относительный вес у первых, а ткани с низкой интенсивностью дыхания (соединительнотканые элементы, кровеносные сосуды, лимфатические железы) ста-

новятся преобладающими у крупных животных. Но только этим объяснить зависимость дыхания животных от веса тела нельзя.

Изменение соотношения активных и малоактивных тканей не всегда бывает достаточным для того, чтобы интенсивность дыхания животных с большим весом достигла величины, соответствующей их размерам. Об этом свидетельствуют данные сравнения суммарного дыхания тканей с дыханием целых животных. Отношение этих величин у животных разных размеров может быть различным.

3. Экспериментальные данные Терруана и Графе не получили подтверждения в более поздних работах, но частично их теорию поддерживают некоторые авторы и сейчас. Например, предположение о том, что скорость метаболизма тканей *in vivo* контролируется центральными регуляторами, представляющими животное как целое (Bertalanffy, Pirozynski, 1953; Davison, 1956).

Каррел и Эбелинг (Carrel, Ebeling, 1921) заметили, что скорость роста и метаболизм фибробластов цыплят в культуре ткани больше, если в среду добавить сыворотку молодых петухов, и меньше, если вносить сыворотку старых. Интересные результаты получили Кляйбер с сотрудниками (Kleiber, Cole, Smith, 1943) и немного позднее Берталанффи и Пирожинский (Bertalanffy, Pirozynski, 1953). Они измеряли метаболизм эмбриона крыс *in vitro* и получили данные, свидетельствующие о том, что эмбрион не является метаболически независимым гомеотермным организмом. Скорость потребления кислорода на единицу веса у эмбриона близка по величине к интенсивности дыхания взрослой крысы и значительно меньше, чем у недавно рожденных крысят. Таким образом, из этих данных видно, что метаболизм тканей и органов адаптируется к условиям животного как целого.

Берталанффи и Пирожинский исследовали дыхание тканей, зависимость его от размеров животных. И нашли, что изменения скорости дыхания тканей с ростом организма недостаточно для объяснения уменьшения скорости дыхания на единицу веса целых животных с увеличением веса тела. Они считают, что уровень метаболизма зависит от регулирующих факторов, действующих в целом организме. Ими могут быть гуморальные, нервные регуляторы, снабжение кислородом и метаболитами. Эти авторы полагают, что не только метаболизм, но также и рост регулируется внутренними факторами. Для подтверждения этой мысли они ссылаются на рост тканей *in vitro* при нарушении «баланса органов», при регенерации и компенсаторной гипертрофии и при патологических изменениях, при злокачественном росте.

С крабами *Gecarcinus lateralis* (Fremerville) проделана работа по выяснению эндокринного контроля над метаболизмом (Bliss, 1953). После удаления синусной железы крабы теряли способность изменять тип и скорость метаболизма. Удаление одной из желез глазных стебельков вызывало резко выраженные

изменения интенсивности дыхания и дыхательного коэффициента, изменения в предличиночном метаболизме; удаление этой железы лишало краба гормона — регулятора дыхания.

На основании литературных, а также наших данных попытаемся показать, что причинами снижения интенсивности дыхания с ростом организма являются все факторы, лежащие в основе трех гипотез.

На различных тканях разных видов животных из разных систематических групп установлено, что интенсивность дыхания ткани снижается с увеличением веса тела животного, а ее изменения подчиняются степенной зависимости от веса тела. Цифровые значения коэффициентов, определяющих уровень обмена и характер его изменений, сильно варьируют. Встречаются ткани, интенсивность дыхания которых не меняется с увеличением веса, ткани с небольшим, а также ткани с резким снижением интенсивности дыхания.

Изменение метаболизма тканей, возможно, объясняется изменением концентрации ферментов и количества митохондрий в тканях при увеличении размеров животных. И, вероятно, прав Смит, считая, что эти элементы контролируют и определяют уровень метаболизма тканей.

Снижение скорости потребления кислорода тканью на единицу веса бывает незначительным и, следовательно, недостаточным для объяснения закона снижения интенсивности дыхания животных с увеличением веса тела. Таким образом, одними клеточными факторами объяснить это явление нельзя.

Причиной уменьшения интенсивности дыхания целого животного наряду с зависимостью тканевого дыхания от веса ткани в значительной степени является аллометрический рост тканей, изменение их весового соотношения при росте животного. Наиболее ярко это проявляется у животных с большой степенью дифференцировки и специализации тканей. У таких же организмов, как актиния и нереис, уровни дыхания различных тканей близки. Изменение весового соотношения между тканями не играет решающей роли для снижения интенсивности дыхания животного. В этом случае основное значение имеет зависимость метаболизма тканей от веса тканей. У более высокоорганизованных животных с появлением различий в уровнях дыхания тканей относительный вес ткани приобретает большее значение.

С ростом животного снижается вес активных тканей и соответственно их вклад в общий обмен организма.

Относительный вес почки, мозга, печени у более крупных животных меньше и соответственно меньше вклад этих органов в общее дыхание животного (табл. 3). В табл. 3 приведены относительные веса органов мыши, крысы и собаки и относительное потребление ими кислорода (Martin, Fuhrman, 1955).

Таблица 3

Относительный вес и относительное потребление кислорода органами мыши, крысы и собаки (по данным Мартина и Фурмана)

Ткань	Относительный вес органа			q, в % от общего метаболизма		
	Мышь	Крыса	Собака	Мышь	Крыса	Собака
Мускулатура	31,2	41,6	42,6	25,5	32,7	61,5
Кожа	16,3	18,5	14,4	4,0	7,0	5,8
Скелет	5,3	6,6	20,6	1,0	0,9	1,7
Пищеварительный тракт	8,8	5,3	3,6	11,6	4,9	8,0
Печень	6,2	5,5	2,2	12,2	10,0	11,9
Почка	1,8	0,9	0,4	5,3	3,5	2,9
Жир	10,0	5,0	3,9	2,6	1,0	2,7
Мозг	1,8	1,5	0,5	3,3	2,6	2,1

Примечание: Вес тела (кг): мыши — 0,02, крысы — 0,15, собаки — 20,0.

Относительный вклад органов с высокой интенсивностью дыхания в ряду мышь — крыса — собака становится меньшим. Это происходит за счет снижения интенсивности дыхания ткани и уменьшения относительного веса органов с ростом животного. Ткани легких, сердца, щитовидной железы, желудка и кишечника, а также кровь обладают сравнительно низким уровнем метаболизма, а их относительный рост близок к изометрическому.

Мускулатура отличается сравнительно низкой интенсивностью дыхания. У мыши, крысы и собаки относительный вес и вклад мускулатуры в общее потребление кислорода организмом растут при увеличении размеров животного.

Рост тканей и органов в организме подчинен влиянию этого организма. Ткань можно представить как «уравновешенную в известных пределах в себе систему, имеющую свои элементарные биологические константы и развивающуюся и вместе с организмом, и в себе самой» (Заварзин, 1934).

Так как «рост отдельных органов и частей организма в зависимости от различного характера и различной степени дифференцировки этих частей протекает с разной интенсивностью, то естественно, что это связано с изменением соотношений отдельных частей, то есть изменением пропорций всего организма» (Шмальгаузен, 1935б).

Размеры отдельных органов определяются, по мнению Шмальгаузена (1935в), так же как и размеры всего организма, сложным рядом факторов. И так как закономерности роста органов сходны с таковыми для целого организма, то и факторы,

определяющие величину частей и органов, сходны с факторами, определяющими размеры всего тела.

У каждого вида животных весовая зависимость метаболизма является результатом специфичных, характерных для данного вида процессов относительного роста и снижения интенсивности дыхания тканей с увеличением веса животного. У некоторых тканей снижение скорости дыхания на единицу веса с ростом организма может быть незначительным. Ткани с высоким уровнем метаболизма при отрицательной аллометрии у более крупных животных вносят меньшую долю в общий обмен, чем у более мелких. Ткани с низким уровнем метаболизма, при изометрии или положительной аллометрии вносят большую долю у крупных животных. У других тканей наблюдается значительная весовая зависимость интенсивности дыхания и различные темпы относительного роста. И таких комбинаций может быть много. Но общая тенденция такова: с ростом организма может быть достигнуто значительное снижение интенсивности дыхания ткани.

Явление весовой зависимости метаболизма хорошо иллюстрируется коэффициентами относительного роста, зависимости дыхания тканей от веса органа и веса целого организма для исследованных нами видов беспозвоночных животных (см. табл. 2).

От характера изменения весового соотношения тканей и степени зависимости интенсивности дыхания тканей от их веса зависят в значительной степени величины коэффициентов A и K уравнения весовой зависимости обмена целых животных ($Q = AW^k$).

Сравнение суммарного дыхания тканей с дыханием целых организмов проведено у разных видов животных. Суммарный метаболизм изолированных тканей отличается от обмена целого организма, так как в целом организме все функции клетки находятся под контролем нервной системы (Ольнянская, 1964). Например, перерезка соответствующего нерва у голубя вызывает снижение температуры грудной мышцы, уменьшение объема извлеченных из нее митохондрий, падение активности аденозинтрифосфатазы митохондрий (Carafoli, Buffa, Margreth, 1961). Денервация мышц приводит к уменьшению содержания миозина, глубоким молекулярным и функциональным изменениям в нем. Большую роль нервная система играет в регуляции процессов фосфорилирования (Ольнянская).

Происходящие в тканях и органах процессы газообмена регулируются в соответствии с функцией данного органа, в соответствии с потребностями организма как целого.

Учитывая все изложенное, приходим к выводу, что уровень метаболизма целого животного и его зависимость от размеров тела определяются аллометрическим ростом тканей и органов, зависимостью интенсивности дыхания тканей от веса тканей и органов и регулирующей ролью нервной и гуморальной систем.

ЛИТЕРАТУРА

- Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных, 2. «Наука», М., 1964.
- Заварзин А. А. Об эволюционной динамике тканей.— Архив биол. наук, **36**, 1, сер. А, 1934.
- Ивлев В. С. Опыт оценки эволюционного значения уровней энергетического обмена.— Журн. общ. биол., **20**, 2, 1959.
- Ивлев В. С., Сущеня Л. М. Интенсивность водного и атмосферного дыхания некоторых морских ракообразных.— Зоол. журн., **40**, 9, 1961.
- Карафолли Е., Буффа П., Маргрет А. Влияние перерезки нерва на некоторые стороны активности митохондрий грудной мышцы голубя.— В кн.: V междунар. биохим. конгресс (Москва, август 1961), реф. сообщ., **1**, секции 1—13, М., 1961.
- Ольнянская Р. П. Очерки по регуляции обмена веществ. М.—Л., 1964.
- Шмальгаузен И. И. Рост и дифференцировка.— В кн.: Рост животных. М.—Л., 1935а.
- Шмальгаузен И. И. Определение основных понятий и методика исследования роста.— В кн.: Рост животных. М.—Л., 1935 б.
- Шмальгаузен И. И. Рост и общие размеры тела в связи с их биологическим значением.— В кн.: Рост животных. М.—Л., 1935 в.
- Bertalanffy L., Pirozynski W. J. Tissue respiration, growth and basal metabolism.— Biol. bull., **105**, 2, 1953.
- Bhattacharya M. C., Mac Dongal J. D. B. The respiration of cardiovascular tissues of the developing chick and adult fowl.— Biochem. J., **71**, 1959.
- Bliss D. E. Endocrine control of metabolism in the land crab *Gecarcinus lateralis*. I. Differences in the respiratory metabolism of sinus glandless and eyes-talkless crabs.— Biol. bull., **104**, 3, 1953.
- Carrel A., Ebeling A. H. Age and multiplication of fibroblasts.— J. exp. med., **34**, 1921.
- Chapheau M. Recherches sur le métabolisme cellulaire de quelques invertébrés marins.— Bull. sta. arcachon, **29**, 1—2, 1932.
- Davison J. An analysis of cell growth and metabolism on the crayfish (*Procambarus alleni*).— Biol. bull., **110**, 3, 1956.
- Dixon M. Manometric methods as applied to the measurement of cell respiration and other processes. Cambridge, 1951.
- Freeman J. A. Oxygen consumption brain metabolism and respiratory movements of goldfish during temperature acclimatization, with special reference to lowered temperatures.— Biol. bull., **99**, 3, 1950.
- Fried G. H., Tipton S. R. Comparison of respiratory enzyme levels in tissues of mammals of different sizes.— Proc. soc. exper. biol. med., **82**, 1953.
- Grafe E. Probleme der Gewebsatmung.— Dtsch. Med. Wschr., **51**, 16, 1925.
- Hawkins J. A. Metabolism of liver tissue from rats of different ages.— J. gen. physiol., **11**, 5, 1928.
- Heinemann F. Der Gewebestoffwechsel einheimischer Dekapoden und seine Bedeutung für ihre Biologie und Ökologie.— Zool. Jahrb., Abt. Allg. Zool. und Physiol. der Tiere, **71**, 1, 1964.
- Holmes W. N., Gael H. Stott. Studies on the respiration rates of excretory tissues in the cutthroat trout (*Salmo clarki clarki*). I. Variation with body weight.— Physiol. zool. USA, **33**, 1, 1960.
- Hopkins H. S. Metabolic reactions of clams tissues to change in salinity.— Physiol. zool. USA, **22**, 1949.
- Kleiber M. Body size and metabolism of liver slices in vitro.— Proc. soc. exper. biol. med., **48**, 2, 1941.
- Kleiber M. The fire of life. An introduction to animal energetics. New York—London, 1961.
- Kleiber M., Cole H. H., Smith A. H. Metabolic rate of rat fetuses in vitro.— J. cell. comp. physiol. **22**, 1943.

Krebs H. A. Body size and tissue respiration.—Biochim.-biophys. acta, **4**, 1—3, 1950.

Krüger F. Die Beziehung des Sauerstoffverbrauches zur Körperoberfläche beim Schweinespulwurm (*Ascaris lumbricoides*).—Zs. wiss. Zool., **152**, 1940.

Kuncel H. O., Campbell J. E. Tissue cytochrome oxidase activity and body weight.—J. biol. chem., **198**, 1952.

Martin A. W., Fuhrman F. A. The relationship between summated tissue respiration and metabolic rate in the mouse and dog.—Physiol. zool., **28**, 1, 1955.

Nicol J. A. C. The biology of marine animals, L., 1960.

Paul N., Sperling E. Cyclophorase system. Correlation of cyclophorase activity and mitochondrial density in striated muscle.—Proc. soc. exper. biol. med., **79**, 1952.

Pearce J. M. Age and tissue respiration.—Amer. j. physiol., **114**, 2, 1936.

Peiss C. N., Field J. The respiratory metabolism of excised tissues of warm- and cold-adapted fishes.—Biol. bull., **99**, 1950.

Rosenthal O., Drabkin D. L. The cytochrome content of normal and neoplastic mammalian epithelium and its correlation with body mass.—J. biol. chem., **150**, 1943.

Smith R. E. Quantitative relations between liver mitochondria metabolism and total body weight in mammals.—Ann. New York acad. sci., **62**, 17, 1956.

Terroine E. F., Roche J. La respiration des tissus. I. Production calorifique des homéothermes et intensité de la respiration in vitro des tissus homologues.—Arch. int. physiol., **24**, 1925.

Vernberg J. F. The respiratory metabolism of tissues of marine teleosts in relation to activity and body size.—Biol. bull., **106**, 3, 1954.

Vernberg J. F. Study of the oxygen consumption of excised tissues of certain marine decapod Crustacea in relation to habitat.—Physiol. zool., **29**, 3, 1956.

Vernberg J. F., Gray J. E. A comparative study of the respiratory metabolism of excised brain tissue of marine teleosts.—Biol. bull., **104**, 1953.

Weymouth F. W., Crismon J. M., Hall V. E., Bolding H. S., Field J. Total and tissue respiration in relation to body weight. A comparison of the kelp crab with other crustaceans and with mammals.—Physiol. zool., **17**, 1, 1944.

The tissue respiration in some marine invertebrates

M. N. VILENKINA

Summary

The respiratory rates of various tissues and of an intact animal in *Actinia equina* L., *Nereis diversicolor* (O. F. Müller), *Mytilus galloprovincialis* Lam., *Rapana thomasiana* Crosse, *Carcinus maenas* L., *Xantho hydrophilus* Herbst. were studied, and allometric growth of these species was investigated.

A significant correlation was observed between the rate of tissue respiration and the weight of body and tissue. The changes in the rate of tissue respiration can be described by exponential equations, the coefficients of equations being different for different tissues. The changes in the summed respiration of all tissues in an animal with an increase of the body weight are similar qualitatively to the changes in the respiration of the intact animal.

It was shown that the decrease of metabolic rate per unit weight in an intact animal with an increase in body weight depend on the decrease of the rate of tissue respiration, the character of the relative growth of the tissue and the nervous and humoral regulation. The relative importance of these factors is unequal for the animals of different systematic groups. The role of the allometric growth and of the nervous and humoral regulation increases with the rise in the organisation of animals.