

ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ ОБМЕН В ПОСТЛИЧИНОЧНОМ ОНТОГЕНЕЗЕ *PLANORBARIUS CORNEUS* (PLANORBIDAE, GASTROPODA)

© 2019 г. А. А. Зотин*

Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, ул. Вавилова, 26, Москва, 119334 Россия

*e-mail: zotin@idbras.ru

Поступила в редакцию 19.02.2019 г.

После доработки 27.03.2019 г.

Принята к публикации 05.04.2019 г.

Исследовано изменение скорости и интенсивности потребления кислорода в процессе индивидуального онтогенеза 9 особей *Planorbarius corneus*, начиная с 3 нед. после вылупления вплоть до гибели животных. Показано, что на начальных этапах развития интенсивность потребления кислорода возрастает, достигая максимума к 3–7 нед. после вылупления. Затем скорость потребления кислорода в индивидуальном развитии постоянно увеличивается, а интенсивность потребления кислорода уменьшается. Зависимости интенсивности потребления кислорода (q) от возраста (t) у отдельных особей *P. corneus* могут быть описаны уравнением вида $q = q_{st}/(1 - \exp(-k(t + t_0)))$. Значения коэффициентов этого уравнения у разных особей достоверно не различаются и в среднем равны $k = 0.134 \pm 0.016$ нед.⁻¹; $q_{st} = 0.117 \pm 0.006$ мл O₂/(ч г). Зависимости скорости потребления кислорода (Q , мл O₂/ч) от массы тела (M , г) в индивидуальном развитии хорошо описываются аллометрическими уравнениями, степенные коэффициенты которых варьируют от 0.647 до 0.944 и достоверно отличаются друг от друга ($p < 0.001$). Тем не менее, данные по всем моллюскам могут быть описаны единым уравнением $Q = 0.061 M^{0.795}$, степенной коэффициент которого достоверно не отличается от константы Хемингсена 0.75.

Ключевые слова: метаболизм, онтогенез, брюхоногие моллюски, Gastropoda, *Planorbarius corneus*

DOI: 10.1134/S0475145019050094

ВВЕДЕНИЕ

Закономерности роста и энергетического обмена в онтогенезе животных изменяются на разных стадиях развития. В зародышевом развитии интенсивность потребления кислорода сначала увеличивается вплоть до стадии трохофоры, а затем постоянно уменьшается (Алексеева, 1985; Никольская и др., 1986; Радзинская и др., 2003; Зотин, Клейменов, 2006; Зотин, Кирик, 2017). В постличиночном периоде при переходе к образу жизни взрослых животных наблюдаются процессы, связанные, вероятно, с адаптацией к новым условиям существования. У разных видов эти процессы происходят по-разному. В частности, для *Lymnaea stagnalis* было показано (Зотин, 2009а), что изменение скорости энергетического обмена в раннем постличиночном онтогенезе идет неравномерно: периоды увеличения в течение 1 нед. сменяются 2-х недельными периодами относительного постоянства этого параметра, а интенсивность обмена после первоначального приблизительно 3.5-кратного увеличения в течение первых 3-х сут в следующие 10 нед. существенно не изменяется.

В позднем постличиночном периоде, наоборот, кинетика изменения энергетического обмена подчиняется общим закономерностям: скорость обмена постоянно возрастает, а интенсивность — падает. Справедливость этих закономерностей установлена для всех групп животных от простейших до млекопитающих (Brody, 1945; Kleiber, 1961; Сушеня, 1972; Винберг, 1977; Шмидт–Ниельсен, 1987; Радзинская и др., 1987, 2003).

Увеличение скорости потребления кислорода коррелирует с нарастанием массы таким образом, что наблюдается аллометрическая зависимость между этими параметрами, определяемая степенным уравнением (Шмидт–Ниельсен, 1987):

$$Q = aM^b, \quad (1)$$

Q — скорость потребления кислорода, M — масса тела, a , b — аллометрические коэффициенты. Коэффициент a называют сопоставимым стандартным обменом, поскольку с его помощью можно проводить сравнительный анализ метаболизма животных с разной массой (Зотин, Зотин, 1999).

Чаще всего степенной коэффициент b принимает значение близкое к $3/4$. Первым на это обратил внимание Хемингсен (Hemmingsen, 1960), в результате чего величина $b = 3/4$ получила название “константа Хемингсена” (Шмидт-Ниельсен, 1987).

Данное исследование – продолжение серии исследований по росту и изменению энергетического обмена в онтогенезе пресноводного брюхоного моллюска роговой катушки *Planorbis corneus* (Зотин, Кирик, 2016, 2017; Зотин, 2018) и посвящено исследованию закономерностей изменения скорости и интенсивности потребления кислорода в постличином индивидуальном развитии этого вида животных.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Моллюсков *P. corneus* L. (Gastropoda, Planorbidae) получали путем разведения в лабораторных условиях. Вылупившихся моллюсков содержали в отстоянной (не менее 2 сут.) водопроводной воде при постоянной температуре 20°C поодиночке в пластиковых стаканах объемом 50 мл. Воду и корм меняли 2 раза в неделю. В качестве корма использовали лист одуванчика (*Taraxacum officinale* Wigg). Всего исследовано 9 животных.

Скорость потребления кислорода измеряли с помощью оксиметра Orion Star A223 RDO/DO portable meter (“Thermo Fisher Scientific”, США), как это описано в предыдущей статье (Зотин, Кирик, 2017). Измерения проводили 2 раза в неделю, начиная с 3 нед. после вылупления вплоть до естественной гибели животных. Общую массу тела моллюсков определяли на весах Scout Pro (Швейцария) с точностью 1 мг.

Интенсивность потребления кислорода рассчитывали путем деления величины скорости потребления кислорода одной особью на массу этой особи.

Скорость потребления кислорода выражали в мкл потребленного кислорода. Для перевода этих единиц измерения в энергетические единицы полученную величину надо умножить на оксикалорийный коэффициент – 0.00561 мВт/мкл O_2 .

Для описания кинетики изменения интенсивности потребления кислорода использовали введенное ранее уравнение (Зотин, 2006):

$$q = q_{st} / (1 - \exp(-k(t + t_0))), \quad (2)$$

где q – интенсивность потребления кислорода, t – возраст моллюска, q_{st} – интенсивность потребления кислорода в конечном стационарном состоянии (величина, к которой стремится q при $t \rightarrow \infty$), k – коэффициент, определяющий скорость процесса, t_0 – коэффициент начальных условий.

Сравнение параметров уравнения (2), рассчитанных для каждой особи, проводили с использованием рекуррентной формы этого уравнения:

$$1/q_{t+1} = c/q_t + d, \quad (3)$$

где q_t, q_{t+1} – интенсивность потребления кислорода в возрасте t и $t+1$ нед. соответственно. Коэффициенты уравнения (3) связаны с коэффициентами уравнения (2) соотношениями: $c = \exp(-k)$; $d = (1 - c)/q_{st}$. Биологический смысл коэффициентов можно интерпретировать следующим образом: c характеризует скорость замедления интенсивности потребления кислорода с возрастом; d – обратно пропорционален значению интенсивности потребления кислорода в возрасте 1 нед.

Линейный характер уравнения (1) после логарифмирования, а также уравнения (3) позволяет проводить сравнительный анализ коэффициентов этих уравнений у разных моллюсков с помощью методов линейного регрессионного анализа (Хальд, 1956).

Аппроксимацию экспериментальных данных проводили с помощью программы Matlab (версия 7.3.0.267), разработанной компанией The MathWorks, Inc. (США). Аппроксимацию уравнениями (2) и (3) начинали с возраста, когда значение интенсивности потребления кислорода достигало максимума.

Оценку пригодности использования уравнений (1) и (3) проводили с помощью критерия нелинейности (Зотин, 2000).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Исследуемые моллюски прожили от 49 до 110 нед. (в среднем 83 ± 5 нед.). К концу жизни они достигли массы 0.7–1.7 г. и диаметра раковины 14–21 мм.

Чувствительность использованного метода не позволяет измерять скорость потребления кислорода у животных, масса которых меньше 0.5 мг. Такую массу исследованные моллюски достигали только к 3 нед. после вылупления. Поэтому именно с этого возраста мы начинали измерения.

На протяжении всего исследованного периода скорость потребления кислорода и масса тела *P. corneus* постоянно возрастают. Взаимосвязь между этими параметрами определяется аллометрическим уравнением (1). Степенные коэффициенты b для разных особей широко варьируют от 0.647 до 0.944 и достоверно отличаются друг от друга ($p < 0.001$). В среднем $b = 0.795 \pm 0.053$ и достоверно не отличается от константы Хемингсена (0.75). Сопоставимый стандартный обмен в среднем равен $a = 0.061 \pm 0.001$ мл O_2 /(ч г^b).

Таблица 1. Коэффициенты уравнений (2) и (3) в постличином онтогенезе *P. corneus*

№ моллюска	<i>n</i>	Уравнение (2)		Уравнение (3)		<i>t</i> _{max} , нед.
		<i>q</i> _{st} , мл O ₂ /(ч г)	<i>k</i> , нед. ⁻¹	<i>c</i>	<i>d</i> , (ч г)/мл O ₂	
1	197	0.102	0.165	0.848 ± 0.052	1.49 ± 0.53	7
2	50	0.140	0.212	0.809 ± 0.104	1.36 ± 0.72	<3
3	160	0.130	0.191	0.826 ± 0.048	1.34 ± 0.36	<3
4	110	0.127	0.124	0.883 ± 0.054	0.92 ± 0.41	5.5
5	159	0.113	0.112	0.894 ± 0.033	0.94 ± 0.33	7
6	158	0.088	0.074	0.929 ± 0.043	0.81 ± 0.44	<3
7	56	0.134	0.139	0.870 ± 0.076	0.97 ± 0.55	6
8	154	0.112	0.105	0.900 ± 0.049	0.89 ± 0.42	7
9	136	0.108	0.083	0.920 ± 0.052	0.74 ± 0.43	7

Примечание. *n* – число измерений; *t*_{max} – возраст достижения максимального значения интенсивности потребления кислорода. “<” – максимум наблюдается при первом измерении.

Интенсивность потребления кислорода на ранних этапах развития у большинства исследованных моллюсков увеличивается, достигая максимума на разные сроки, не превышающие 7 нед. (табл. 1). Затем этот параметр имеет тенденцию к постоянному уменьшению на протяжении всего индивидуального развития. Его снижение идет на фоне постоянных колебаний (рис. 1).

Кинетика изменения интенсивности потребления кислорода после достижения максимума хорошо аппроксимируется уравнениями (2) и (3) (рис. 1). Коэффициенты этих уравнений для каждого исследованного моллюска приведены в табл. 1. Согласно результатам регрессионного анализа эти коэффициенты достоверно не отличаются друг от друга и равны в среднем: для уравнения (3) – $c = 0.876 \pm 0.014$, $d = 1.05 \pm 0.09$ (ч г)/мл O₂; для уравнения (2) – $q_{st} = 0.117 \pm 0.006$ мл O₂/(ч г), $k = 0.134 \pm 0.016$ нед.⁻¹.

ОБСУЖДЕНИЕ

Постоянное увеличение скорости и снижение интенсивности потребления кислорода в постзародышевом онтогенезе показано для животных практически всех таксонов (Brody, 1945; Kleiber, 1961; Сушеня, 1972; Винберг, 1977; Шмидт-Ниельсен, 1987; Радзинская и др., 1987, 2003 и др.). При этом кинетика изменения интенсивности энергетического обмена может быть описана у разных животных одним и тем же уравнением (2) (Зотин, 2006). В данной работе показано, что это уравнение применимо не только для данных суммарных по популяции, но и для индивидуального постзародышевого развития. Величина коэффициентов уравнения (3) у разных особей *P. corneus*, также как и у другого вида брюхоногих моллюсков *Lymnaea stagnalis* (Зотин, 2009б) достоверно не различается, и, следовательно, их вариация

при постоянных условиях среды носит случайный характер.

А.И. Зотин и соавторы (Зотин, Зотина, 1969, 1993; Zotin, Zotin, 1996, 1997) считают, что закономерное снижение интенсивности энергетического обмена определяется законами термодинамики необратимых процессов.

Аллометрическая (степенная) зависимость (1) между скоростью потребления кислорода и массой тела животных разных таксонов подтверждена большим числом экспериментальных данных (Kleiber, 1961; Винберг, 1977; Дольник, 1978; Алимов, 1981; Glazier, 2006; Nechaeva et al., 2007). Тем не менее, она остается эмпирической зависимостью, не имеющей под собой теоретического обоснования, несмотря на многочисленные попытки это сделать (Rubner, 1883; Дольник, 1978; Шмидт-Ниельсен, 1987; Glazier, 2006; Hunt von Herbing, 2005; White et al., 2006; Katsanevakis et al., 2007 и др.).

То, что подобная зависимость пригодна для описания только постличином (постнатального) онтогенеза известно достаточно давно (Зотин, 1966; Винберг, 1975). Зародышевый и личиночный периоды развития в подавляющем большинстве случаев не описываются единым аллометрическим уравнением, и авторы вынуждены разбивать эти периоды на этапы, на протяжении которых ее можно все-таки использовать (Винберг, 1975; Владимирова и др., 2005; Радзинская и др., 2003; Nechaeva et al., 2007). При описании взаимосвязи скорости потребления кислорода от объема зародыша *P. corneus* мы выделили 2 периода (Зотин, Кирик, 2017). Стадия независимости этих параметров наблюдается в раннем зародышевом развитии от зиготы до стадии трохофоры. В этот период рост зародыша не происходит, а интенсивность потребления кислорода постоянно увеличивается. На более поздние

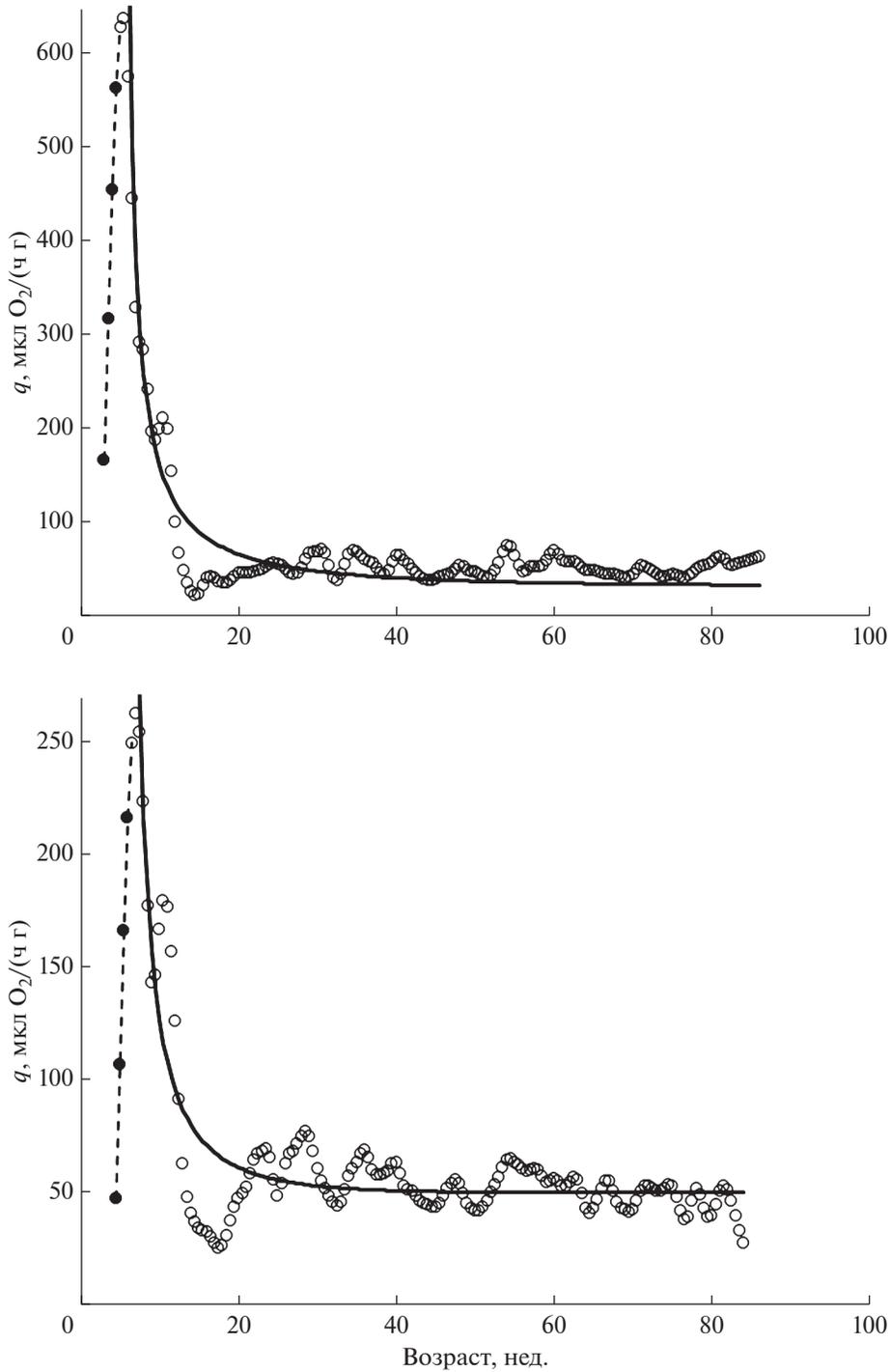


Рис. 1. Примеры зависимости интенсивности потребления кислорода (q) от возраста моллюсков после вылупления в индивидуальном развитии *P. corneus*. Вверху – моллюск № 5, внизу – моллюск № 6 (табл. 1). Кружки – измерения. Закрашенные кружки и пунктирные линии – период первоначального увеличения q . Не закрашенные кружки – период тенденции q к снижению, описываемый уравнением (2) (сплошные линии).

сроки развития вплоть до вылупления зависят от интенсивности потребления кислорода от объема зародыша описывается аллометрическим уравнением (1) со степенным коэффициентом $b = 0.230 \pm 0.009$ (Зотин, Кирик, 2017).

Полученные данные свидетельствуют о том, что в постличиночном онтогенезе параметры аллометрической зависимости изменяются. В этот период значение коэффициента b принимает значение близкое к константе Хемингсена (0.75) – 0.795 ± 0.053 .

Накопленные к настоящему времени данные показывают, что и для постличиночного периода применение аллометрического уравнения (1) имеет определенные ограничения (Donhoffer, 1986; Зотин, Зотина, 1993; Kooijman, 2000; Vokma, 2004; Glazier, 2006). Наши данные также свидетельствуют в пользу того, что подобная зависимость является скорее некоторым усреднением, а не отражает реальной связи между скоростью потребления кислорода и массой тела животных. Такой вывод можно сделать, например, на основании того, что коэффициенты b достоверно различаются у разных особей *P. corneus*.

Следует отметить, что ограничения применимости аллометрических уравнений действуют только для “онтогенетической” и “групповой” аллометрии, т.е. когда исследуется связь скорости потребления кислорода и массы в индивидуальном развитии или в пределах одной популяции соответственно. Для сопоставления взрослых особей разных видов в пределах одного таксона справедливость аллометрической зависимости не вызывает сомнения. Она установлена на большом экспериментальном материале и с успехом используется для сравнительных межвидовых и эволюционных исследований (Дольник, 1968; Зотин, Зотин, 1999).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеева Т.А. Изменение интенсивности дыхания в онтогенезе *Drosophila melanogaster* // Онтогенез. 1985. Т. 16. № 2. С. 177–180.
- Алимов А.Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. Л.: Наука, 1981. 248 с.
- Винберг Г.Г. Взаимозависимость роста и энергетического обмена у пойкилотермных животных // Количественные аспекты роста организмов. М.: Наука, 1975. С. 7–25.
- Винберг Г.Г. Интенсивность обмена при постэмбриональном развитии пойкилотермных животных // Проблемы экспериментальной биологии. М.: Наука, 1977. С. 288–293.
- Владимирова И.Г., Алексеева Т.А., Нечаева М.В. Рост и потребление кислорода в процессе эмбрионального и раннего постэмбрионального развития европейской болотной черепахи *Emys orbicularis* (Reptilia: Emydidae) // Изв. РАН. Сер. биол. 2005. № 2. С. 1–7.
- Дольник В.Р. Энергетический обмен и эволюция животных // Успехи соврем. биол. 1968. Т. 66. № 5. С. 276–293.
- Дольник В.Р. Энергетический метаболизм и размеры животных: физические основы соотношения между ними // Журн. общ. биол. 1978. Т. 39. № 6. С. 805–816.
- Зотин А.А. Статистическая оценка параметров аллометрических уравнений // Изв. РАН. Сер. биол. 2000. № 5. С. 517–524.
- Зотин А.А. Уравнения, описывающие изменение массы и интенсивности дыхания в постэмбриональный период развития животных // Изв. РАН. Сер. биол. 2006. № 4. С. 404–413.
- Зотин А.А. Рост и энергетический обмен *Lymnaea stagnalis* (Lymnaeidae, Gastropoda). I. Ранний постличиночный период // Изв. РАН. Сер. биол. 2009а. № 5. С. 543–552.
- Зотин А.А. Индивидуальный рост *Lymnaea stagnalis* (Lymnaeidae, Gastropoda). II. Поздний постличиночный период // Изв. РАН. Сер. биол. 2009б. № 6. С. 543–552.
- Зотин А.А. Индивидуальный рост *Planorbarius corneus* (Planorbidae, Gastropoda) в постличиночном онтогенезе // Онтогенез. 2018. Т. 49. № 6. С. 371–378.
- Зотин А.А., Кирик Е.Ф. Индивидуальный рост зародышей роговой катушки *Planorbarius corneus* (Gastropoda, Planorbidae) // Онтогенез. 2016. № 5. С. 296–306.
- Зотин А.А., Кирик Е.Ф. Скорость потребления кислорода в зародышевом развитии роговой катушки *Planorbarius corneus* (Gastropoda) // Онтогенез. 2017. Т. 48. № 4. С. 295–300.
- Зотин А.А., Клеймёнов С.Ю. Скорость потребления кислорода в зародышевом развитии обыкновенного прудовика *Lymnaea stagnalis* (Gastropoda) // Онтогенез. 2006. Т. 37. № 3. С. 167–172.
- Зотин А.И. Изменение скорости продукции энтропии во время эмбрионального развития и роста // Биофизика. 1966. Т. 11. № 3. С. 554–557.
- Зотин А.И., Зотин А.А. Направление, скорость и механизмы прогрессивной эволюции. Термодинамические и экспериментальные основы. М.: Наука, 1999. 319 с.
- Зотин А.И., Зотина Р.С. Термодинамический подход к проблемам развития, роста и старения // Журн. общ. биол. 1969. Т. 30. № 1. С. 94–110.
- Зотин А.И., Зотина Р.С. Феноменологическая теория развития, роста и старения организма. М.: Наука, 1993. 364 с.
- Никольская И.С., Радзинская Л.И., Прокофьев Е.А. Изменение дыхания и веса сверчка *Acheta domesticus* L. при росте и старении // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1986. № 4. С. 628–633.
- Радзинская Л.И., Никольская И.С., Чудакова И.В. Влияние аллэктомии на дыхание, вес и продолжительность жизни домового сверчка *Acheta domestica* L. // Онтогенез. 1987. Т. 18. № 3. С. 281–287.
- Радзинская Л.И., Никольская И.С., Алексеева Т.А., Владимирова И.Г., Коваленко П.И., Озернюк Н.Д. Изменение интенсивности дыхания в онтогенезе некоторых беспозвоночных // Онтогенез. 2003. Т. 34. № 5. С. 377–381.
- Сущенко Л.М. Интенсивность дыхания ракообразных. Киев: Наукова думка, 1972. 196 с.
- Хальд А. Математическая статистика с техническими приложениями. М.: Изд-во иностр. лит., 1956. 664 с.
- Шмидт-Нильсен К. Размеры животных: почему они так важны? М.: Мир, 1987. 159 с.
- Vokma F. Evidence against universal metabolic allometry // Funct. Ecol. 2004. V. 18. P. 184–187.
- Brody S. Bioenergetics and Growth. N.Y.: Reinhold. 1945, 1023 p.
- Donhoffer S. Body size and metabolic rate: exponent coefficient of the allometric equation: the role of units // J. Theor. Biol. 1986. V. 119. P. 125–137.

- Glazier D.S.* The 3/4-power law is not universal: evolution of isometric, ontogenetic metabolic scaling in pelagic animals // *Bioscience*. 2006. V. 56. P. 325–332.
- Hemmingsen A.H.* Energy metabolism as related to body size and respiratory surface, and its evolution // *Rep. Steno Memor. Hospital Nordisk Insulinlabor*. 1960. V. 9. № 2. P. 7–110.
- Hunt von Herbing I.* The physiological basis for metabolic scaling in animals: a developing perspective // *Comparative Developmental Physiology*. N.Y.: Oxford Univ. Press, 2005. P. 83–98.
- Katsanevakis S., Thessalou-Legaki M., Karlou-Riga C., Lefkaditou E., Dimitriou E., Verriopoulos G.* Information-theory approach to allometric growth of marine organisms // *Mar. Biol.* 2007. V. 151. P. 949–959.
- Kleiber M.* The Fire of Life. An Introduction in Animal Energetics. N.Y.: Wiley, 1961. 454 p.
- Kooijman S.A.L.M.* Dynamic Energy and Mass Budgets in Biological Systems. Cambridge: Univ. Press, 2000. 424 p.
- Nechaeva M.V., Vladimirova I.G., Alekseeva T.A.* Oxygen consumption as related to the development of the extraembryonic membranes and cardiovascular system in the European pond turtle (*Emys orbicularis*) embryogenesis // *Comp. Biochem. Physiol.* 2007. V. A148. P. 599–610.
- Rubner M.* Über den Einfluss der Körpergröße auf Stoff- und Kraftwechsel // *Ztschr. Biol.* 1883. Bd. 19. S. 535–562.
- White C.R., Phillips N.R., Seymour R.S.* The scaling and temperature dependence of vertebrate metabolism // *Biol. Letters*. 2006. V. 2. P. 125–127.
- Zotin A.A., Zotin A.I.* Thermodynamic bases of developmental processes // *J. Non-Equilib. Thermodyn.* 1996. V. 21. № 4. P. 307–320.
- Zotin A.A., Zotin A.I.* Phenomenological theory of ontogenesis // *Int. J. Dev. Biol.* 1997. V. 41. № 6. P. 917–921.

Energy Metabolism in Post-Larval Ontogenesis of *Planorbarius corneus* (Planorbidae, Gastropoda)

A. A. Zotin*

Koltsov Institute of Development Biology, ul. Vavilov, 26, Moscow, 119334 Russia

*e-mail: zotin@idbras.ru

Received February 19, 2019; revised March 27, 2019; accepted April 5, 2019

The change of the rate and mass specific rate of oxygen consumption was studied during individual ontogenesis of 9 individuals of *Planorbarius corneus*, starting from 3 weeks after hatching until the death of animals. It is shown that in the initial stages of development, the mass specific rate of oxygen consumption increases, reaching a maximum at 3–7 weeks after hatching. Then the rate of oxygen consumption is permanently increases, and mass specific rate of oxygen consumption is permanently decreases. The dependences of mass specific rate of oxygen consumption (q) on the age (t) for individual *P. corneus* can be described by an equation $q = q_{st}/(1 - \exp(-k(t + t_0)))$. The values of the coefficients of this equation for different specimens do not differ significantly and are on average $k = 0.134 \pm 0.016 \text{ weeks}^{-1}$; $q_{st} = 0.117 \pm 0.006 \text{ mL O}_2/(\text{h g})$. The dependence of the rate of oxygen consumption (Q , mL O₂/h) on body weight (M , g) in individual development is well described by allometric equations, the power coefficients of which vary from 0.647 to 0.944 and significantly differ from each other ($p < 0.001$). Nevertheless, the data for all mollusks can be described by the united equation $Q = 0.061 M^{0.795}$. The power coefficient of this equation does not significantly differ from the Hemmingsen constant 0.75.

Keywords: metabolism, ontogenesis, gastropods, Gastropoda, *Planorbarius corneus*