Лекция 8

Основы теории роста организмов

Увеличение линейных размеров или массы тела организма во времени определяется соответственно как его *линейный рост* и *весовой рост.*

Для животных соотношение между их линейными размерами (L) и массой тела (W) выражается степенным уравнением:

$$W = aL^b,$$

где a и b – эмпирические коэффициенты.

Если $L = 1$, то $a = W$.

Значения степенного коэффициента b для большинства беспозвоночных изменяются в пределах от 2,3 до 3,2.

При $b = 3$ рост организмов происходит с сохранением геометрического подобия пропорций их тела (*изометрический рост*).

В этом случае с увеличением размеров тела организма в 2 раза, его масса возрастает в 8 раз.

При $b \neq 3$ геометрическое подобие пропорций тела в процессе роста нарушается (*аллометрический рост*).

В двойных логарифмических координатах уравнение $W = aL^b$ трансформируется в уравнение прямолинейной регрессии:

$$\lg W = \lg a + b \lg L.$$

$$W = 0{,}061L^{2{,}941}$$

Зависимость массы тела (W) большого прудовика от высоты его раковины (L). **Слева** – в декартовых координатах; **справа** – в двойных логарифмических координатах.

Экспоненциальный рост

Перед рассмотрением основных количественных закономерностей весового роста животных необходимо выделить следующие основные понятия:

Абсолютная скорость роста (C) – *прирост массы тела* (ΔW) *за период времени* Δt, т.е.:

$$C = \frac{\Delta W}{\Delta t} = \frac{W_2 - W_1}{t_2 - t_1}$$

где W_2 и W_1 – масса особей в возрасте t_2 и t_1.

Значения C имеют размерность [масса·время$^{-1}$].

Относительная скорость роста, или *удельный прирост* (C'): прирост за единицу времени в расчете на единицу массы организма:

$$C = \frac{\Delta W}{\Delta t \cdot W_{av}}$$

где: W_{av} – средняя масса особей за период времени Δt.

$$W_{av} = \frac{W_1 + W_2}{2}$$

W_1 и W_2 – масса особей в начале и конце периода времени Δt.

Значения C' имеют размерность [время$^{-1}$].

Когда ΔW достаточно мало, получаем *удельную скорость роста* (C_w):

$$C_w = \frac{dW}{dt \cdot W}$$

Величина C_w также имеет размерность [время$^{-1}$].

По характеру изменения Cw в жизненном цикле животных выделяют несколько основных типов их роста.

При всех типах роста значение Cw за период времени ($t_2 - t_1$) рассчитывается согласно:

$$Cw = \frac{\ln W_2 - \ln W_1}{t_2 - t_1}$$

где W_2 и W_1 - масса тела организма в возрасте соответственно t_2 и t_1.

Когда рост организма идет с постоянной удельной скоростью, абсолютный прирост массы его тела прямо пропорционален уже достигнутой массе, т.е. если:

$$C_W = \frac{dW}{dt \cdot W} = \text{const.}$$

то:

$$\frac{dw}{dt} = C_w \cdot W$$

Интегрирование уравнения

$$\frac{dw}{dt} = C_w \cdot W$$

позволяет получить экспоненциальное уравнение зависимости массы организма W_t от его возраста (t):

$$W_t = W_o e^{C_w \cdot t},$$

где W_o – масса организма в нулевом возрасте (t_o).

Обычно за t_o принимается возраст новорожденных особей или эмбрионов на конечных стадиях их развития.

Тип роста особей, при *которому Cw остается постоянным называется **экспоненциальным ростом***.

В полулогарифмических координатах ($\ln W_t$ – t) уравнение

$$W_t = W_o e^{C_w \cdot t}$$

трансформируется в уравнение прямолинейной регрессии:

$$\ln W_t = \ln W_o + C_w \cdot t$$

$$W_t = 3{,}0e^{0{,}045 \cdot t}$$

Пример экспоненциального роста у одного из видов беспозвоночных

Параболический рост

У абсолютного большинства животных значения C_w с увеличением массы их тела (W) снижаются.

У многих видов зависимость C_w от W описывается степенным уравнением:

$$C_w = NW^{-n}$$

Где N и n – эмпирические константы.

В этом случае зависимость абсолютного прироста массы организма $\frac{dW}{dt}$ от его достигнутой массы (W) следует уравнению:

$$\frac{dW}{dt} = NW^{-n} \cdot W = NW^{(1-n)}$$

Интегрирование этого уравнения позволяет представить W как функцию времени (t):

$$W_t = [Nn(t + t_o) + w_o^n]^{1/n}$$

где W_o - масса новорожденной особи, t_o - условное время ее развития от $W = 0$ (начало эмбрионального развития) до W_o, что соответствует длительности эмбриогенеза;

W_t – масса особи к возрасту t, отсчитываемому от момента ее рождения.

Если возраст отсчитывается от начала эмбриогенеза, то вместо $t + t_o$ следует брать $t - t_o$.

У многих видов значение W_o незначительно по сравнению с массой взрослых особей, отсюда им вполне возможно пренебречь.

В то же время, t_o может достигать до 10% от предельного возраста особей, поэтому его нельзя приравнивать к нулю. Поэтому уравнение можно упростить:

$$W_t = [Nn(t + t_o)]^{1/n}$$

Если отсчет возраста особи (t) вести от начальной точки роста, где $t = 0$ и $w = 0$, получаем:

$$W_t = (Nnt)^{1/n} = (Nn)^{1/n} \cdot t^{1/n}.$$

Если принять $t = 1$, то выражение $Nn^{1/n}$ фактически является массой тела особи в возрасте, равном единице (W_1). Тогда:

$$W_t = W_1 \cdot t^{1/n}$$

График этого уравнения спрямляется в двойных десятичных логарифмических координатах:

$$\lg W_t = \lg W_1 + (1/n) \cdot \lg t$$

$$W_t = 0{,}0091t^{1{,}471}$$

Параболический рост у личинок стрекозы *Cloeon simile.*
Слева. Зависимость удельной скорости роста от массы тела особей, представленная в двойных логарифмических координатах.
Справа. Кривая роста особей.

Асимптотический, или S-образный рост

В онтогенезе подавляющего большинства пойкилотермных животных самого разного таксономического положения удельная скорость роста с возрастом постепенно снижается до нуля.

В таком случае при достижении определенного возраста или массы тела рост особи прекращается. При этом абсолютная скорость роста $\frac{dW}{dt}$

в начальный период жизненного цикла растет, достигает своего максимума в возрасте, соответствующем точке перегиба на кривой роста, после чего снижается до нуля.

У многих видов точка перегиба соответствует возрасту наступления половой зрелости.

В таком случае левая часть кривой роста представляет собой восходящую вогнутую кривую, а правая – восходящую выгнутую кривую, асимптотически приближающуюся к характерному для каждого вида максимальному значению массы тела (дефинитивная масса, Wd).

Поскольку вся кривая роста особи имеет S-образную форму, *такой тип роста называется асимптотическим, или S-образным*.

1

2

S-образный рост легочного моллюска *Lymnaea hodutkae.*
Слева. Кривая роста особей (**1**) и абсолютный прирост особей (2). **Справа**. Удельная скорость роста особей.

Изменения $\frac{dW}{dt}$ с увеличением массы тела особи (W) при S-образном типе роста во многих случаях удовлетворительно описываются эмпирическим уравнением, предложенным Л. Берталанфи:

$$\frac{dW}{dt} = NW^{m} - kW$$

где N, m и k – эмпирические коэффициенты.

Интегрирование этого уравнения и некоторые дальнейшие преобразования позволяют получить уравнение S-образного роста, которое обычно называется *уравнением Берталанфи:*

$$W_t = W_d(1 - e^{-\alpha t})^{\frac{1}{m-1}}$$

где α - эмпирический коэффициент

При ма $\frac{dW}{dt}$ х значения kW (тормозящий фактор) незначительны.

Поэтому рост особей на начальных этапах жизненного цикла мало отличается от параболического.

Однако по мере увеличения W значения kW все более возрастают, все более снижая $\frac{dW}{dt}$

Приняв $\frac{dW}{dt} = 0$,

легко найти дефинитивную массу особи (W_d), решив полученное уравнение относительно W:

$$W_d = N/k^{1/(m-1)}.$$

Связь скорости роста и скорости дыхания организмов

Чистая экологическая эффективность роста организма (K_2) равна:

$$K_2 = \frac{P}{P + T}$$

Тогда

$$K_2 = T \cdot \frac{K_2}{1 - K_2}$$

Допустим, значения K_2 на протяжении всей жизни организма остаются постоянными.

Отсюда и выражение $\frac{K_2}{1 - K_2} = v$ также является константой.

Тогда $P = \frac{dW}{dt} = T \cdot v$

Поскольку $T = aW^b$, получаем:

$$\frac{dW}{dt} = V \cdot aW^b = NW^b, \quad \text{где} \quad N = aV$$

Разделив обе части уравнения на W, получаем зависимость удельной скорости роста (C_w) организма от массы его тела:

$$C_w = NW^{(b-1)}$$

Поскольку коэффициент $b < 1$, значения $b - 1$ всегда являются отрицательными.

Полученное уравнение аналогично приведенному ранее уравнению характеризующему зависимость C_w от массы особи при параболическом типе роста.

Следовательно, если в процессе роста организма значение K_2 у него остается постоянным, данный организм будет характеризоваться параболическим типом роста.

Интегрирование этого уравнения позволяет получить уравнение параболического роста, рассмотренное ранее:

$$W_t = [N(b-1)(t + t_0) + Wo^{n(b-1)}]^{1/(1-b)}$$

Если в уравнении

$$Cw = NW^{(b-1)}$$

$b = 1$ получаем $Cw = N$, т. е. независимость Cw от W.
Это соответствует уже не параболическому, а экспоненциальному типу роста.
Таким образом, *если интенсивность дыхания организма не снижается с увеличением массы его тела, рост организма имеет экспоненциальный характер.*

Однако у абсолютного большинства видов значения K_2 снижаются с возрастом или массой тела особей и в конечном итоге становятся равными нулю.

Кривая роста при этом выходит на плато, что соответствует S-образному типу роста.

$$W_t = 500(1 - e^{-0,0395t})^{4,0}$$

Изменения K_2 в жизненном цикле у моллюска *Physella integra* при 25– 27°С. 1- средняя масса особей (W, мг); 2 – K_2 , %%.

Когда $V_{max} = \frac{K_{2max}}{1 - K_{2max}}$ снижается пропорционально достигнутой

массе тела (w), или $\frac{W_d^n - w^n}{W_d^n}$, где $n = 1 - b$, получаем:

$$\frac{dW}{dt} = \frac{Nwn[W_d^n - w^n]}{W_d^n}$$

где $N = a \cdot V_{max}$, a – коэффициент уравнения связи скорости метаболизма с массой особей.

Интегрирование этого уравнения и некоторые дальнейшие преобразования позволяют получить *уравнение Берталанфи-Винберга*:

$$W_t = W_d(1 - e^{-nkt})^{1/n},$$

Где $k = \frac{aV_{max}}{W_d^n}$

Значение **nk** в этом уравнении соответствует **α** в уравнении Берталанфи, а 1/n - значению **1/(1-m)**.

Основы балансовой теории роста

Баланс ассимилированной энергии организма можно представить в виде:

$$A = P + T,$$

где A – ассимилированная энергия рациона, P – энергия прироста массы тела, T – траты энергии на дыхание. Отсюда:

$$P = A - T.$$

Поскольку $A = U^{-1} \cdot R$, где R – рацион, U^{-1} – усвояемость пищи, а рацион связан с массой тела степенной зависимостью $R = pW^k$, получаем:

$$A = U^{-1} \cdot pW^k$$

Приняв усвояемость пищи (U^{-1}) постоянной величиной и $pU^{-1} = m$, получаем степенную зависимость скорости ассимиляции пищи от массы тела:

$$A = mW^k.$$

Поскольку зависимость трат на дыхание (T) от массы особи также следует степенной функции:

$$T = aW^b,$$

уравнение можно представить в виде:

$$P = \frac{dW}{dt} = mW^k - aW^b.$$

Прирост массы тела особи имеет место когда $mW^k > aW^b$.

При $mW^k = aW^b$ рост особи прекращается.

Если $mW^k/aW^b = 1$ и когда $b \neq k$, легко рассчитать дефинитивную массу особи (W_d):

$$W_d = \left(\frac{m}{a}\right)^{\frac{1}{k-b}}$$

Если все члены этого уравнения разделить на **W**, получаем зависимость удельной скорости роста особи (C_W) от ее массы:

$$P = \frac{dW}{dt} = mW^k - aW^b.$$

Т.е.:

$$C_W = mW^{(k-1)} - aW^{(b-1)}$$

Легко видеть, что постоянство C_W в процессе роста достигается в *единственном случае*, когда $b = k = 1$.

Тогда

$$C_W = mW^{(1-1)} - aW^{(1-1)} = m - a = const.$$

Отсюда *обязательным условием экспоненциального роста организмов является не только независимость интенсивности их обмена от массы тела (что отмечено ранее), но и также и независимость их скорости ассимиляции пищи от массы тела.*

В случае, когда $b = k < 1$, получаем зависимость C_W от массы тела, характерную для параболического роста:

$$C_W = mW^{(b-1)} - aW^{(b-1)} = (m-a)W^{(b-1)}$$

В этом случае ($b = k < 1$) на двойном логарифмическом графике линии регрессии $\lg T$ от $\lg W$ и $\lg A$ от $\lg W$ передаются параллельными линиями.

Поэтому (конечно, если вторая линия проходит выше первой) рост организмов теоретически может продолжаться в течение всей их жизни, так что они никогда не достигнут дефинитивной массы.

Это является характерным признаком параболического роста.

При $b = k = 1$ лини регрессии также будут идти параллельно, однако рост особей будет экспоненциальным.

1

2

1 – ассимилированная часть рациона; 2 – траты на дыхание.

Зависимость **T** от **W** соответствует уравнению: $T = 2{,}0W^{0{,}75}$, а зависимость **A** от **W** – уравнению: $\mathbf{A = 5{,}0W^{0{,}75}}$.

В этом случае линии регрессии в логарифмических координатах идут параллельно, т.е. $W_d = \infty$.

Поскольку значения степенных коэффициентов меньше единицы, рост особей является параболическим.

При $b > k$ линии регрессий lgT и lgA от lgW пересекутся в диапазоне максимальных значений массы тела.

Удельная скорость роста в этом случае будет постепенно снижаться от максимальных значений в начале жизненного цикла до нуля у особей дефинитивной массы.

1

2

1 – ассимилированная часть рациона; 2 – траты на дыхание

Зависимость **T** от **W** соответствует уравнению: $\mathbf{T = 2{,}0W^{0{,}75}}$, а зависимость **A** от **W** – уравнению: $\mathbf{A = 8{,}0W^{0{,}60}}$.

В этом случае линии регрессии пересекаются при очень высоких значениях массы особей, при $\mathbf{W_d \approx 10\ 000}$.

Рост особей является экспоненциальным.

При $b < k$ линии регрессии пересекутся в диапазоне минимальных значений массы тела.

В этом случае удельная скорость роста особи будет возрастать по мере увеличения ее массы.

Очевидно, подобный случай если имеет биологический смысл, то только для особей очень мелких размеров и на начальных стадиях их жизненного цикла.

1 – ассимилированная часть рациона; 2 – траты на дыхание

Зависимость Q от W соответствует уравнению: $T = 2,0W^{0,60}$, а зависимость A от W – уравнению: $A = 5,0W^{0,80}$.

В этом случае линии регрессии пересекаются при очень низких значениях массы особей, прибл. 0,01.

Важнейшие особенности разных типов роста

Показатель	Экспоненци-альный рост	Параболичес-кий рост	S-образный рост
Удельная скорость роста	Постоянная в течение жизни	Снижается с возрастом, но не до нуля	Снижается с возрастом до нуля
Предельная масса тела	Нет	Нет	Есть
Значение степенных коэффициентов в уравнениях связи скоростей питания и метаболизма с массой тела	Прибл. 1,00	Прибл. 0,65 – 0,75	Прибл. 0,65 – 0,75
K_2	?	Постоянство во всех возрастах	Снижение с возрастом от максимальных значений до нуля
Координаты спрямления кривой роста	$\ln W_t$ - t	$\lg W_t$ - $\lg t$	Не спрямляется