

УДК 574/578

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

В. Е. ЗАЙКА, Н. П. МАКАРОВА

**БИОЛОГИЧЕСКИЙ СМЫСЛ ПАРАМЕТРОВ, ВХОДЯЩИХ
В УРАВНЕНИЕ РОСТА БЕРТАЛАНФИ**

(Представлено академиком Б. Е. Быховским 18 VIII 1969)

Среди предложенных методов математического описания весового роста животных наибольшей известностью пользуется уравнение Берта-ланфи⁽¹⁾, в котором скорость роста задается в виде функции достигнутого веса

$$dw/dt = m_1 w^{n_1} - m_2 w^{n_2}, \quad (1)$$

где w — вес особи, dw/dt — скорость роста (прирост), m_1 , m_2 , n_1 , n_2 — константы. По Берта-ланфи, $m_1 w^{n_1}$ отражает «анаболизм», величина которого пропорциональна «поверхности», и поэтому $n_1 = 2/3$; $m_2 w^{n_2}$ отражает «катаболизм», причем $n_2 = 1$.

Недостаток уравнения (1) — отсутствие четкого биологического смысла входящих в него параметров, поэтому предпринимаются попытки придать им более ясное содержание. В частности, Палохеймо и Дикий⁽²⁾ исходят из уравнения энергетического баланса, приведенного Винбергом⁽³⁾.

$$dw/dt = A - T, \quad (2)$$

согласно которому прирост равен разности между ассимилированной энергией (и веществом) пищи (A) и тратами на обмен (T). Известно, что зависимость трат от веса особи выражается степенным уравнением

$$T = a_2 w^{b_2} \quad (3)$$

(здесь и ниже a и b — константы). Отсюда

$$dw/dt = A - a_2 w^{b_2}. \quad (2')$$

Чтобы найти функциональную связь между приростом и достигнутым весом, достаточно в уравнении (2) выразить A в виде определенной функции от w , чего Палохеймо и Дикий сделать не смогли.

Винберг^(4,5) также использовал уравнения (2) и (3) для поиска связи между ростом и обменом: если отношение v между dw/dt и T постоянно в ходе роста, то получится уравнение параболического роста

$$dw/dt = vT = va_2 w^{b_2}. \quad (4)$$

Чтобы распространить этот подход на случаи затухающего роста, Винберг допускает, что v может снижаться в онтогенезе и подбирает такую функцию $v = f(w)$, которая приводит к S-образной кривой Берта-ланфи.

Недавно опубликованы работы^(6,7), в которых показано на ряде видов ракообразных, что рацион r находится в степенной зависимости от веса

$$r = a_3 w^{b_3}. \quad (5)$$

Мы предполагаем, что это может придать ясный биологический смысл параметрам уравнения роста. Действительно, допустив, что в ходе роста сохраняется некоторый средний уровень усвояемости пищи, получим

$$A = rq = qa_3w^{b_1}, \quad (6)$$

где q — коэффициент усвояемости ($q < 1$). Обозначим $qa_3 = a_1$, тогда по (2) и (6) имеем

$$dw/dt = a_1w^{b_1} - a_2w^{b_2}. \quad (7)$$

Мы получили уравнение роста, идентичное уравнению (1), но с иным толкованием входящих в него параметров и с иным значением степеней при w . В основу уравнения (7) положены следующие предпосылки: 1) балансовое равенство (2); 2) уравнение (3), связывающее траты на

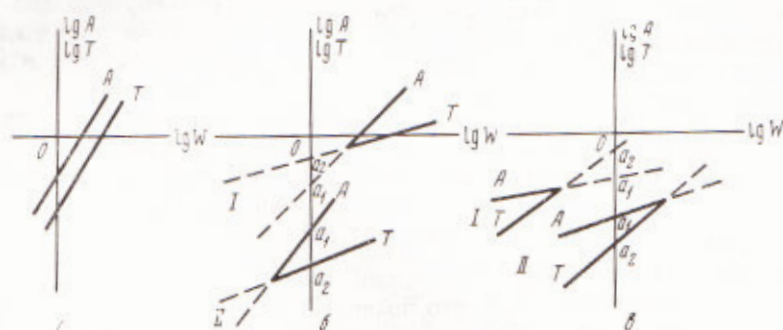


Рис. 1. Возможные отношения между ассимиляцией A и тратами T в ходе роста животных. $a - b_1 = b_2$; $\delta - b_1 > b_2$, $I - a_1 < a_2$, $II - a_1 > a_2$; $\epsilon - b_1 < b_2$, $I - a_1 < a_2$, $II - a_1 > a_2$

обмен с весом особи; 3) уравнение (5), связывающее рацион с весом особи; 4) допущение о постоянстве среднего уровня усвояемости пищи в ходе роста животного. Справедливость балансового равенства неоспорима; общий вид уравнений (3) и (5) установлен, по-видимому, достаточно надежно; значения коэффициентов при w , как и зависимость усвояемости пищи от веса тела, поддаются экспериментальному изучению. Уравнение (7) более гибкое, чем (1), следовательно, пригодно для описания большего числа типов роста. Можно указать некоторые свойства уравнения (7), которые также свидетельствуют о его преимуществах.

Поскольку нас интересует описание процесса нарастания массы особи, т. е. случаи, которые не выходят за рамки условия $dw/dt \geq 0$, имеет смысл ограничиться анализом теоретических ситуаций, в которых $a_1w^{b_1} \geq a_2w^{b_2}$. Ниже это условие соблюдается постоянно.

Установлено, что A и T возрастают с увеличением w . Изобразим функции (3) и (5) на одном графике в логарифмических координатах (рис. 1) и рассмотрим три случая:

1) $b_1 = b_2$ (рис. 1 а). Физический смысл имеет только при $a_1 > a_2$. Линии A и T параллельны. Согласно (7) имеем

$$dw/dt = (a_1 - a_2)w^{b_1}. \quad (8)$$

Мы получили уравнение степенного роста. При $b_1 = 1$ рост будет экспоненциальным.

2. $b_1 > b_2$ (рис. 1 б). Линии пересекаются в точке

$$w = (a_1/a_2)^{1/(b_2-b_1)}, \quad (9)$$

в которой $A = T$ и $dw/dt = 0$. Реальный смысл имеет только участок правее этой точки. Следовательно, исходный вес особи (w_0) не может быть

меньше, чем w в уравнении (9); например, при $a_1 < a_2$ обязательно $w_0 > 1$. Как и в случае 1, рост здесь параболический. Важно отметить что при этом

$$\nu = \frac{a_1}{a_2} w^{b_1-b_2} - 1, \quad (10)$$

т. е. отношение прироста к тратам при параболическом росте не обязательно постоянно, вопреки (⁴, ⁵). Это было показано нами другим путем (⁸).

3. $b_1 < b_2$ (рис. 1б). Реальный смысл имеет участок левее точки пересечения, заданной уравнением (9). В этом случае имеем S-образный рост, причем по уравнению (9) определяется дефинитивный вес W . Легко показать, что $W < 1$ при $a_1 < a_2$ и $W > 1$ при $a_1 > a_2$ (рис. 1). Точку перегиба кривой роста w_n можно определить по уравнению

$$w_n = [a_1 b_1 / (a_2 b_2)]^{1/(b_2-b_1)} \quad (11)$$

и, в соответствии с (9),

$$w_n = W (b_1/b_2)^{1/(b_2-b_1)}. \quad (12)$$

Форма кривых весового роста, получающихся во всех трех случаях, проверена нами на числовых примерах. Укажем, что уравнение (7) представляет собой биномиальный дифференциал, который можно записать в виде

$$w^{-b_1} (a_1 - a_2 w^{b_1-b_2})^{-1} dw = dt. \quad (7')$$

Интегрирование (7') затруднительно, но возможно при любых реальных значениях коэффициентов, что позволяет строить кривые $w = f(t)$.

Следует учесть, что если в уравнении (7) использовать значения коэффициентов a_2 и b_2 , рассчитанные по потреблению кислорода животными, особенно при пониженной активности последних, то решение уравнения не приведет к получению кривой весового роста. Действительно, согласно балансовому равенству (2), по уравнению (7) можно построить кривую роста только в том случае, если траты $a_2 w^{b_2}$ включают общие потери на обмен (включая активный обмен), а также все иные потери органического вещества: в результате дишеек, выведения половых продуктов, секреторной деятельности и т. п.

Таким образом, замена в уравнении роста Берталяни «анаболизма» и «катаболизма» на ассимиляцию и траты, выраженные в виде функций от веса тела, дает более гибкое уравнение роста, в котором все параметры можно исследовать экспериментально. Предложенный способ описания кривых роста и объяснения параметров уравнения можно рассматривать как естественное развитие представлений о росте на основе новых сведений о закономерностях питания. Основные результаты, полученные при анализе роста нами и другими авторами, не противоречивы и могут быть в дальнейшем объединены в единую систему сведений о типах кривых роста животных.

Институт биологии южных морей
им. А. О. Ковалевского
Академии наук СССР
Севастополь

Поступило
7 VII 1970

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ L. von Bertalanffy, Human Biol., 10, № 2, 181 (1938). ² J. E. Paloheimo, L. M. Dickie, J. Fisheries Res. Board Canada, 22, 2, 521 (1965). ³ Г. Г. Винберг, Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб, Минск, 1956, стр. 251. ⁴ Г. Г. Винберг, Усп. совр. биол., 61, 2, 274 (1966). ⁵ Г. Г. Винберг, Методы определения продукции водных животных, Минск, 1968, стр. 242. ⁶ Л. М. Сущеня, Н. Н. Хмелева, ДАН, 176, № 6, 1428 (1967). ⁷ Г. И. Аболмасова, Вопросы морской биологии (тез. симп.), Киев, 1969, стр. 3. ⁸ В. Е. Запка, Н. П. Макарова, Вopr. морской биологии (тез. симп.), Киев, 1969, стр. 41.