Доклады Академии наук СССР
1976. Том 227, № 1

УДК 571.1:51+591.5

*ЭКОЛОГИЯ*

Л. А. КОВАЛЬЧУК

# ИНТЕНСИВНОСТЬ ДЫХАНИЯ И ОКИСЛИТЕЛЬНОЕ ФОСФОРИЛИРОВАНИЕ В ОНТОГЕНЕЗЕ БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ (ANURA, AMPHIBIA)

*(Представлено академиком С. С. Шварцем 3 XI 1975)*

Энергетика процессов морфогенеза до настоящего времени не определена с достаточной достоверностью даже у хорошо изученных животных — личинок амфибий (1).

Использование современных методов исследований дает возможность подойти к решению этого вопроса.

В настоящем сообщении представлены данные об изменении интенсивности дыхания и окислительного фосфорилирования у личинок четырех видов земноводных: две популяции Rana arvalis Andrzey (Свердловск, Ивдель); Rana temporaria L. (п.-о. Ямал); Rana camerani B. (окр. г. Еревана); Bombina orientalis Boul (Супутинский заповедник, Приморский край). Число исследованных животных указано в таблицах. Скорость потребления кислорода головастиками регистрировали с помощью полярографа ОН-102 при рабочем напряжении 0,7 в. Калибровку электрода проводили биологическим методом по Чансу (2). Модификация ячейки позволила провести исследования объектов в условиях, близких к физиологическим. Соотношение фосфорилирующего и свободного дыхания in vivo в организме личинок амфибий оценивали с помощью амитала натрия (3). Стадии развития личинок определяли по упрощенной классификации (4). Результаты статистически обработаны (5).

Анализ полученных данных (табл. 1) показывает, что у личинок амфибий исследованных нами видов интенсивность дыхания падает до 29-й стадии развития. Уровень потребления кислорода повышается с 29-й стадии развития, т. е. к моменту метаморфоза (6). В период метаморфоза интенсивность дыхания явно возрастает, несмотря на падение веса. Это непосредственно свидетельствует о том, что морфогенетические реакции требуют не меньших затрат энергии, чем поддержание нормальной жизнедеятельности (7).

Начало метаморфоза совпадает с повышенным уровнем обмена. В этом отношении результаты наших исследований сходны с отрывочными данными, имеющимися в литературе (6). Однако параллельные исследования ряда видов и изучение интенсивности дыхания личинок в динамике позволяют дать предварительную количественную оценку наблюдающимся сдвигам в энергии дыхания. Для иллюстрации воспользуемся материалами, полученными при изучении Bombina orientalis. Как видно из табл. 1, потребление кислорода на единицу веса у животных в процессе метаморфического климакса на 0,16 мг/г·час выше, чем у животных, находящихся на 25-й стадии развития. Сопоставление совокупности данных в табл. 1 позволяет считать эти различия весьма существенными. Несомненно, что конкретное проявление в значительной степени связано с изменением веса животных. Этот вопрос послужил предметом специального обсуждения. Однако и на представленном материале хорошо видно, что процесс морфогенеза является самостоятельным фактором, определяющим интенсивность дыхания. Так, например, у остромордой лягушки переход от 28-й

Интенсивность дыхания бесхвостых амфибий на разных стадиях развития

Таблица 1

| Животные | Показатели | Стадии развития | | | | | | | Критерии достоверности различий ($t$) | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | 25 | 26 | 27 | 28 | 29 | 30 | 31 | | | | | | |
| | | $M\pm m$ (1) | $M\pm m$ (2) | $M\pm m$ (3) | $M\pm m$ (4) | $M\pm m$ (5) | $M\pm m$ (6) | $M\pm m$ (7) | $t_{1-2}$ | $t_{2-3}$ | $t_{3-4}$ | $t_{4-5}$ | $t_{5-6}$ | $t_{6-7}$ |
| Rana arvalis (Свердловск) | I | 28 | 29 | 29 | 24 | 18 | 21 | 18 | | | | | | |
| | II | 0,06±0,003 | 0,16±0,002 | 0,2±0,09 | 0,22±0,01 | 0,18±0,014 | 0,17±0,009 | 0,14±0,009 | 14 | 2,6 | 0,7 | 1,0 | 0,5 | 0,2 |
| | III | 0,3±0,04 | 0,25±0,025 | 0,2±0,018 | 0,17±0,02 | 0,2±0,014 | 0,21±0,015 | 0,22±0,17 | 0,8 | 0,8 | 0,8 | 0,9 | 0,3 | 0,3 |
| Rana arvalis (Ивдель) | I | 8 | 10 | 10 | 13 | 10 | 10 | 13 | | | | | | |
| | II | 0,06±0,001 | 0,14±0,02 | 0,2±0,017 | 0,26±0,06 | 0,24±0,01 | 0,17±0,002 | 0,16±0,001 | 8,9 | 2,0 | 2,0 | 0,8 | 3,5 | 0,4 |
| | III | 0,34±0,003 | 0,15±0,016 | 0,14±0,03 | 0,13±0,009 | 0,17±0,01 | 0,18±0,004 | 0,2±0,004 | 4,8 | 0,7 | 0,4 | 1,3 | 0,4 | 0,4 |
| Rana temporaria (п.-о. Ямал) | I | 51 | 29 | 20 | 19 | 30 | 19 | 18 | | | | | | |
| | II | 0,09±0,003 | 0,2±0,009 | 0,29±0,01 | 0,3±0,015 | 0,24±0,02 | 0,12±0,01 | 0,07±0,004 | 7,3 | 3,0 | 0,4 | 1,0 | 2,1 | 1,7 |
| | III | 0,4±0,02 | 0,12±0,009 | 0,11±0,08 | 0,1±0,01 | 0,21±0,04 | 0,22±0,04 | 0,2±0,03 | 6,1 | 0,8 | 0,4 | 1,7 | 0,7 | 0,9 |
| Rana camerani | I | — | 18 | 10 | 10 | 10 | 18 | 14 | | | | | | |
| | II | — | 0,19±0,005 | 0,29±0,02 | 0,52±0,009 | 0,49±0,007 | 0,43±0,02 | 0,38±0,03 | — | 3,3 | 7,9 | 0,8 | 1,3 | 1,4 |
| | III | — | 0,19±0,014 | 0,16±0,07 | 0,16±0,003 | 0,17±0,011 | 0,21±0,003 | 0,22±0,006 | — | 1,2 | 0 | 0,7 | 2,2 | 1,0 |
| Bombina orientalis | I | 25 | 29 | 24 | 23 | 21 | 20 | 30 | | | | | | |
| | II | 0,11±0,001 | 0,22±0,003 | 0,25±0,001 | 0,3±0,017 | 0,16±0,008 | 0,1±0,002 | 0,09±0,05 | 18,3 | 1,5 | 1,3 | 4,0 | 3,8 | 1,0 |
| | III | 0,23±0,007 | 0,11±0,02 | 0,07±0,01 | 0,16±0,01 | 0,3±0,02 | 0,39±0,04 | 0,4±0,02 | 4,0 | 1,0 | 2,6 | 2,8 | 1,1 | 0,1 |

Примечание. I — число животных; II — вес животного, г; III — количество потребленного кислорода, мг/г·час.

Динамика окислительного фосфорилирования (%) в онтогенезе бесхвостых амфибий

Таблица 2

| Животные | Стадии развития | | | | | | | Критерии достоверности различий ($t$) | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 25 | 26 | 27 | 28 | 29 | 30 | 31 | | | | | | |
| | $M\pm m$ (1) | $M\pm m$ (2) | $M\pm m$ (3) | $M\pm m$ (4) | $M\pm m$ (5) | $M\pm m$ (6) | $M\pm m$ (7) | $t_{1-2}$ | $t_{2-3}$ | $t_{3-4}$ | $t_{4-5}$ | $t_{5-6}$ | $t_{6-7}$ |
| Rana arvalis (Свердловск) | 41±2,9 | 24±3,1 | 24±2,8 | 25±0,7 | 36±4,0 | 37±3,3 | 52±4,6 | 2,02 | 0 | 0,11 | 1,4 | 0,11 | 1,6 |
| Rana temporaria (п.-о. Ямал) | 42±2,7 | 33±2,9 | 25±4,2 | 25±4,0 | 40±3,0 | 42±2,2 | 45±3,1 | 18,0 | 0,9 | 0 | 1,1 | 0,2 | 0,1 |
| Rana camerani | 49±0,9 | 35±2,0 | 30±1,1 | 25±1,0 | 38±2,1 | 43±1,1 | 43±1,0 | 3,0 | 1,3 | 2,6 | 4,3 | 1,2 | 0 |
| Bombina orientalis | 36±4,1 | 33±2,0 | 32±2,0 | 32±1,0 | 43±4,0 | 49±6,0 | 50±6,0 | 0,2 | 0,1 | 0 | 1,1 | 0,4 | 0,1 |

Таблица 3

## Динамика потребления кислорода у Rana arvalis на разных стадиях развития

| Условия среды | Показатель | Стадии развития | | | | | | | Критерии достоверности различий ($t$) | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | 25 | 26 | 27 | 28 | 29 | 30 | 31 | | | | | | |
| | | $M\pm m$ (1) | $M\pm m$ (2) | $M\pm m$ (3) | $M\pm m$ (4) | $M\pm m$ (5) | $M\pm m$ (6) | $M\pm m$ (7) | $t_{1-2}$ | $t_{2-3}$ | $t_{3-4}$ | $t_{4-5}$ | $t_{5-6}$ | $t_{6-7}$ |
| А | I | 20 | 22 | 29 | 23 | 20 | 20 | 20 | | | | | | |
| | II | 0,14±0,009 | 0,3±0,003 | 0,4±0,02 | 0,5±0,005 | 0,3±0,03 | 0,28±0,03 | 0,27±0,009 | 11,4 | 1,7 | 2,5 | 10,5 | 0,4 | 0,2 |
| | III | 0,24±0,01 | 0,16±0,02 | 0,12±0,01 | 0,08±0,01 | 0,16±0,02 | 0,28±0,04 | 0,29±0,008 | 1,6 | 0,8 | 1,0 | 2,0 | 1,5 | 0,1 |
| Б | I | 28 | 29 | 29 | 24 | 18 | 21 | 18 | | | | | | |
| | II | 0,06±0,003 | 0,16±0,002 | 0,2±0,09 | 0,22±0,01 | 0,18±0,001 | 0,17±0,006 | 0,14±0,009 | 14,0 | 2,6 | 0,7 | 1,0 | 0,5 | 0,2 |
| | III | 0,3±0,014 | 0,25±0,025 | 0,2±0,018 | 0,19±0,02 | 0,2±0,014 | 0,21±0,015 | 0,22±0,017 | 0,8 | 0,8 | 0,2 | 0,2 | 0,5 | 0,3 |

Примечание. I — число исследованных животных; II — вес животных, г; III — количество потребленного кислорода, мг/г·час. А — нормальная плотность популяции (20 головастиков на 20 л воды); Б — повышенная плотность популяции (200 особей на 20 л воды).

Таблица 4

## Окислительное фосфорилирование в онтогенезе Rana arvalis

| Условия среды | Показатели | Стадии развития | | | | | | | Критерии достоверности различий ($t$) | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | 25 | 26 | 27 | 28 | 29 | 30 | 31 | | | | | | |
| | | $M\pm m$ (1) | $M\pm m$ (2) | $M\pm m$ (3) | $M\pm m$ (4) | $M\pm m$ (5) | $M\pm m$ (6) | $M\pm m$ (7) | $t_{1-2}$ | $t_{2-3}$ | $t_{3-4}$ | $t_{4-5}$ | $t_{5-6}$ | $t_{6-7}$ |
| А | I | 20 | 22 | 29 | 23 | 20 | 20 | 20 | | | | | | |
| | II | 56±2,5 | 41±2,1 | 35±5,4 | 35±5,0 | 24±5,4 | 31±7,0 | 31±1,4 | 2,3 | 0,5 | 0 | 0,7 | 0,4 | 0 |
| Б | I | 28 | 29 | 29 | 24 | 18 | 21 | 18 | | | | | | |
| | II | 41±2,9 | 24±3,1 | 24±2,8 | 25±3,7 | 36±4,0 | 37±3,3 | 52±4,6 | 2,02 | 0 | 0,11 | 1,8 | 0,11 | 1,6 |

Примечание. I — число исследованных животных; II — объем фосфорилирующего дыхания, % к исходному. А — нормальная плотность популяции; Б — повышенная плотность популяции.

к 29-й стадии развития связан с незначительным падением веса, но с существенным увеличением удельного потребления кислорода и объемом фосфорилирующего дыхания. Аналогичные зависимости видны из табл. 1, 2.

Таким образом, мы приходим к выводу, что в период, когда процессы морфогенеза личинок проходят с повышенной скоростью, энергия дыхания повышается. Эти данные совпадают с результатами исследований, проведенных экологическими методами. Не менее существенно, что этот вывод был получен при изучении окислительного фосфорилирования амфибий (табл. 2). На первых этапах развития личинок уровень свободного окисления выше фосфорилирующего дыхания. К окончанию метаморфоза образование фосфорных макроэргических соединений в дыхательной цепи возрастает. Экологическое значение этой закономерности очевидно.

Экологические исследования ([8]), сопровождающиеся изучением газообмена завершивших метаморфоз сеголеток ([7]), показали, что повышение плотности экспериментальной популяции или содержание личинок в «воде скоплений» ([9]) приводит к изменению их скорости роста и развития и изменению уровня газообмена, пролиферативной активности клеток ([10]) и размеров клеток ([11]).

Однако энергия дыхания личинок, развивающихся в разных условиях, в этих экспериментах исследована не была. Нами определена динамика потребления кислорода у личинок Rana arvalis в условиях различной плотности по описанной выше методике. Изучение динамики потребления кислорода показало, что при повышенной плотности у личинок амфибий до 29-й стадии развития интенсивность дыхания выше, чем у головастиков из популяции нормальной плотности. Можно допустить, что это связано с их меньшими размерами тела. Но тем не менее сам факт повышения интенсивности дыхания в загущенной популяции имеет серьезное экологическое значение, совпадает с данными цитологических исследований ([10]) и помогает понять различную чувствительность к ядам особей, развивающихся в разных условиях существования ([11]).

Однако, начиная с 30-й стадии развития, интенсивность дыхания животных второй группы становится ниже, а способность к фосфорилирующему окислению при этом возрастает (табл. 3, 4). Объем фосфорилирующего дыхания составляет у сеголеток, выросших из головастиков загущенных популяций, 52% от общего дыхания. Сеголетки остромордой лягушки из нормальной популяции имеют уровень фосфорилирующего дыхания, равный 31%.

Видимо, условия популяционной плотности могут определять особенности метаболизма, осуществлять регуляцию потенциальных возможностей энергосистемы всего развивающегося организма.

Это значит, что в зависимости от плотности популяции головастиков формируются животные разных физиологических особенностей, которые проявляются и после того, когда непосредственный эффект чрезмерной плотности популяции был снят ([7]).

Институт экологии растений и животных
Уральского научного центра
Академии наук СССР
Свердловск

Поступило
3 XI 1975

ЛИТЕРАТУРА

[1] *L. C. Barth, L. G. Barth,* The Energetics of Development, N. Y., 1954. [2] *Г. М. Франк, М. Н. Кондрашова,* Руководство по изучению биологического окисления полярографическим методом, «Наука», 1973. [3] *С. П. Маслов, И. Н. Ивашкина,* Вопросы мед. химии, т. 10, в. 1, «Медицина», 1964. [4] *П. В. Терентьев,* Лягушка, М., «Сов. наука», 1950. [5] *В. Ю. Урбах,* Биометрические методы, «Наука», 1964. [6] *A. Locker, P. Weich.* Biologisches Zentralblatt, B. 88, № 4 (1969). [7] *С. С. Шварц, О. А. Пястолова, Л. Н. Добринский,* Экология, № 4 (1973). [8] *С. С. Шварц, О. А. Пястолова,* Экология, № 2 (1970). [9] *С. Роус, Ф. Роус,* Сб.: Механизм биологической конкуренции, М., «Мир», 1964. [10] *Т. С. Амстиславская,* Экология, № 6 (1971). [11] *Э. З. Гатиятуллина,* Автореф. канд. дисс., Свердловск, 1975. [12] *Л. М. Сюзюмова,* Инф. матер. Ин-та экол. раст. и животн. Уральск. научн. центра АН СССР, 1975.