

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ РАЗВИТИЯ
им. Н.К. КОЛЬЦОВА

Н.Д. ОЗЕРНЮК

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЭНЕРГЕТИКА ЖИВОТНЫХ

Товарищество научных изданий КМК

Москва ❖ 2006

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ РАЗВИТИЯ
им. Н.К. КОЛЬЦОВА

Н.Д. ОЗЕРНЮК

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЭНЕРГЕТИКА ЖИВОТНЫХ

Товарищество научных изданий КМК

Москва ❖ 2006

Н.Д. Озернюк. Экологическая энергетика животных. М.: Т-во научных изданий КМК. 2006. 167 с.

Монография посвящена анализу особенностей энергетического метаболизма животных в различных экологических условиях. Рассматриваются механизмы воздействия различных типов природной среды и отдельных экологических факторов на биоэнергетику пойкилотермных и гомойотермных животных, а также особенности метаболизма организмов, обитающих в экстремальных условиях.

Для экологов, биохимиков, физиологов, генетиков, студентов биологических факультетов.

Ответственный редактор
академик
В.Н. БОЛЬШАКОВ

ВВЕДЕНИЕ

Различные условия окружающей среды, в которых обитают живые существа, привели к формированию в процессе эволюции комплекса приспособительных механизмов, которые позволяют видам выживать в самых неблагоприятных условиях. Организмы приспособлены к отдельным типам природной среды (часто это экстремальные условия существования), а также к периодическим или случайным колебаниям внешних факторов (Хочачка, Сомеро, 1977, 1988; Проссер, 1977; Хлебович, 1981; Шмидт-Ниельсен, 1982, 1987; Шилов, 1985; Бергер, 1986; Зотин, 1988; Озернюк, 1992, 2000, 2003; Hochachka, Somero, 2002).

Обитание живых существ в различных условиях среды и колебания экологических факторов сказываются в первую очередь на скорости и характере метаболических процессов. Одним из наиболее важных и чувствительных к различным воздействиям показателей интегрального состояния организма является энергетический метаболизм. Особенности метаболизма видов, обитающих в различных экологических условиях, а также биохимические механизмы обеспечения их жизнедеятельности демонстрируют удивительную приспособляемость метаболических путей. Важнейшая роль в адаптации метаболизма к различным условиям среды принадлежит энергетическому обмену, поскольку приспособление к любому фактору обеспечивается дополнительными энерготратами (энергетической стоимостью). Особый интерес представляет характер метаболизма и, в частности, энергетического обмена у организмов, обитающих в экстремальных условиях среды.

Особенности энергетического метаболизма у пойкилотермных и гомойотермных животных существенно отличаются. Изменение скорости метаболических процессов у пойкилотермных в соответствии с изменением температуры окружающей среды связано с значительной вариабельностью структуры и функции ферментов, что составляет основу адаптационных возможностей этих организмов в отношении температурного фактора. У пойкилотермных основной принцип реагирования на различные экологические ус-

ловия сводится к компенсации энергетического обмена, что позволяет обеспечивать необходимый уровень энергоснабжения организмов даже в крайне неблагоприятных условиях среды. У гомойотермных метаболические и физиологические особенности обмена веществ направлены на поддержание постоянства температуры тела. Естественно, что у этих двух типов организмов реагирование энергетического метаболизма на изменение экологических условий заметно отличаются и выяснение этих различий составляет одну из важных проблем экологической биоэнергетики.

Основным источником энергии для большинства организмов служит аэробный метаболизм и механизмы извлечения кислорода из окружающей среды, его транспорт и утилизация остается одной из главных задач экологической биоэнергетики. Один из интересных примеров биохимических адаптаций организмов в различных условиях среды — переключение аэробного энергетического метаболизма на анаэробный (Hochachka, 1982; Van den Thrillart, 1982; Шмидт-Ниельсен, 1982; Хочачка, Сомеро, 1988; Hochachka, Somero, 2002).

Очевидно, что знание энергетических механизмов, обеспечивающих жизнедеятельность организмов в различных экологических условиях, в том числе и экстремальных, способствует пониманию основных закономерностей функционирования метаболических процессов в реальных природных условиях.

КИСЛОРОД, ОРГАНЫ ДЫХАНИЯ, УРОВЕНЬ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО МЕТАБОЛИЗМА

Кислород как один из основных компонентов внешней среды, имел, по-видимому, решающее значение в возникновении жизни на нашей планете. Аэробный тип метаболизма служит основным источником энергии для подавляющего большинства современных живых существ. Самый высокий уровень энергетического обмена среди животных обеспечивается за счет аэробного метаболизма. Таким образом, аэробный метаболизм служит основным источником энергии в мире живых существ.

Система газообмена и в частности, потребления кислорода в ходе эволюции животного мира существенно усложнялась, приобретая признаки усиливающейся дифференциации и специализации. У животных на разных этапах эволюционного процесса сформировалась система газообмена разной степени сложности и эффективности: от неспецифического потребления кислорода поверхностью тела у одноклеточных и некоторых многоклеточных организмов до высокодифференцированных органов дыхания у гомойотермных животных. Однако особенности развития дыхательной системы у различных животных тесно связаны с экологическими условиями (Проссер, 1977; Шмидт-Ниельсен, 1982; Шилов, 1985; Озернюк, 1992, 2003).

Обитание живых существ в водной и воздушной средах привело к формированию двух типов автономных дыхательных систем: жаберной и легочной. У некоторых животных система газообмена развивалась в направлении крайней специализации, как это произошло у насекомых, потребление кислорода у которых осуществляется при помощи трахей. В рамках этих трех типов газообмена, а также неспецифического потребления кислорода через поверхность тела, у различных животных сформировалось несколько конструкций дыхательных систем с различной эффективностью извлекающих кислород из окружающей среды. Естественно, что осо-

бенности строения дыхательных систем взаимосвязаны с общим планом строения животных. Эта взаимосвязь как раз служит источником большого разнообразия органов дыхания у животных и, прежде всего, у водных организмов (Догель, 1938; Шмальгаузен, 1938; Беклемишев, 1944; Жеденов, 1961; Строганов, 1962; Проссер, Браун, 1967; Гиляров, 1970; Lasiewski, Calder, 1971; Северцов, Соколов, 1972, 1974; Randall, 1972; Проссер, 1977; Шмидт-Ниельсен, 1982; Шилов, 1985).

Филогенетические преобразования дыхательной системы животных протекают в соответствии с теми основными закономерностями, что и эволюция других систем и органов. Однако формирование органов дыхания у животных в большой степени зависит от содержания кислорода в среде. Это относится, прежде всего, к водной среде. Эволюционная обусловленность строения и эффективности функционирования дыхательной системы демонстрируется известной закономерностью, в соответствии с которой уровень интенсивности дыхания (стандартный обмен) возрастает в ряду: одноклеточные – многоклеточные пойкилотермные — гомойотермные организмы (Hemmingsen, 1960; Дольник, 1968, 1978; Зотин, 1988; Зотин, Зотин, 1999).

В связи с этой закономерностью следует отметить, что подход, основанный на учете уровня энергетики животных, был использован А.Н. Северцовым (1939) для анализа ароморфных изменений. В соответствии с этой идеей, результатом морфофизиологического прогресса служит увеличение уровня энергетических процессов организмов. В последствии проводились попытки экспериментального подтверждения этой идеи А.Н. Северцова (Винберг, 1956; Ивлев, 1959; Дольник, 1968, 1978; Заг, 1968; Зотин, Криволицкий, 1982; Зотин, Зотин, 1999). Однако анализ уровня энергетического обмена у отдельных типов животных выявил более сложную картину. Было установлено, что данный показатель в значительной степени зависит от образа жизни животного, прежде всего, уровня двигательной активности. Все эти факторы определяют большое морфофункциональное разнообразие строения органов дыхания у животных.

Следует отметить различную реакцию тех или иных организмов на дефицит кислорода в среде. У части животных при снижении концентрации кислорода в среде скорость дыхания практически не меняется в значительном диапазоне концентраций. Этот тип

дыхания, получивший название *регуляционного* и характерный для огромного количества организмов, обеспечивается компенсаторными реакциями организма, которые индуцируются недостатком кислорода. Другая часть организмов реагирует на дефицит кислорода снижением уровня интенсивности дыхания, а энергетические потребности у них восполняются путем частичного переключения на анаэробные пути метаболизма (Проссер, Браун, 1967; Проссер, 1977; Хочачка, Сомеро, 1977, 1988; Шилов, 1985; Hochachka, Somero, 2002). Это *конформационный* тип дыхания.

Потребность в кислороде у различных организмов значительно отличается: от полной кислородной зависимости (облигатные аэробы) до полной независимости от присутствия кислорода в среде (облигатные анаэробы). В последнем случае отсутствие кислорода служит необходимым условием выживания таких организмов. Подавляющее большинство организмов занимают в отношении потребности в кислороде промежуточное положение (Проссер, Браун, 1967; Проссер, 1977; Хачачка, Сомеро, 1977, 1988). Огромный диапазон в отношении кислородной зависимости — следствие биохимических адаптаций, сформировавшихся у организмов, живущих в различных кислородных условиях.

Различные организмы существенно отличаются также в отношении диапазона колебаний концентрации кислорода в среде. Множество видов способны существовать в среде с большим перепадом концентрации кислорода в окружающей среде, включая его минимальные концентрации (порядка 1 мл/л). Это *эвриоксибионты*, к которым относятся многие беспозвоночные, живущие в грунте, рыбы стоячих вод и др. Вместе с тем, часть организмов проявляют очень высокую чувствительность к содержанию кислорода в среде и к перепадам его концентрации (*стенооксибионты*). К этой группе относятся многие ракообразные, некоторые рыбы (лососевые и часть окуневых) и др. Высокая чувствительность к кислороду у стенобионтных организмов — следствие существования в постоянных кислородных условиях.

Таким образом, основной экологической проблемой, связанной с содержанием кислорода в среде, является его недостаток в определенных условиях существования тех или иных организмов. Каковы особенности энергетического метаболизма у животных, обитающих в условиях недостатка кислорода? В процессе эво-

люции сформировались две основных стратегии реагирования на дефицит кислорода (Проссер, 1977; Хочачка, Сомеро, 1977, 1988; Шмидт-Ниельсен, 1982; Озернюк 1992, 2003; Hochachka, Somero, 2002). Первый тип реагирования на недостаток кислорода в среде связан с активацией механизмов, увеличивающих эффективность аэробного метаболизма на молекулярном, клеточном и тканевом уровнях. Примером такого активного реагирования на недостаток кислорода в среде служит, в частности, жаберная система у рыб, обитающих в водоемах с недостаточным содержанием кислорода.

Второй тип реагирования на кислородную недостаточность связан с эволюционной перестройкой энергетического метаболизма, состоящей прежде всего в увеличении доли энергоснабжения за счет анаэробных процессов, прежде всего, углеводного обмена. Данный тип энергообмена характерен для организмов, обитающих в течение продолжительного времени в условиях гипоксии или аноксии. К этой группе животных относятся многие донные беспозвоночные, обитающие в норах кольчатые черви, литоральные двустворчатые моллюски, а также паразитические черви (Проссер, Браун, 1967; Проссер, 1977; Hochachka, Somero, 2002).

Особый адаптационный механизм, который можно рассматривать как наиболее ярко выраженный вариант второго типа реагирования на кислородную недостаточность в среде, обнаружен у некоторых животных, способных в течение длительного времени (от нескольких суток до нескольких месяцев) находиться в условиях аноксии. Основным источником энергии у этих организмов служит гликоген, запасы которого в тканях, прежде всего в печени, огромные (в 5–10 раз превышающие обычную концентрацию этого соединения у животных, обитающих в нормальных условиях) (Проссер, 1977; Хочачка, Сомеро, 1988). К этой группе относятся, в частности, золотая рыбка, пресноводная черепаха, мидии. Эти две основные адаптационные стратегии наиболее отчетливо выражены у животных, обитающих в экстремальных с точки зрения содержания кислорода условиях.

1. КОНЦЕНТРАЦИЯ КИСЛОРОДА В РАЗЛИЧНЫХ ТИПАХ ПРИРОДНОЙ СРЕДЫ

Содержание кислорода в воде, воздухе и почве — основных типах природной среды — существенно отличается и это обстоятельство играет важную роль в формировании морфофункциональных особенностей органов дыхания (Проссер, 1977; Шмидт-Ниельсен, 1982; Хочачка, Сомеро, 1988; Шилов, 1985; Озернюк, 1992, 2000, 2003; Hochachka, Somero, 2002). Концентрация кислорода значительно варьирует при различных изменениях состояния среды: в разные сезоны года, в течение суток, при разных температурах, под действием атмосферных осадков, наличия различных соединений в среде, антропогенных воздействий и др.

Вода

Для изучения особенностей водного дыхания важнейшее значение имеет содержание кислорода в этой среде. Концентрация кислорода определяет степень развития дыхательной системы у водных животных. Следует отметить, что концентрация кислорода в воде во много раз ниже, чем в воздухе. По этой причине водные животные вынуждены прокачивать через свои органы дыхания очень большие количества воды для достижения требуемого уровня энергетического обмена. Не менее существенным представляется анализ факторов, вызывающих изменение содержания кислорода в воде. На содержание кислорода в воде значительное влияние оказывает его парциальное давление в воздушной среде, которая граничит с водной поверхностью, температура, присутствие других растворенных веществ, перемешивание, а также зеленые фотосинтезирующие растения, обогащающие кислородом водную среду (Строганов, 1962; Проссер, Браун, 1967; Шмидт-Ниельсен, 1976, 1982; Проссер, 1977; Шилов, 1985). Важным фактором, постоянно влияющим на содержание кислорода в воде, служит температура. Повышение температуры среды вызывает снижение содержания кислорода (Krogh, 1941; Винберг, 1956; Шмидт-Ниельсен, 1982; Шилов, 1985). Температурная зависимость концентрации кислорода в пресной и морской воде представлена в табл. 1.

Наличие большого количества органики (ил, детрит) значительно снижает содержание кислорода в воде за счет его использования на разложение этих органических остатков. Дефицит кислорода в воде с

ТАБЛИЦА 1. Концентрация кислорода (мл / л),
растворяющегося в пресной и морской воде при разных
температурах

Температура, °С	Пресная вода	Морская вода
0	10,29	7,97
10	8,02	6,35
15	7,22	5,79
20	6,57	5,31
30	5,57	4,46

большим количеством органики усиливается при высокой температуре, а также зимой, когда водоемы покрыты льдом и доступ кислорода практически прекращается. По этим причинам количество растворенного в воде кислорода значительно варьирует. Если в хорошо аэрированных водоемах его концентрация составляет от 7 до 11 см³/л, то при неблагоприятных условиях, упомянутых выше, содержание кислорода может снижаться до 0,3–0,7 см³/л (Проссер, 1977; Шмидт-Ниельсен, 1982; Шилов, 1985). Недостаточное содержание кислорода в водной среде привело к формированию у водных организмов комплекса адаптационных механизмов, компенсирующих его дефицит.

Воздух

Воздушное дыхание дает наземным позвоночным много преимуществ с точки зрения биоэнергетики. Легкая доступность кислорода воздуха служит важнейшим условием достижения наземными животными высокого уровня энергетического метаболизма. Кроме того, малая теплопроводность и теплоемкость воздуха по сравнению с водой дает возможность этим животным поддерживать существенную разницу между температурой тела и температурой внешней среды, что служит одним из основных факторов гомойотермии.

Несмотря на очевидные отличия механизмов водного и воздушного дыхания, непосредственный перенос кислорода из органов дыхания (жабр и легких) в кровь принципиально сходен: кислород, попадая в легкие, предварительно растворяется в тонкой пленке влаги, которая выстилает внутреннюю поверхность этого органа дыхания, и уже из жидкой фазы диффундирует в кровь, как и в случае водного дыхания (Проссер, Браун, 1967; Проссер, 1977; Шмидт-

Ниельсен, 1982). Это эффект, получивший название «парадокса Колози» (Colosi, 1928, 1934), характерен для легочного типа дыхания, но он не распространяется на трахейную систему членистоногих (Беклемишев, 1944; Гиляров, 1970; Проссер, 1977).

Состав атмосферного воздуха достаточно постоянный и максимальная концентрация кислорода составляет 20,95% в сухом воздухе, а парциальное давление кислорода в воздухе на уровне моря составляет 159 мм рт.ст. Огромное значение для эффективности газообмена наземных животных имеет скорость диффузии кислорода, которая в воздухе протекает в сотни тысяч раз быстрее по сравнению с водной средой (Krogh, 1941; Проссер, Браун, 1967). Значения констант диффузии (константы Крога) приведено в таблице 2.

ТАБЛИЦА 2. Константы диффузии для кислорода (K) ($\text{см}^2 / \text{мин} \cdot \text{атм}$) при 20°C (Krogh, 1941)

Среда	K_{O_2}
Воздух	11,0
Вода	0,000034
Мышца	0,000014
Хитин	0,000013

Поскольку состав воздуха практически постоянный, дыхание животных в воздушной среде обычно не ограничивается недостатком кислорода. Однако в некоторых случаях экологические условия таковы, что парциальное давление кислорода может меняться. Прежде всего, на эффективность воздушного дыхания существенное влияние оказывает температура среды и влажность атмосферы. Парциальное давление кислорода снижается примерно на 10 мм рт. ст. при увеличении температуры от 0 до 37°C . В условиях высокогорья парциальное давление также существенно меняется: оно падает пропорционально барометрическому давлению. При подъеме в горы на 1 км парциальное давление снижается на 11,3%. Барометрическое давление снижается наполовину при его сравнении на уровне моря и на высоте 5500 м.

Кроме этого, в некоторых местах обитания животных состав воздуха может быть значительно измененным (Шмидт-Ниельсен, 1982; Шилов, 1985). Например, в норах, дуплах и других закрытых убежищах накапливается CO_2 (гиперкапния) и соответственно, па-

дает парциальное давление кислорода. В этих местах обитания содержание кислорода может снижаться до 15% и ниже. В относительно неглубоких норах кротов и гоферов содержание кислорода варьирует в пределах 15–20%, а количество CO_2 — в пределах 0,3–3,8%. Заметно изменен состав воздуха также в дуплах деревьев, где гнездятся птицы. В период насиживания в дуплах зеленого дятла, поползня, гаички содержание кислорода в воздухе было менее 20%, а CO_2 снижалось до 0,7%. Состав воздуха в дуплах меняется еще значительно к окончанию гнездового периода: у поползня содержание кислорода уменьшается до 17–19%, а CO_2 увеличивается до 2–4%.

Измененный состав воздуха характерен также для почв. Воздух в промежутках между частицами почвы содержит мало кислорода. Эта особенность газового состава связана с наличием в почве окисляющихся органических соединений, истощающих запасы кислорода. Кроме органических веществ сульфид железа способен поглощать кислород в очень больших количествах. Окислительные процессы в почвах зависят от многих факторов среды: температуры, влажности, степени обмена воздуха почв с атмосферой. Один из таких факторов — дождь, блокирующий поры в поверхностной зоне почв, что усиливает окислительные процессы, снижая концентрацию кислорода в этом почвенном слое. Неблагоприятный для дыхания состав воздуха (пониженная концентрация кислорода и повышенный уровень CO_2) наблюдается также зимой под толщей снега.

Следует отметить, что млекопитающие, обитающие в подземных убежищах при недостатке кислорода и избытке CO_2 , легче переносят гипоксию и гиперкапнию по сравнению с животными, живущими в обычных условиях (Проссер, 1977; Шилов, 1985). Эта повышенная устойчивость — следствие эволюционных адаптаций к постоянному недостатку кислорода в среде.

Уменьшение эффективности газообмена наблюдается в условиях высокогорья, где снижено общее атмосферное давление и, следовательно, парциальное давление кислорода. В ходе эволюции дыхательной системы в условиях высокогорья сформировалось несколько типов приспособительных реакций на пониженное парциальное давление кислорода, которые условно можно разделить на две группы: «борьба за кислород» и адаптации к гипоксии (Баркрофт, 1937; Барбашова, 1960, 1970, Большаков, 1972; Шмидт-Нильсен, 1976, 1982; Меерсон, 1981; Шилов, 1985).

2. ОРГАНЫ ДЫХАНИЯ И УРОВЕНЬ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО МЕТАБОЛИЗМА У ЖИВОТНЫХ В РАЗЛИЧНЫХ СРЕДАХ

Анализ морфофункциональных особенностей органов дыхания у животных, обитающих в различных экологических условиях, служит основой для понимания закономерностей их энергетического метаболизма в природной среде. Эволюционные преобразования дыхательной системы и большое разнообразие ее строения и функционирования, вызванное особенностями среды, тесно взаимосвязаны (Догель, 1938; Беклемишев, 1944; Проссер, Браун, 1967; Проссер, 1977). Уровень энергетического метаболизма многократно увеличивается в процессе эволюции животных, что связано с качественной дифференцировкой и специализацией системы газообмена. На каждом этапе филогенетических преобразований дыхательной системы животных на эффективность ее функционирования огромное влияние оказывают экологические условия, прежде всего, содержание кислорода в среде. Не менее существенный фактор развития дыхательной системы — уровень двигательной активности животного, определяющий объем его энергозатрат.

Газообмен через поверхность тела

Эволюция органов дыхания, связанная с общим планом строения животных, включает несколько этапов качественного преобразования системы газообмена. Поглощение кислорода у просто устроенных беспозвоночных происходит в результате неспецифической диффузии через клеточные мембраны при отсутствии специализированных участков тела, воспринимающих кислород. Газообмен через поверхность тела (клеточную мембрану у простейших или наружные клеточные слои других организмов) — наиболее простой неспецифический тип дыхания (Догель, 1938; Беклемишев, 1944; Проссер, Браун, 1967; Проссер, 1977). Перенос кислорода осуществляется в клетку вследствие разности его парциального давления в окружающей среде (более высокого) и в клетках (более низкого).

Диффузионное расстояние, преодолеваемое кислородом в цитоплазме клеток составляет не более 0,5 мм (Krogh, 1941), т.е. газообмен через поверхность тела может обеспечить кислородом организмы диаметром не более 1 мм. Такие размеры имеют, в частности, простейшие. Поверхностью тела дышат и более крупные организмы,

однако поверхность у них или сплющена (например, у плоских червей), или сложно структурирована (губки). К данной группе животных, помимо простейших и губок, относятся кишечнополостные, плоские и круглые черви. Очевидно, что при столь неспецифическом способе поглощения кислорода уровень энергетического обмена у этих организмов крайне низкий (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3. Интенсивность дыхания (коэффициент a) у беспозвоночных (Дольник, 1968; Зотин, Зотин, 1999)

Таксон	Коэффициент a , мВт/г
Protozoa	
Тип Apicomplexa	0,046
Тип Ciliophora	0,313
Тип Sarcomastigophora	0,081
Тип Stenophora	0,113
Тип Coelenterata	0,297
Тип Plathelminthes	0,582
Тип Annelides	
класс Polyhaeta	0,757
класс Oligohaeta	0,512
класс Hirudinea	0,600
Тип Mollusca	
класс Bivalvia	0,603
класс Gastropoda	0,685
класс Loricata	0,802
класс Cephalopoda	4,460
Тип Arthropoda	
класс Crustacea	0,727
класс Arachnida	0,530
класс Myriapoda	0,405
класс Insecta	3,150
Тип Echinodermata	0,356

Следующий важный этап формирования системы газообмена связан с появлением кровеносной системы, переносящей кислород к разным участкам тела (Догель, 1938; Беклемишев, 1944). Впервые в ходе эволюции животного мира кровеносная система появляется у немертин. Однако газообмен у них происходит неспецифически,

через поверхность тела. Более сложный тип кровеносной системы характерен для полихет — представителей кольчатых червей. Кровеносные сосуды у этих животных имеют специальные пульсирующие расширения, называемые сердцами, способными перегонять кровь по сосудистой системе.

Следует отметить, что газообмен через поверхность тела имеет место в качестве вспомогательного органа дыхания у многих других животных: у некоторых моллюсков и ракообразных, отдельных видов рыб и у большинства амфибий, некоторых рептилий, а также ряда других организмов (Беклемишев, 1944; Строганов, 1962, Проссер, 1977; Шмидт-Ниельсен, 1982).

Жабры

Дальнейшие эволюционные преобразования дыхательной системы беспозвоночных происходили по пути обособления специализированных участков тела, воспринимающих кислород. Сначала это были отдельные участки покровов с повышенной проницаемостью для кислорода, а затем возникли примитивные жабры. Эти структуры впервые появляются у кольчатых червей: полихет и пиявок. У полихет они представлены расположенными на параподиях гребнеобразными выростами тела, покрытыми кутикулой, под которой находится обильно васкуляризованный эпителий.

Следует отметить, что первые появившиеся у беспозвоночных специализированные органы дыхания отличаются большим разнообразием строения: их формирование связано с разнообразными частями тела. Такое разнообразие вызвано как особенностями плана строения этих животных, так и условиями обитания, прежде всего содержанием кислорода в среде (Беклемишев, 1944; Проссер, Браун, 1967; Проссер, 1977; Шмидт-Ниельсен, 1982).

Черви. Жабры как специализированные органы дыхания водных беспозвоночных, впервые появляются у Annelida. В частности, у некоторых полихет (*Eunice aphroditoides*) они имеют вид кустистых, перистых или листовидных образований — преобразованных спинных усиков параподий. У пиявок органами дыхания служат параподиальные или головные жабры (как это было показано на примере *Ozobranchus jantseanus*), а у Terebelidae газообмен осуществляется при помощи дыхательных пучков (Беклемишев, 1944;

Проссер, 1977). Как уже отмечалось, кровеносная система возникла в процессе филогенетического развития у немертин, а у полихет ее строение значительно усложнилось. Однако, у кольчатых червей отмеченные качественные преобразования системы газообмена еще не привели к существенному увеличению их интенсивности дыхания и коэффициент a в уравнении зависимости интенсивности дыхания от массы тела у этих животных и у плоских червей, отличаются мало (Дольник, 1968; Камлюк, 1974; Зотин, Зотин, 1999) (табл. 3). Это связано как с недостаточной дифференцированностью и специализацией появившихся новых дыхательных структур, так и с малоподвижным образом жизни.

Анализируя взаимосвязь степени развития органов газообмена у животных и уровня интенсивности дыхания, следует отметить отсутствие прямой корреляции между этими показателями (Дольник, 1968). Отсутствие такой корреляции нельзя считать неожиданным, поскольку интенсивность дыхания — интегральный показатель энергетического метаболизма и зависит он от многих биохимических, физиологических и морфологических особенностей различных систем организма. Эта закономерность прослеживается для многих групп беспозвоночных и позвоночных.

Моллюски. У моллюсков преобладает жаберный тип дыхания, хотя у отдельных групп этих животных в газообмене участвуют легкие, а также кожа. Жаберный тип дыхания у моллюсков осуществляется при помощи ктенидиев — первичных жабр, снабженных ресничками. Такой способ дыхания характерен для Loricata, большинства Gastropoda, Cephalopoda. У некоторых Gastropoda газообмен осуществляется при помощи вторичных жабр — структур, возникших вместо исчезнувших первичных жабр (Догель, 1938; Беклемишев, 1944; Проссер, 1977).

Эффективность жаберного дыхания у моллюсков обеспечивается в значительной мере скоростью прокачивания воды через жабры. Например, мидия средних размеров способна в течение 1 ч прокачивать от 2,2 до 2,9 л воды через жабры, извлекая при этом 3–5% кислорода при 13 °С, а при более высокой температуре эффективность извлечения кислорода возрастает (Проссер, 1977). У некоторых морских брюхоногих моллюсков эффективность извлечения кислорода значительно выше по сравнению с двусторчатые-

ми и колеблется от 40 до 80%. Наиболее высокая эффективность газообмена характерна для головоногих моллюсков: у *Octopus* она составляет около 80%. Столь высокая эффективность извлечения кислорода из воды у головоногих служит одной из основных причин рекордно высокого уровня интенсивности дыхания этой группы моллюсков (Проссер, 1977).

Разнообразие строения органов дыхания и кровеносной системы моллюсков, а также значительные отличия образа жизни привели к очень существенным различиям уровня интенсивности дыхания (Алимов, 1975; Зотин, Зотин, 1999) (табл. 3). Значение коэффициента a в уравнении зависимости дыхания от массы тела у представителей класса *Cephalopoda*, отличающихся высокой двигательной активностью, примерно в 8 раз выше по сравнению с дыханием других классов моллюсков.

Членистоногие. Значительное разнообразие строения органов дыхания и в некоторых случаях их крайняя специализация наблюдается у членистоногих (Догель, 1938; Беклемишев, 1944; Проссер, 1977). Дыхательная система различных представителей этой группы животных адаптирована к потреблению кислорода и в воде и в воздушной среде. Столь выраженное разнообразие морфофункциональных особенностей органов дыхания связано со спецификой образа жизни этих животных: обитанием в водной и воздушной среде, значительными отличиями в содержании кислорода в различных водоемах, а также изменением его содержания в зависимости от многих факторов среды.

Среди основных классов членистоногих (ракообразные, паукообразные, многоножки, насекомые) встречается большинство типов дыхания. Например, у некоторых ракообразных газообмен осуществляется через поверхность тела, у других — это жабры, расположенные на конечностях или в области головогрудного отдела внутри жаберных полостей, которые прикрыты жаберными крышками. Степень развития жаберного аппарата у многих ракообразных зависит от двигательной активности, тогда так у других - связана их с выходом на сушу. В последнем случае наблюдается постепенная редукция жабр и формирование воздушных жабр, а в некоторых случаях трахеоподобных структур. Своеобразная адаптация системы газообмена наблюдается у грапсоидных крабов.

Количество и размеры жабр у этих ракообразных уменьшается, и вместе с этим формируются дыхательные пучки, являющиеся васкуляризованными выростами внутри дыхательной полости. У наземных ракообразных органами дыхания служат жабры, защищенные от высыхания жаберными крышками (Ocupoda, Amphipoda), у Isopoda это дыхательные трубочки, служащие, по-видимому, зачатками трахейной системы (Догель, 1938; Беклемишев, 1944; Проссер, 1977).

Извлечение кислорода из воды при изменении его концентрации регулируется у ракообразных при помощи двух основных физиологических механизмов: изменения объема воды, прокачиваемой через жабры, а также изменения эффективности извлечения кислорода из среды. У некоторых ракообразных снижение содержания кислорода в воде приводит к увеличению ее прокачивания через жабры, тогда как у других — к увеличению эффективности извлечения кислорода из воды. В отдельных случаях эффективность возрастает до 40%. Например, если у гамарусов эффективность газообмена в условиях дефицита кислорода возрастает с 31 до 55% при постоянстве вентиляции жабр, то у речного рака *Astacus* — счет увеличения частоты дыхательных движений.

Интенсивность дыхания у ракообразных при значительном разнообразии органов газообмена, достаточно низкая (Суценыа, 1972; Дольник, 1968; Зотин, 1988; Зотин, Зотин, 1999) (табл. 3), что связано, прежде всего, с малоподвижным образом жизни. Низкий уровень дыхания этих животных вызван также недостаточной специализацией органов газообмена.

Иглокожие. Системе газообмена иглокожих, при существенном разнообразии строения, свойственны примитивные черты организации, что связано, прежде всего, с особенностями их экологии. Например, у морских звезд органами дыхания служат кожные жабры (папиллы) — тонкостенные выпячивания стенки тела, расположенные на его верхней стороне. У морских ежей роль органов дыхания также выполняют кожные жабры, локализованные вокруг ротового отверстия (Догель, 1938; Беклемишев, 1944; Проссер, 1977). Следует отметить, что у многих иглокожих в газообмене принимает участие также амбулакральная система, значение которой будет рассмотрено ниже.

Низкая дифференцированность и специализация органов дыхания у иглокожих и их невысокая двигательная активность служат причиной крайне низкого уровня интенсивности дыхания, сравнимого с наиболее примитивными многоклеточными животными (Дольник, 1968; Зотин, 1988; Зотин, Зотин, 1999) (табл. 3).

Хордовые

В отличие от беспозвоночных, у хордовых формирование органов газообмена приурочено чаще всего к одной структуре — переднему отделу кишечника, дифференцирующемуся в специализированные органы дыхания (Северцов, 1939; Шмальгаузен, 1939, 1964). По этой причине хордовым свойственно значительно меньшее разнообразие строения органов дыхания. Дыхательная система у представителей хордовых — оболочников *Tunicata* и у бесчерепных *Acrania* имеет достаточно простое строение, связанное прежде всего с их образом жизни.

Оболочники. Органы дыхания у *Tunicata* представлены просто устроенными жабрами, своим происхождением связанными с глоткой. Глотка пронизана многочисленными жаберными щелями — стигмами, открывающимися в околожабрную полость. Потребление кислорода этими животными осуществляется в результате пассивного прокачивания воды через глотку и жаберные щели. Несмотря на таксономическое положение оболочников, просто устроенный жаберный аппарат и сидячий образ жизни приводят к слабой вентиляции органов газообмена и, как следствие, к крайне низкому уровню дыхания, сравнимому с дыханием наиболее просто устроенных многоклеточных беспозвоночных (Дольник, 1968; Зотин, 1988; Зотин, Зотин, 1999).

Бесчерепные. Жаберная система бесчерепных *Acrania*, изученная на примере ланцетника, представлена глоткой, пронизанной несколькими десятками жаберных щелей, которые открываются в жаберную полость (Северцов, 1939; Шмальгаузен, 1939). Жаберные щели разделены обильно васкуляризованными жаберными перегородками. Поток воды через дыхательную систему осуществляется путем ее поступления из глотки через околожабрные щели в околожабрную полость и затем во внешнюю среду. Таким обра-

зом, у ланцетника пассивная вентиляция дыхательной системы, а движение воды через жабры осуществляется посредством мерцательного движения ресничек эпителия кишечника. Следствием этой специфики строения и функционирования жаберной системы бесчерепных, а также особенностей их образа жизни является достаточно невысокий уровень интенсивности дыхания (Дольник, 1968; Зотин, 1988; Зотин, Зотин, 1999) (табл. 4).

ТАБЛИЦА 4. Интенсивность дыхания (коэффициент a) у позвоночных (Дольник, 1968; Зотин, Зотин, 1999)

Таксон Коэффициент	a , мВт/г
Тип Tunicata	0,200
Тип Acrania	0,304
Класс Cyclostomata	
п/класс Muxini	0,237
п/класс Cephalaspidomorphi	1,440
Класс Pisces	
п/класс Хрящевые рыбы Chondrichthyes	1,766
п/класс Костные рыбы Osteichthyes	1,799
Класс Amphibia	0,719
отр. Caudata	0,394
отр. Gumnophiona	0,509
отр. Anura	0,966
Класс Reptilia	0,861
отр. Rhynchocephalia	0,510
отр. Testudines	0,810
отр. Squamata	0,868
отр. Crocodylia	0,880
Класс Aves	32,64
Nonpasseriformes	26,10
Passeriformes	43,20
Класс Mammalia	24,29

Позвоночные

Газообмен у позвоночных осуществляется при помощи жаберной и легочной дыхательной систем, происхождение которых связано с передним отделом кишечника. Об общности происхождения

этих органов дыхания свидетельствует то, что жаберные щели закладываются не только у низших позвоночных, но и у высших, дышащих при помощи легких. У низших позвоночных закладка жабр происходит в виде парных карманообразных выростов энтодермальной стенки глотки в период зародышевого развития. Эти выпячивания разрастаются в сторону покровов тела, а навстречу им развиваются впячивания эктодермы. На следующем этапе эти структуры срастаются, на месте срастания прорываются и формируют парный ряд висцеральных жаберных щелей, соединяющих полость глотки с внешней средой (Шмальгаузен, 1938; Северцов, 1939; Строганов, 1962).

Круглоротые. У круглоротых Cyclostomata — наиболее примитивной группы современных позвоночных — формируется план строения жаберного аппарата, служащий основой для последующего эволюционного развития этих органов у других водных позвоночных. Вместе с тем, в жаберной системе этих животных отсутствуют жаберные крышки и жаберные дуги, что свидетельствует об относительной простоте организации их газообмена. Жаберный аппарат круглоротых состоит из нескольких пар жаберных мешков, на внутренней стороне которых находятся жаберные лепестки, омываемые свежей водой. Через стенки жаберных лепестков кислород диффундирует внутрь жаберного эпителия. Эта общая схема строения жабр у представителей миксин и миног — двух отрядов круглоротых — имеет некоторые отличия, связанные с количеством жаберных мешков и расположением жаберных отверстий.

У более примитивных миксин, ведущих паразитический образ жизни, имеется 5–7 пар жаберных мешков, а у миног — 7 пар. Количество жаберных отверстий у них также отличается. Основной структурой жабр, участвующей в газообмене этих животных, являются жаберные лепестки. Жаберные мешки миног разделены межжаберными перегородками, содержащими множество (несколько десятков) меридионально расположенных первичных жаберных лепестков, на которых расположены вторичные лепестки. Такая конструкция жаберных мешков создает очень большую площадь дыхательной поверхности (Строганов, 1962). У некоторых круглоротых площадь поверхности жабр в расчете на единицу массы тела сравнима с площадью поверхности жабр у рыб (Randall, 1972)

Вентиляция жаберного аппарата круглоротых осуществляется при помощи сжимания и разжимания жаберных мешков при деформации хрящевой жаберной коробки. Деформация последней происходит при участии жаберных сжимательных мышц, а также вентральных и дорсальных диагональных мышц. При сжатии этих мышц коробка деформируется и сжимает жаберные мешки, что приводит к выталкиванию из них воды. Расслабление этих групп мышц ведет к противоположной ситуации. Прокачивание воды через жаберные мешки миног контролируется системой подвижных клапанов — бранхиопоров, закрывающих и открывающих жаберные отверстия. Скорость вентиляции жаберного аппарата круглоротых регулируется концентрацией кислорода и углекислого газа в воде. При низком парциальном давлении кислорода и высокой концентрации углекислого газа происходит усиление вентиляции жабр за счет увеличения частоты и амплитуды сокращений жаберной коробки (Potter et al., 1970; Проссер, 1977).

Следует отметить, что жаберный аппарат у круглоротых занимает достаточно большой объем, составляющий примерно 1/6 часть от общего объема тела (Randall, 1972). Эта особенность, а также относительно активная вентиляция жабр, несмотря на ограниченную двигательную активность животных, может служить одной из причин достаточно высокого уровня интенсивности дыхания круглоротых (Leach, 1946; Wikgren, 1953; Munz, Morris, 1965; Дольник, 1968; Hill, Potter et al., 1970; Johansen et al., 1973; Claridge, Potter, 1975) (табл. 4). Интенсивность дыхания миксин, ведущих паразитический образ жизни, существенно ниже по сравнению с миногами.

Рыбы. У рыб, обитающих в разнообразных экологических условиях, сформировалось несколько типов дыхания. У разных видов этих животных в газообмене участвуют жабры, а в качестве вспомогательных органов дыхания: кожа, кишечник, плавательный пузырь, лабиринтовый орган, ротовая и околожаберная полость (Woskoboinikoff, 1932; Строганов, 1962; Hughes, 1966, 1977, 1984; Проссер, Браун, 1967; Muir, 1969; Muir, Hughes, 1969; Проссер, 1977; Laurent, 1984). Однако основным органом дыхания у подавляющего большинства рыб служат жабры.

Жаберный аппарат у большинства рыб представлен дифференцированным и высокоспециализированным органом газообмена.

Многие морфофункциональные особенности жаберной системы костистых рыб — наиболее многочисленной группы — имеют ряд прогрессивных черт по сравнению с круглоротыми (Северцов, 1939; Шмальгаузен, 1939; Строганов, 1962; Проссер, 1977). Прежде всего, это жаберные крышки, служащие эффективным приспособлением для прокачивания воды через жаберный аппарат. Только у пластиножаберных рыб (акул и скатов) жаберные крышки отсутствуют.

Важной анатомической структурой, появившейся в ходе эволюции жаберной системы рыб, являются жаберные дуги (Северцов, 1939; Шмальгаузен, 1939). У большинства рыб имеется 5 пар жаберных дуг, тогда как у пластиножаберных — 5–7 пар. Функциональное значение жаберных дуг чрезвычайно велико, поскольку на них расположены первичные и вторичные жаберные лепестки — основные кислородвоспринимающие структуры. Локализованные на первичных жаберных лепестках вторичные лепестки участвуют в непосредственном потреблении кислорода из воды, прокачиваемой через жабры. Жаберные дуги позволяют максимально эффективно разместить жаберные лепестки внутри жаберного аппарата, что, с учетом активной вентиляции жабр, обеспечивают оптимизацию газообмена у рыб (Woskoboinikoff, 1932; Строганов, 1962; Проссер, Браун, 1967; Проссер, 1977; Laurent, 1984; Озернюк, 1992, 2003). Жаберные лепестки покрыты многочисленными микроворсинками и микрогребнями, которые существенно увеличивают площадь поверхности этих кислородвоспринимающих структур.

Количество жаберных лепестков и их площадь значительно отличаются у рыб, обитающих в различных экологических условиях и зависят от образа жизни этих животных. Речь идет в первую очередь о концентрации кислорода в водоемах — местах обитания рыб, а также о скоростях плавания этих животных. В хорошо прогреваемых водоемах с недостаточным перемешиванием воды концентрация кислорода низкая и, как следствие, у живущих в таких водоемах рыб, площадь поверхности жабр (жаберных лепестков) больше, чем у рыб из хорошо аэрируемых водоемов (Woskoboinikoff, 1932; Строганов, 1962; Проссер, 1977; Laurent, 1984). Следует отметить, что компенсаторные соотношения между содержанием кислорода в среде и степенью развития жаберного аппарата вообще характерны для системы газообмена водных животных.

Однако, развитие жаберного аппарата и, в частности, площадь поверхности жабр, в наибольшей степени зависит от скорости плавания рыб (Hughes, 1966, 1977, 1984; Muir, 1969; Muir, Hughes, 1969; Проссер, 1977; Кляшторин, 1982; Laurent, 1984; Озернюк, Булгакова, 1997). Установлена прямая зависимость между площадью поверхности жабр и уровнем интенсивности дыхания рыб (табл. 5, табл. 6).

ТАБЛИЦА 5. Относительная площадь поверхности жабр у некоторых видов рыб (Hughes, 1969, 1977, 1984; Muir, Hughes, 1969)

Вид	Относительная площадь поверхности жабр $S_g = aW^k$	
	$a, \text{м}^2/\text{кг}$	k
Полосатый тунец	2,23	0,85
Скумбрия обыкновенная	1,77	–
Сельдь атлантическая	–	0,78
Сельдь менхеден	1,77	–
Меч-рыба	1,67	–
Радужная форель	–	0,95
Атлантическая макрель	1,17	–
Лобан	0,95	0,78
Ставрида обыкновенная	0,82	–
Большая корифена	0,71	–
Подуст	0,68	–
Малоротый окунь	0,21	0,78
Смарида	0,17	–
Плотва	0,13	–
Камбала морская	–	0,84
Скорпена	0,08	–
Американский лепидосирен	0,02	–

Из этой таблицы следует, что у малоподвижных видов (скорпена, лепидосирен, плотва) площадь поверхности жабр в расчете на единицу массы тела почти в 100 раз ниже, чем у быстроплавающих тунца, скумбрии, сельди. Таким образом, уровень двигательной активности рыб служит важнейшим фактором, определяющим степень развития жаберной системы. Необходимо отметить, что уровень

интенсивности дыхания рыб с различной двигательной активностью достаточно строго коррелирует с относительной площадью жабр (Строганов, 1962; Muir, 1969; Muir, Hughes, 1969; Hughes, 1977; Кляшторин, 1982; Озернюк, 1992; Озернюк, Булгакова, 1997).

Кроме площади поверхности жабр, на эффективность дыхания у рыб большое влияние оказывает характер вентиляции жаберной системы, а также такие физиологические параметры как степень развития сосудистой системы в органах и тканях, скорость кровотока, кислородная емкость крови. Вентиляция жаберного аппарата у рыб обеспечивается за счет скоординированной работы жаберно-челюстного аппарата: ротовой полости, жаберных крышек и жаберной мускулатуры. Поднятие жаберной крышки вызывает образование под ней объема с пониженным давлением, что приводит к всасыванию воды из ротовой полости в боковую жаберную щель. При опускании жаберной крышки вода из жаберной полости проталкивается наружу через жаберные щели, омывая при этом жаберные лепестки (Строганов, 1962; Проссер, Браун, 1967; Проссер, 1977; Шилов, 1985). У рыб соотношение дыхательных движений ротовой полости и жаберной крышки скоординировано таким образом, что прокачивание воды через жабры происходит практически непрерывно.

Скорость прокачивания воды через жабры и, следовательно, эффективность вентиляции жаберного аппарата, зависит от концентрации кислорода в воде, а также от уровня двигательной активности рыб. У малоподвижных видов и у рыб стоячих водоемов происходит активное прокачивание воды через жабры, что компенсирует недостаточную концентрацию кислорода в среде. Рыбы, обитающие в хорошо аэрируемых водоемах и пелагические морские рыбы имеют достаточно пассивный тип вентиляции. У многих быстроплавающих рыб функционирует тип вентиляции, получивший название таранного. У этих рыб при быстром плавании рот открыт, жаберные крышки приподняты и неподвижны, что обеспечивает непрерывный поток воды через жаберный аппарат и эффективное извлечение кислорода из водного потока. Следует отметить, что при снижении концентрации кислорода в воде происходит увеличение частоты дыхательных движений и (или) увеличение объема воды, прокачиваемой через жаберный аппарат. При гипероксии имеет место обратная ситуация.

Эти особенности вентиляции жаберной системы рыб приводят к очень высокой эффективности извлечения кислорода, растворенного в омывающей жабры воде (до 85%). Следует отметить, что данный показатель для хрящевых рыб составляет 70–77%, что сопоставимо с эффективностью извлечения кислорода у костистых рыб. Для сравнения необходимо подчеркнуть, что эффективность извлечения кислорода из воды у миног с их малоэффективным аппаратом дыхания составляет всего 10–25% (Строганов, 1966; Проссер, 1977; Шилов, 1985).

Каковы затраты энергии на вентиляцию жаберного аппарата у рыб? Было показано, что энерготраты на прокачивание воды через жабры достаточно значительны: у медленноплавающего линя это 18–43% от общего бюджета энергии (Schumann, Piper, 1966), у быстроплавающей форели — 10–12% (Shelton 1970), у камбалы — 12–15% (Edwards, 1971). Таким образом, затраты энергии на жаберную вентиляцию связаны с содержанием кислорода в среде и со скоростью плавания рыб.

Эффективность газообмена у рыб обеспечивается также особенностями строения сердечно-сосудистой системы. У большинства рыб сердце двухкамерное, а у двоякодышащих трехкамерное: предсердие разделено продольной перегородкой, а желудочек разделен частично. У двоякодышащих эти особенности строения сердечно-сосудистой системы связаны с наличием у них легочного кровотока. Следует отметить, что легочный тип дыхания и особенности строения сердечно-сосудистой системы у рыб сыграли важнейшую роль при переходе позвоночных к наземному образу жизни (Шмальгаузен, 1964).

Уровень интенсивности дыхания (стандартный обмен) у различных систематических и экологических групп рыб значительно отличается (Винберг, 1956, 1961; Строганов, 1962; Кляшторин, 1982; Озернюк, 1985, 1992, 2003; Озернюк, Булгакова, 1997). Наиболее существенные отличия интенсивности дыхания обусловлены уровнем двигательной активности рыб. Поэтому у представителей отр. сомообразных, многоперообразных, батрахообразных, для которых характерна в основном невысокая скорость плавания, отмечен низкий уровень интенсивности дыхания, тогда как у быстроплавающих сельдеобразных, кефалеобразных, атеринообразных этот показатель наиболее высокий среди рыб (Озернюк, Булгакова, 1997; Озернюк, 2003).

Следует отметить, что в отношении двигательной активности исключительное положение занимают тунцы, которые обладают необычайно высокой среди рыб скоростью плавания. Интенсивность дыхания (величина коэффициента a в уравнении зависимости уровня обмена от массы тела) у этих рыб также наиболее высокая, тогда как у малоподвижных видов этот показатель метаболизма значительно ниже (табл. 6).

ТАБЛИЦА 6. Интенсивность дыхания (коэффициент a) у некоторых видов рыб (Винберг, 1956, 1961; Строганов, 1962; Кляшторин, 1982; Озернюк, 1992, 2003)

Вид	Скорость дыхания $Q_{O_2} = aW^k$	
	a , мл O_2 /г/ч	k
Полосатый тунец	1,92	0,78
Сельдь атлантическая	0,92	0,87
Радужная форель	0,60	0,77
Лобан	0,52	0,75
Ставрида обыкновенная	0,37	0,89
Смаида	0,26	0,83
Плотва	0,38	0,88
Тиляпия мозамбикская	0,29	0,77
Камбала морская	0,29	0,72
Скорпена	0,095	0,84

Таким образом, более прогрессивная морфофункциональная организация жаберного аппарата у рыб по сравнению с круглоротыми (специализированное строение жаберных дуг и компактная упаковка жаберных лепестков, активная вентиляция жабр, в которой участвуют жаберные крышки), а также более высокая двигательная активность обеспечили этим животным более высокий уровень интенсивности дыхания по сравнению с круглоротыми (Винберг, 1956, 1961; Строганов, 1962; Дольник, 1968; Проссер, 1977; Кляшторин, 1982; Озернюк, 1985, 1992; Озернюк, Булгакова, 1997) (табл. 4). На примере системы газообмена круглоротых и рыб можно отметить корреляцию между степенью дифференцированности жаберного аппарата и уровнем интенсивности дыхания.

Вспомогательные органы дыхания

Вспомогательные органы дыхания играют важную роль в качестве дополнительного органа энергии в условиях нехватки кислорода в среде или при изменении его концентрации. Во многих случаях дополнительные органы дыхания способны обеспечить организм кислородом и, следовательно, его выживаемость в критических условиях (Строганов, 1962; Проссер, 1977; Шилов, 1985). Вспомогательные органы дыхания функционируют как у беспозвоночных, так и у позвоночных. Наиболее развиты они у водных животных.

Иглокожие. У иглокожих основным органом дыхания служат кожные жабры. Однако в газообмене многих видов этих животных (морских ежей и морских звезд) определенную роль играет также амбулакральная система, выполняющая роль не только органа движения, но также дыхания, выделения и осезания. У некоторых иглокожих (офиуры, морские лилии) специальные органы дыхания отсутствуют и газообмен у них осуществляется только при помощи амбулакральной системы. У голотурий газообмен осуществляется при помощи водяных (кишечных) легких, представленных в виде расположенных рядом с кишечником парных тонкостенных мешков. Кислород из воды, прокачиваемой через водяные легкие, диффундирует в полость тела. Как уже отмечалось, следствием примитивной организации органов дыхания, а также малоподвижного образа жизни иглокожих является крайне низкий уровень интенсивности дыхания (Дольник, 1968; Зотин, 1988; Зотин, Зотин, 1999).

Рыбы. У рыб, помимо жаберного аппарата, определенный вклад в водный газообмен вносит кожное дыхание (Строганов, 1962; Проссер, Браун, 1967; Проссер, 1977). Однако роль этого вспомогательного типа газообмена невелика, поскольку у подавляющего большинства рыб кожа покрыта чешуей. Следует отметить, что вклад кожного дыхания в общий газообмен более значителен у молодых рыб.

Еще одна особенность дыхательной системы у некоторых рыб — использование воздушного дыхания в качестве вспомогательного источника энергии (Строганов, 1962; Проссер, 1977). Использование этого типа газообмена связано с экологическими условиями, прежде всего недостатком кислорода в среде. В этом случае потребление кислорода происходит при помощи таких структур и

органов как плавательный пузырь, кишечник, наджаберный орган, лабиринтный орган, слизистой оболочки ротовой полости, а также при помощи легких. Эти органы дыхания выполняют вспомогательную роль и обычно их вклад в общий газообмен невелик. Однако значение данного типа дыхания достаточно велико у рыб, постоянно обитающих в условиях низкой концентрации кислорода в среде.

Один из самых простых способов воздушного дыхания у рыб служит заглатывание воздуха ртом. Это происходит при уменьшении кислорода в среде. При этом некоторые виды рыб всплывают на поверхность водоема и заглатывают воздух ртом вместе с верхним слоем воды. У обитателей теплых водоемов кислород, попавший из воздуха в ротовую полость, диффундирует в многочисленные кровеносные сосуды полости рта. Вместе с тем у других видов кислород воздуха в полости рта перемешивается с водой, которая аэрируется и затем проходит через жаберную систему. Один из примеров такого типа газообмена — рыба-ползун рода *Anabas*, которая заглатывает воздух ртом, а газообмен осуществляется через кровеносные сосуды эпителия околожаберной полости, формирующие складки и выросты для увеличения площади поверхности (Строганов, 1962; Проссер, 1977). За счет этого типа газообмена рыба-ползун при 25 °С может обеспечить до 80% кислорода от его общего содержания.

Другой пример воздушного дыхания за счет заглатывания воздуха ртом — американский слитножаберник *Synbranchus marmoratus*, обитающий в южноамериканских болотах. Эта рыба заглатывает воздух, который 12–15 мин находится в околожаберной полости. В течение этого времени из воздуха в ротовой полости извлекается почти 50% кислорода. При дыхании воздухом у этого вида рыб насыщение крови кислородом приближается к 100%, а при водном дыхании — только 50–60% (Строганов, 1962; Проссер, Браун, 1967; Проссер, 1977).

Еще один вспомогательный тип воздушного дыхания у рыб связан с кишечником. Роль этого способа газообмена невелика, однако у некоторых рыб, например, представителей сомовых, живущих в сильно прогреваемых водоемах Индии, эти органы дыхания играют решающую роль в поступлении кислорода в организм. В частности, если представителей сомовых рода *Dorus* и *Callichthys* лишить возможности заглатывать воздух, они погибают через два

часа. Участие кишечника в воздушном дыхании свойственно также карпообразным рыбам, в частности, представителям сем. Cobitidae. Снижение концентрации кислорода в воде, вызванное неблагоприятными условиями, приводит к увеличению доли кишечного дыхания у вьюна *Misgurnus fossilis* (Строганов, 1962). При этом ритм основного жаберного дыхания не меняется. Если этих рыб поместить на несколько месяцев в воду, обедненную кислородом, кишечное дыхание становится доминирующим в суммарном газообмене.

В некоторых случаях в воздушном газообмене рыб принимает участие кожа. В частности, кожное дыхание характерно для обыкновенного угря *Anguilla anguilla* (Строганов, 1962; Проссер, Браун, 1967). У этого вида в дыхании воздухом участвуют также жабры и плавательный пузырь. Столь выраженное развитие воздушного газообмена у угря связано с тем, что он может длительное время находиться на суше. Еще один пример воздушного газообмена — илистый прыгун *Periophthalmus*, живущий в болотистых водоемах тропиков. Этот вид рыб способен находиться на суше длительное время. Роль кожного дыхания для илистого прыгуна столь велика, что погружение его в воду вызывает асфиксию.

Вообще для вспомогательных типов дыхания у рыб характерна выраженная зависимость от содержания кислорода в воде, играющая важную роль в адаптации энергетического метаболизма водных животных к изменению состояния среды. В связи с этим следует отметить необычайную пластичность эпителиальных тканей различных органов и тканей, участвующих в газообмене. Эти покровные структуры, обладающие повышенной проницаемостью для кислорода, в ответ на снижение концентрации кислорода в среде способны значительно разрастаться, формировать складки, гребни, выросты и тем самым увеличивать площадь дыхательной поверхности.

Вспомогательную роль в воздушном дыхании рыб выполняет также плавательный пузырь, основная функция которого состоит в поддержании плавучести этих животных. Газообмен в плавательном пузыре происходит в его обильно васкуляризованных стенках. Во внутренних стенках плавательного пузыря есть зоны, обогащенные кровеносными сосудами. Это газовая железа (красное тело) и овал, в которых и происходит преимущественно диффузия кислоро-

да. По данным А. Крога, степень васкуляризации внутренних стенок плавательного пузыря в зоне газовой железы огромная: стенки этой зоны плавательного пузыря содержат 116 тыс. артериальных и 88 тыс. венозных капилляров (Krogh, 1941). Роль плавательного пузыря в воздушном дыхании рыб возрастает при недостатке кислорода в воде и при резком увеличении его потребления. Концентрация кислорода в плавательном пузыре коррелирует с уровнем двигательной активности рыб. Следует отметить, что в плавательном пузыре глубоководных и хищных рыб содержится высокая концентрация кислорода, тогда как у пресноводных растительноядных рыб его концентрация минимальная.

Вклад воздушного дыхания с участием плавательного пузыря в суммарный газообмен в некоторых случаях может быть очень значительным (Строганов, 1962). Например, у панцирной щуки *Lepidosteus osseus* за счет дыхания с участием плавательного пузыря в организм поступает 70–80% кислорода. Доля газообмена за счет воздушного дыхания с участием плавательного пузыря по отношению к водному дыханию жабрами зависит от температуры среды. Газообмен у ильной рыбы *Amia clava* при 10 °С осуществляется полностью за счет водного дыхания жабрами, а при 30 °С вклад этого типа дыхания составляет только 25%, тогда как 75% — это газообмен за счет плавательного пузыря (Проссер, 1977).

Трахей

Формирование трахейной системы у беспозвоночных связано с их выходом на сушу. Этот переход сопровождался крупномасштабными перестройками ряда систем и органов, в частности, органов дыхания (Беклемишев, 1944; Гиляров, 1970). Наибольшего разнообразия строение трахей достигло у членистоногих. У этих животных встречается как примитивный тип трахейной системы (псевдотрахей), свойственный мокрицам, так и наиболее развитые трахеи крылатых насекомых.

Органом дыхания у мокриц (*Oniscoidea*), представителей равноногих ракообразных, служат «трахейные легкие» или псевдотрахей. Они формируются вследствие впячивания воздушных мешков с тонкими кутикулярными стенками, от которых отходят тонкие ветвящиеся трубки, омываемые гемолимфой. У мокриц трахейные трубки не доходят до отдельных клеток, а кислород доставляет-

ся к ним при помощи гемолимфы. У этих животных через трахеи поступает 60–80% потребляемого кислорода. У других членистоногих (ложноскорпионов) трахейная система состоит из многочисленных ветвящихся трубочек, а у многоножек и бескрылых насекомых трахеи представлены в виде метамерных пучков (трахеомеров). У паукообразных дыхательная система представлена также трахеями. У крылатых насекомых, имеющих наиболее развитую трахейную систему, метамерные пучки трахей связаны в единую систему. Следует отметить, что у двулечных пауков дыхание осуществляется и трахеями и легкими.

Для паукообразных и многоножек характерен самый низкий среди членистоногих уровень дыхания (Проссер, Браун, 1967; Дольник, 1968; Проссер, 1977; Зотин, 1988; Зотин, Зотин, 1999) (табл. 3). Столь невысокая интенсивность газообмена у этих организмов связана с достаточно низкой специализацией органов дыхания, а также с невысоким уровнем двигательной активности.

Как уже отмечалось, органами дыхания у представителей еще одного класса в составе типа членистоногих — насекомых — служит трахейная система (Догель, 1938; Беклемишев, 1944; Buck, 1962; Гиляров, 1970). Трахейная система насекомых, обладающая очень высокой эффективностью транспорта кислорода в отдельные ткани и органы, представлена системой воздухоносных трубочек, которые оплетают все внутренние органы, проникают во все участки тела, в том числе и в отдельные клетки. Сеть трахей формируется за счет их ветвления во всех тканях и органах, где они оканчиваются мельчайшими трахеолами (их диаметр около 1 мкм), окруженными на конце трахеальной клеткой с радиально расходящимися отростками, достигающими отдельных клеток. С внешней средой трахейная система сообщается при помощи дыхалец. У членистоногих имеется от одной до 10 пар и более пар дыхалец. У насекомых, в частности, имеется обычно 12 пар дыхалец.

У некоторых насекомых, в частности, нимф водных насекомых (Odonata, Trichoptera, Ephemeroptera, Pleoptera) органами газообмена служат трахейные жабры. У нимф кислород из жабр поступает в трахейную систему, которая состоит из обильно ветвящихся трахейных трубочек, достигающих отдельных органов и тканей (Проссер, 1977).

Трахейная система у насекомых вентилируется при помощи продольных и дорзо-вентральных мышц. Их сокращение и расслабление

вызывает изменение объема тела и следовательно, объема трахейной системы, способствуя эффективной вентиляции. Регуляция вентиляции трахейной системы (частота дыхательных движений и режим открывания-закрывания дыхалец) осуществляется составом вдыхаемого воздуха: концентрацией углекислого газа и кислорода (Buck, 1962; Проссер, Браун, 1967). Снижение концентрации кислорода вызывает усиление вентиляции трахей за счет усиления сокращения мышц. Работа дыхалец регулируется концентрацией углекислого газа: при низких концентрациях дыхалец остаются открытыми, а при повышении концентрации возрастает вентиляция трахей.

Уровень энергетического обмена у насекомых, определяющийся количеством поступающего кислорода, в огромной степени зависит от двигательной активности, которая у многих видов чрезвычайно высокая. Не менее важным фактором, регулирующим уровень энергетики насекомого, служит температура среды. При увеличении температуры среды в пределах физиологической нормы интенсивность дыхания саранчи может возрастать в 5 раз.

Очевидно, что такое строение трахейной системы, характеризующееся очень высоким уровнем специализации, вместе с физиологическими особенностями регуляции газообмена обеспечивает насекомым необычайно высокую интенсивность энергетического метаболизма, во много раз превышающую этот показатель для остальных беспозвоночных животных (за исключением головоногих моллюсков), а также для пойкилотермных позвоночных (Дольник, 1968; Проссер, 1977; Зотин, 1988; Зотин, Зотин, 1999) (табл. 3).

Легкие

У наземных животных основным органом газообмена служат легкие. У позвоночных легкие в качестве органа дыхания появляются у рыб, но наибольшего развития они достигают у птиц и млекопитающих (Жеденов, 1961; Шмидт-Ниельсен, 1982). Однако легкие впервые появляются у беспозвоночных, перешедших к наземному образу жизни. Простейший орган легочного дыхания — диффузионные легкие, характерные для многих паукообразных, а также просто устроенные легкие легочных моллюсков Pulmonata. У этих моллюсков потребление кислорода происходит при помощи легких, которые формируются вследствие срастания обособившегося участка мантийной полости. Такие легкие сообщаются с внешней

средой при помощи пневмостома. Последний может закрываться и открываться в зависимости от потребности в кислороде. У легочных моллюсков в газообмене участвует также кожное дыхание (Догель, 1938; Беклемишев, 1944; Проссер, 1977).

Членистоногие. Значительная часть членистоногих (Arachnida, Mýriapoda, Insecta) живут на суше и роль органов дыхания выполняют у них легочные мешки и трахеи. Легочные мешки (листовидные легкие), служащие органами дыхания у таких групп паукообразных как скорпионы, жгутоногие и примитивные пауки, представлены особыми карманами, в полость которых выступают листовидные складки, в стенках которых происходит газообмен. Вход в легочные мешки закрывается дыхальцами, регулирующими уровень дыхания. У некоторых паукообразных имеется две пары легочных мешков (жгутоногие), а других (скорпионы) — четыре пары. С точки зрения эволюции дыхательной системы легочные мешки имеют существенное значение, поскольку они рассматривающиеся в качестве прообраза легких у других наземных животных (Догель, 1938; Беклемишев, 1944).

Рыбы. Газообмен у некоторых рыб может осуществляться также при участии легочного дыхания как дополнительного источника кислорода. В ходе эволюции позвоночных животных легкие впервые появляются у рыб (панцирных и кистеперых) в девоне (Шмальгаузен, 1964). Этот орган дыхания в качестве дополнительного представлен и у современных рыб: многоперообразных Polypteriformes и двоякодышащих Dipnoi. У этих рыб имеются и жабры, а легкие функционируют в тех случаях, когда водное жаберное дыхание или затруднено или невозможно (Строганов, 1962). Легкие у современных рыб представлены одним или двумя легочными мешками, которые соединяются с глоткой. У Dipnoi имеется легочное кровообращение и венозная кровь поступает главным образом в легкое, чему способствует разделенное неполной перегородкой предсердие.

У разных семейств Polypteriformes особенности легочного газообмена и его вклад в суммарное потребление кислорода заметно отличаются. Например, у представителей сем. рогозубовых Ceratodidae имеется один легочный мешок, но основным органом

дыхания служат жабры. При этом рыба всплывает на поверхность каждые 40–50 мин и заглатывает воздух. Однако вдох и выдох происходит через ноздри, а не через рот. У рогозубовых легочное дыхание функционирует и при наличии кислорода в воде, но при пересыхании водоемов дыхание воздухом становится единственным видом газообмена.

Двоякодышащие из сем. чешуйчатниковых, также обитающие в пересыхающих водоемах (иногда засуха продолжается до 9 мес), могут впасть в спячку в специальных гнездах, вырытых на дне водоема. В этот период газообмен у рыб осуществляется за счет легочного дыхания. После окончания засухи и начала сезона дождей эти водоемы заполняются водой и рыбы выходят из спячки. У некоторых чешуйчатниковых, например, лепидосирена *Lepidosiren paradoxa* легочный газообмен служит источником кислорода в любых условиях внешней среды (Шмидт-Ниельсен, 1982). Таким образом, дополнительный источник кислорода у рыб, помимо основного жаберного дыхания, обеспечивает необходимый уровень кислорода в организме в неблагоприятных условиях среды.

Амфибии. Комплекс морфологических и функциональных преобразований амфибий, связанный с переходом к наземному образу жизни, включает также преобразования дыхательной системы. Легкие как основной орган дыхания амфибий, служат главным, но не единственным источником поступления кислорода в организм. При этом степень развития легочной системы значительно отличается у амфибий, обитающих в различных экологических условиях. У некоторых амфибий легкие отсутствуют вообще, а обеспечение кислородом у них происходит за счет кожного дыхания. У других представителей этого класса позвоночных органы дыхания представлены легкими различной степени сложности: от простейших мешковидных структур, воспринимающих кислород, до высокоспециализированных легких с сильно развитой площадью дыхательной поверхности (Жеденов, 1961; Шмальгаузен, 1964). Амфибии обитают в среде с различной степенью влажности, что оказывает большое влияние на формирование системы газообмена.

Следует отметить, что на примере амфибий прослеживаются черты филогенетического сходства формирования дыхательной системы низших позвоночных (Северцов, 1939; Шмальгаузен, 1939,

1964). Так, у личинок амфибий, обитающих в воде, газообмен осуществляется при помощи наружных жабр, имеющих ветвистое строение. Это провизорные органы дыхания, редуцирующиеся после начала функционирования легочного или кожного дыхания. В связи с этим следует отметить, что жаберный аппарат закладывается также у млекопитающих на ранних стадиях органогенезов, и только позднее начинается развитие легких.

Формирование легких у наземных позвоночных протекало, как предполагается, в результате преобразования последней пары жаберных мешков (Северцов, 1939; Шмальгаузен, 1939). Легкие у амфибий формируются в виде парных выпячиваний позади последней пары жаберных мешков (Жеденов, 1961; Шмальгаузен, 1964). Поскольку легкие этих животных находятся на начальных этапах филогенетического развития, их морфологическая дифференциация по сравнению с легкими других позвоночных выражена слабо.

Если у одних амфибий (*Nectus*, *Proteus*) легкие представлены асимметричными гладкомышечными мешками, то у других (большинство *Urodella*) внутренняя поверхность легких значительно увеличивается за счет формирования перегородок и ячеек. Однако наибольшая степень специализации характерна для легких бесхвостых амфибий (*Anura*). Помимо выраженной внутренней структурированности легких (наличие центральной полости и множества мелких полостей, разделенных перегородками), у *Anura* уже сформировались дыхательные пути, представленные гортанно-трахейной камерой (Жеденов, 1961).

У амфибий относительная площадь поверхности легких невелика. У пятнистой саламандры площадь поверхности этих органов составляет $0,07 \text{ м}^2/\text{кг}$. массы тела, у серой жабы — $0,10$, а у травяной лягушки $0,25$ (Проссер, Браун, 1967; Проссер, 1977). Данные показатели зависят прежде всего от двигательной активности животного и вклада кожного дыхания в общий газообмен.

Помимо площади поверхности легких, у амфибий уровень интенсивности дыхания зависит также от степени развития кровеносной системы этих органов, прежде всего, легочных капилляров. Развитие системы капилляров легких связано с общей дифференцировкой этих органов дыхания, а также с развитием кожных капилляров, участвующих в потреблении кислорода. Следует отметить, что доля легочных капилляров составляет весьма значительную часть в

общей капиллярной системе, участвующей в газообмене: в слабо развитых легких тритонов легочные капилляры составляют всего 22,8–24,5%, а у обыкновенной чесночницы — 49,3%, тогда как у травяной и прудовой лягушек — 62,5% и 64,8% соответственно, а у жаб — от 63 до 77,8% (Проссер, 1977).

Уровень интенсивности дыхания амфибий зависит также от эффективности вентиляции легких. В этом процессе у амфибий участвуют мышцы ротовой полости и глотки, а также стенки легких, которые содержат гладкие мышечные волокна. Вентиляция осуществляется за счет создания положительного давления в легких при помощи нагнетания воздуха в легочные мешки, его заглатывания или движения ротовой полости (Жеденов, 1961; Проссер, Браун, 1967; Проссер, 1977; Шилов, 1985).

Существенное значение в газообмене некоторых амфибий имеет кожное дыхание. Кожа у этих животных лишена чешуи, всегда влажная и обогащена слизистыми железами. Соотношение площади поверхности легких и кожи у разных видов амфибий отличается, но в среднем составляет 2:3. При этом соотношение легочного и кожного дыхания у разных видов также заметно отличается. У хвостатых амфибий, в отличие от бесхвостых, кожный газообмен играет доминирующую роль. У представителей хвостатых амфибий амбистомы *Ambystoma opacum* кожное дыхание составляет 66%, а у американской безлегочной саламандры и у дальневосточного тритона весь газообмен обеспечивается за счет кожного дыхания. У бесхвостых амфибий соотношение легочного и кожного газообмена другое. Если у *Rana esculenta* это соотношение примерно равно, то у *Rana fusca* кожное дыхание составляет примерно 30% (Проссер, Браун, 1967; Проссер, 1977; Шилов, 1985).

В отношении строения сердечно-сосудистой системы следует отметить, что у амфибий сердце трехкамерное и состоит из двух предсердий и желудочка. Если у хвостатых амфибий перегородка предсердий неполная, то у бесхвостых произошло полное разделение предсердий. Такое строение сердца у амфибий приводит к небольшому смешиванию артериальной и венозной крови в желудочке (Жеденов, 1961; Проссер, Браун, 1967; Проссер, 1977).

Уровень интенсивности дыхания у представителей амфибий, принадлежащим к различным отрядам, существенно отличается. Величина коэффициента a в уравнении зависимости интенсивности

дыхания от массы тела у представителей отр. бесхвостых почти в три раза выше, чем у хвостатых амфибий (Дольник, 1968; Владимирова, Зотин, 1994; Зотин, Зотин, 1999) (табл. 4). Однако уровень интенсивности дыхания амфибий несколько ниже, чем у рыб, что можно объяснить невысоким уровнем развития легких у амфибий, а также низкой двигательной активностью этих животных. Вместе с тем, дифференциация и специализация жаберного аппарата у рыб достигла высокого уровня, обеспечив им сравнительно высокую интенсивность дыхания.

Еще один аспект сравнительного анализа уровня энергетического обмена у низших позвоночных — содержание цитохромов дыхательной цепи митохондрий в экстрактах скелетных мышц этих животных. С точки зрения окислительного метаболизма конечным пунктом кислорода в организме являются митохондрии и концентрация цитохромов дыхательной цепи этих органелл отражает потенциальные окислительные возможности клетки или ткани. Нами было проведено изучение концентрации цитохромов в скелетных мышцах разных видов рыб, отличающихся скоростью плавания, двух видов амфибий и для сравнения были привлечены данные М.В. Савиной и др. (1981), полученные на круглоротых (миноге) (Савина и др., 1981; Савина, 1992) (табл. 7).

При сравнении концентрации цитохромов у низших позвоночных следует отметить неожиданно высокое содержание этих компонентов митохондрий (прежде всего, цитохрома aa_3) в мышцах миноги, а также их низкое содержание в мышцах амфибий. У рыб концентрация цитохромов у разных видов рыб существенно отличается в зависимости от скорости их плавания, а при сравнении с круглоротыми и амфибиями они занимают промежуточное положение. Следует отметить, что содержание цитохромов в расчете на г мышцы свидетельствует как о концентрации митохондрий в этой ткани, так и о содержании данных компонентов в митохондриях. Отсутствие различий в содержании цитохромов (прежде всего, цитохрома a) показано также для фракции митохондрий, выделенных из скелетных мышц круглоротых и рыб (Савина, 1992) (табл. 8).

Полученные сравнительные данные свидетельствуют об отсутствии выраженной закономерности в изменении концентрации цитохромов в мышцах круглоротых, рыб и амфибий, что может служить одним из объяснений отсутствия заметных различий

ТАБЛИЦА 7. Содержание цитохромов в скелетных мышцах круглоротых (Савина и др., 1981; Савина, 1992), рыб и амфибий (Демин и др., 1990)

Вид	Цитохромы (нмоль/г сырой массы мышц)			
	<i>aa₃</i>	<i>c₁</i>	<i>c</i>	<i>b</i>
Круглоротые				
Речная минога	24,0±2,0	7,0±0,5	15,31±0,8	14,8±1,1
Рыбы				
Вьюн				
красные мышцы	3,37±0,63	2,16±0,41	2,83±0,57	2,22±0,66
белые мышцы	0,61±0,07	0,65±0,08	0,66±0,09	0,87±0,13
Скорпена				
красные мышцы	3,25	4,35	4,80	4,15
белые мышцы	0,57	0,83	0,79	0,40
Радужная форель				
красные мышцы	6,45±0,16	7,57±0,82	7,39±0,56	11,41±0,76
белые мышцы	0,79±0,11	0,35±0,02	0,50±0,09	0,50±0,11
Ставрида				
красные мышцы	21,74±2,35	21,63±2,14	21,12±2,05	32,11±3,6
белые мышцы	1,29±0,10	1,16±0,05	1,34±0,13	1,0±0,05
Амфибии				
Травяная лягушка				
бедренная мышца	3,07	1,42	1,61	0,81
Шпорцевая лягушка				
бедренная мышца	2,83	2,77	3,39	1,86

ТАБЛИЦА 8. Концентрация цитохромов во фракции митохондрий, изолированных из мышечной ткани круглоротых и рыб (нмоль/мг белка) (Савина, 1992)

Объект	Цитохромы			
	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c₁</i>	<i>c</i>
Минога	0,51	–	0,26	0,24
Карп (красная мышца)	0,45	0,25	0,35	0,30

в уровне интенсивности дыхания этих трех групп низших позвоночных. Как уже отмечалось, уровень интенсивности дыхания животного является интегральной характеристикой энергетического метаболизма, которая зависит от многих факторов: от объема и скорости поступления кислорода в организм до его использования для синтеза АТФ в дыхательной цепи митохондрий.

Рептилии. Практически полный переход рептилий к наземному образу жизни привел к усложнению строения легких и их дальнейшей специализации по сравнению с легкими амфибий. У рептилий в связи с развитием рогового слоя кожи отсутствует кожное дыхание, что привело к увеличению дыхательной нагрузки на легкие и интенсификации легочного газообмена. Только у черепах - вторичноводных рептилий, в газообмене помимо легких принимает участие кожа, слизистая оболочка глотки, анальные бурсы (Проссер, Браун, 1967; Проссер, 1977; Шмидт-Ниельсен, 1982; Шилов, 1985).

Легкие у рептилий — непарные или парные мешковидные структуры с выраженной внутренней структурированностью. Помимо этих особенностей, легким рептилий (прежде всего высших рептилий) свойственны более сложно устроенные дыхательные пути, чем у амфибий. Основными элементами дыхательных путей в легких этих животных служат гортань и бронхи, нижний конец которых разветвляется на два бронха, попадающих в соответствующее легкое. Стенки бронхов поддерживаются многочисленными хрящевыми кольцами. Гортань и бронхи, являющиеся новыми прогрессивными в эволюционном отношении структурами, обеспечивают более высокую функциональную специализацию легких рептилий по сравнению с амфибиями (Жеденов, 1961).

Степень внутренней структурированности легких значительно отличается у разных представителей этих животных. Если для просто устроенных легких гаттерии характерно слабое развитие трабекул, то у крокодилов структурированность этих органов дыхания представлена в значительно большей степени. Кроме того, в легких крокодилов воздухоносные ходы сообщаются как с бронхами, так и между собой, что повышает эффективность газообмена. Вместе с тем у некоторых рептилий (удавы, змеи) наблюдается частичная редукция легочной системы: левое легкое у них или редуцировано, или не развито, а трабекулы практически отсутствуют (Жеденов, 1961).

Отмеченные особенности строения легких у разных представителей рептилий отражаются на площади внутренней поверхности этих органов. Например, относительная площадь поверхности легких варана составляет $0,1 \text{ м}^2/\text{кг}$ массы тела, а у миссисипского крокодила — $0,5 \text{ м}^2/\text{кг}$ (Жеденов, 1961; Проссер, Браун, 1967).

Важной особенностью легочного дыхания у рептилий является более эффективная система вентиляция легких по сравнению с амфибиями. Вдох и выдох обеспечивается растяжением и последующим сужением грудной клетки при помощи движения ребер, в которых участвуют большая грудная и межреберные мышцы. Всасывающий тип дыхания, характерный для рептилий, обеспечивает более эффективный газообмен по сравнению с нагнетательным типом вентиляции, свойственным рептилиям (Проссер, 1977).

Сердечно-сосудистая система рептилий более специализирована в отношении разделения артериального и венозного кровотоков по сравнению с амфибиями, хотя кровообращение у этих животных, как и у амфибий, смешанное. У рептилий сердце трехкамерное и состоит из желудочка и двух предсердий. Однако желудочек у этих животных, в отличие от амфибий, разделен неполной перегородкой на левую (артериальную) и правую (венозную) половины. Однако у крокодилов уже произошло полное разделение желудочков, т.е. сердце у них четырехкамерное.

Особенности дыхательной и сердечно-сосудистой системы рептилий обеспечивают им более высокий уровень интенсивности дыхания по сравнению с амфибиями (Дольник, 1968; Зотин, Зотин, 1999) (табл. 4). При этом данный показатель энергетического метаболизма у отдельных отрядов рептилий заметно отличается. Наименьшая величина коэффициента a в уравнении зависимости интенсивности дыхания от массы тела характерна для представителей отр. *Rhynchoscephalia*, а наибольшая — для представителей отр. *Crocodylia*.

Птицы. Анализ энергетических механизмов у различных животных показывает, что для формирования гомойотермии необходим принципиально более высокий уровень энергетического метаболизма. Решение этой проблемы для организма возможно только за счет радикального повышения эффективности системы газообмена (Слоним, 1961, 1971, 1982, 1986; Lasiewski, Dawson, 1967;

Dawson, Hudson, 1970; Lasiewski, Calder, 1971; Иванов, 1972, 1984; 1990, 2004; Антипчук, Соболева, 1976; Проссер, 1977; Шмидт-Нильсен, 1976, 1982, 1987; Шилов, 1985; Gavrilov, Dolnik, 1985). Система газообмена у птиц характеризуется качественным усложнением морфофункциональных особенностей внутреннего строения легких и более совершенными механизмами их вентиляции. Эти особенности легких обеспечили птицам уровень интенсивности дыхания, многократно превышающий данный показатель для всех пойкилотермных животных.

Каковы особенности строения и функционирования легких у птиц, обеспечившие столь высокий уровень энергетики? Прежде всего, это губчатое строение легких и наличие системы воздухоносных трубочек. Эти трубочки открыты с обоих концов и поток воздуха в них однонаправленный, что обеспечивает непрерывный газообмен. Предполагается, что непрерывный газообмен служит основой самой высокой среди всех животных эффективности газообмена и, как следствие, наиболее высокого уровня энергетического обмена. Эти особенности дыхательной системы птиц интерпретируются как адаптация газообмена к условиям полета (Dawson, Hudson, 1970; Lasiewski, Calder, 1971; Проссер, 1977; Шмидт-Нильсен, 1982, 1987).

Следствием губчатого строения легких у птиц является очень высокая относительная площадь внутренней поверхности этих органов. Данный морфометрический показатель у разных видов птиц существенно меняется и зависит в первую очередь от уровня двигательной активности (скорости полета). Например, у курицы эта величина составляет всего 1,1 м²/кг массы тела, у голубя 17,5, а у колибри эта величина достигает рекордных показателей — 66,6 м²/кг (Жеденов, 1961; Проссер, 1977; Шмидт-Нильсен, 1976, 1982, 1987; Шилов, 1985).

Почему для процесса газообмена так важна площадь поверхности легких? Согласно закону диффузии Фика, количество газа, который перемещается через слой ткани, прямо пропорционально площади этого слоя и обратно пропорционально его толщине. Следует отметить, что в легких барьер между кровью и воздухом (альвеоларно-капиллярный барьер) очень тонкий и составляет меньше 0,5 мкм (Уэст, 1988).

Высокая степень специализации свойственна дыхательным путям птиц. Путь вдыхаемого воздуха у них достаточно сложный:

через трахеи он поступает в первичные бронхи, ветвящиеся в легких на вторичные и третичные бронхи (парабронхи), а затем в бронхиоллы, которые ветвятся на более тонкие воздухоносные капилляры. Диаметр последних составляет всего от 3 до 10 мкм. Воздухоносные капилляры и бронхиоллы оплетены сетью кровеносных сосудов, формирующих вокруг парабронхов густую сеть, в которой и осуществляется газообмен (Жеденов, 1961; Dawson, Hudson, 1970; Просеер, 1977; Шмидт-Ниельсен, 1982, 1987). Следует подчеркнуть, что, важнейшей особенностью газообмена у птиц является противоток воздуха и крови в легких. Как отмечалось выше, диффузия кислорода в кровь у животных с легочным типом дыхания осуществляется через тонкую пленку влаги («парадокс» Колози), выстилающую внутреннюю поверхность воздухоносных капилляров бронхиолл. Перенос кислорода между воздухом легких и кровью осуществляется путем простой диффузии, т.е. от области с высоким парциальным давлением в область с низким парциальным давлением.

Для активной вентиляции легких у этих животных существенное значение имеют воздухоносные мешки. Несколько пар этих мешков (передние — шейные, межключичные, переднегрудные; задние — заднегрудные и брюшные), расположенных между внутренними органами, во много раз превышают по объему легкие, но процесс газообмена в них не происходит. Воздух во время вдоха поступает в задние воздухоносные мешки и также частично в легкие, а в этот момент передние мешки заполняются воздухом собственно легких. Во время выдоха происходит сжатие воздухоносных мешков и воздух выталкивается из задних мешков в легкие, а из передних — в трахеи и затем во внешнюю среду. Дыхательный акт у покоящихся птиц происходит путем расширения и сжатия грудной клетки при помощи движений ребер. У летящих птиц дыхательный акт осуществляется с участием воздухоносных мешков, которые растягиваются и наполняются воздухом при поднятии крыльев, а при опускании — сжимаются и воздух из них выталкивается в легкие. Таким образом, благодаря наличию воздухоносных мешков, газообмен в легких может происходить и при вдохе и при выдохе, что существенно увеличивает эффективность дыхания этих животных.

Для сердечно-сосудистой системы птиц характерны очень высокая степень анатомической, функциональной и метаболической дифференцировки и специализации, связанной с условиями полета и

рекордно высоким уровнем энергетического метаболизма. Прежде всего, относительная масса сердца у птиц значительно выше по сравнению с другими позвоночными. Она составляет от 0,8 до 1,1% от общей массы тела. Сердце у птиц четырехкамерное: предсердие и желудочек разделены полностью и вследствие этого легочный и брюшной круги кровообращения полностью обособлены (Жеденов, 1961; Проссер, 1977).

Таким образом, система газообмена у птиц достигла самого высокого среди животных уровня эффективности. Как уже отмечалось, уровень интенсивности дыхания у птиц наиболее высокий среди всех животных, включая и млекопитающих. При этом объем легких у птиц почти в два раза ниже, чем у млекопитающих сравнимой массы, однако объем трахей и общий объем дыхательной системы у птиц существенно выше, тогда как частота дыхания у них значительно ниже по сравнению с млекопитающими (Lasiewski, Calder, 1971; Антипчук, Соболева, 1976; Шмидт-Ниельсен, 1982, 1987; Шилов, 1985). Следует отметить, что у двух основных групп птиц: воробьиных и неворобьиных, значение коэффициента a в уравнении зависимости интенсивности дыхания от массы тела значительно отличается, что связано в первую очередь с уровнем их двигательной активности (Lasiewski, Dawson, 1967; Дольник, 1968; Dawson, Hudson, 1970; Gavrilov, Dolnik, 1985; Зотин, 1988; Зотин, Зотин, 1999) (табл. 4).

Млекопитающие. Для системы газообмена млекопитающих характерен ряд специфических, свойственных только этим животным особенностей. Легкие млекопитающих имеют альвеолярное строение, создающее очень большую площадь поверхности. Усложнение структуры этих органов шло по пути подразделения их на доли или лопасти, что способствует более активному протеканию дыхательного акта. Для дыхательных путей этих животных свойственно обособление и усложнение, а также принципиально более сложный механизм дыхания с участием диафрагмы — новой структуры, обеспечивающей вентиляцию легких, в особенности их задней части (Жеденов, 1961; Антипчук, Соболева, 1976; Проссер, 1977; Шмидт-Ниельсен, 1982, 1987; Шилов, 1985; Уэст, 1988).

Площадь дыхательной поверхности легких у разных видов млекопитающих существенно отличается и зависит прежде всего от уровня двигательной активности. Наиболее высокий показатель

относительной площади дыхательной поверхности характерен для видов с высокой двигательной активностью — летучих мышей, землероек, белозубок-малюток (5–10 м²/кг массы тела), тогда как у малоподвижных видов — ленивцев и ежей, значение этого показателя во много раз ниже (0,6–1,0 м²/кг массы тела). (Marcus, 1937; Проссер, 1977; Leuchner, 1978; Шилов, 1985). Дыхательная поверхность легких человека также достаточно низкая (0,7–1,5 м²/кг массы тела). Показана достаточно строгая корреляция между зависимостью площади поверхности легких от массы тела и интенсивностью дыхания от массы тела (Leuchner, 1978) (рис. 1).

Важнейшее значение в газообмене млекопитающих имеют особенности дыхательных путей. Путь вдыхаемого воздуха в легкие проходит через бронхи, которые затем ветвятся на вторичные, тре-

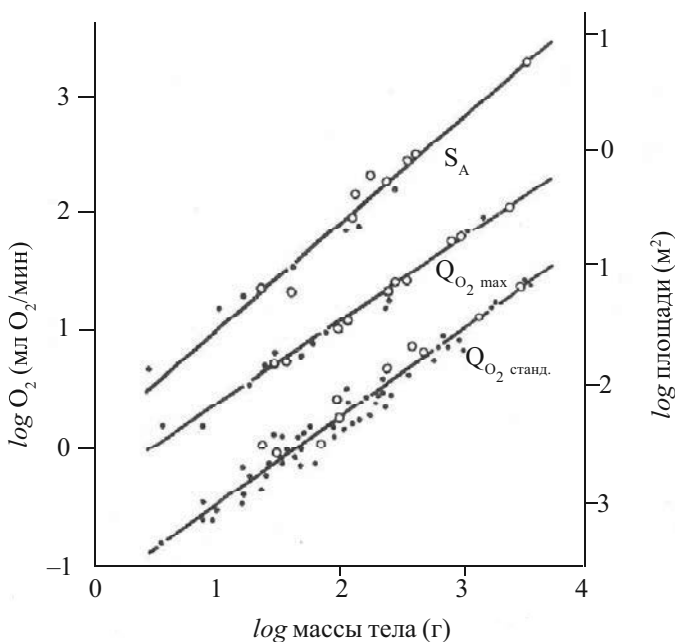


Рис. 1. Зависимость площади поверхности легких (S_A) и скорости дыхания (Q_{O_2}) от массы тела и некоторых млекопитающих (Leuchner, 1978)

тичные и четвертичные бронхи и далее на более мелкие бронхиолы, заканчивающиеся альвеолами. В альвеолах, имеющих ячеистое строение и опутанных густой сетью кровеносных сосудов, происходит диффузия в кровь вдыхаемого кислорода (Жеденов, 1961; Проссер, Браун, 1967; Антипчук, Соболева, 1976; Проссер, 1977; Уэст, 1988). Следовательно, на этапе транспорта кислорода уровень газообмена у млекопитающих определяется количеством альвеол в легких. Их количество огромное и значительно колеблется у разных видов млекопитающих: от 500 млн. у хищников до 6 млн. у малоподвижных ленивцев. В легких человека около 300 млн. альвеол (Уэст, 1988). Следует отметить, что поверхность альвеолярно-капиллярного барьера у млекопитающих разных видов огромная и составляет от 50 до 100 м². Таким образом, степень развития альвеолярной системы легких, как и площадь их поверхности, коррелирует с уровнем двигательной активности млекопитающих.

Регуляция вентиляции легких у этих животных обеспечивается комбинированными дыхательными движениями грудной клетки и диафрагмы. Появление диафрагмы у млекопитающих привело к формированию особого типа дыхания, в котором принимает участие как грудная клетка, так и брюшная полость. Координация функционирования грудной клетки и диафрагмы в ходе дыхательного акта осуществляется дыхательным центром (Проссер, 1977; Шиллов, 1985; Уэст, 1988).

Уровень интенсивности дыхания у млекопитающих очень высокий, хотя он примерно в два раза ниже по сравнению с птицами (Kleiber, 1961; Дольник, 1968; Зотин, 1988) (табл. 4). Различные отряды млекопитающих также существенно отличаются по уровню интенсивности дыхания. Наиболее высокие значения коэффициента a в уравнении зависимости интенсивности дыхания от массы тела характерна для представителей отр. *Insectivora*, *Pinnipedia*, *Cetacea*, *Perissodactyla*, тогда как для млекопитающих отр. *Monotremata*, *Sirenia*, *Pholidota* этот показатель ниже в 3–4 раза (Brody, 1945; Kleiber, 1961; Дольник, 1968; Зотин, 1988; Зотин, Зотин, 1999). Эти отличия связаны прежде всего с уровнем двигательной активности представителей разных отрядов млекопитающих.

Таким образом, легочный тип дыхания у птиц и млекопитающих является самым совершенным способом газообмена у животных, обеспечившим им очень высокий уровень энергетического мета-

болизма. Последнее служит важнейшей предпосылкой возникновения в ходе эволюции гомойотермии — наиболее эффективного и совершенного принципа метаболической регуляции. С точки зрения экологической биоэнергетики существенным является необычайно широкий диапазон приспособительных возможностей этих организмов в отношении извлечения кислорода из окружающей среды и его использования для выработки энергии в различных экологических условиях.

В заключение следует остановиться на двух основных тенденциях формирования органов газообмена у животных. Первая — впечатляющее разнообразие строения органов дыхания и их происхождение из различных структур и частей тела беспозвоночных связано с экологическими условиями, образом жизни и особенностями плана строения этих животных, который служит основой филогенетических преобразований системы газообмена. Второе — у позвоночных такого разнообразия происхождения органов дыхания не наблюдается, и их формирование связано с передним отделом кишечника, однако вариации развития жаберной и легочной систем у них весьма значительны, что связано с особенностями экологических условий.

Среди конкретных факторов, оказывающих доминирующее воздействие на степень развития органов дыхания и, следовательно, интенсивность энергетического метаболизма, необходимо выделить уровень двигательной активности животного. По этой причине наиболее высокая среди беспозвоночных интенсивность дыхания отмечена у головоногих моллюсков и у насекомых. На множестве примеров продемонстрирована корреляция между уровнем стандартного обмена у различных животных и их двигательной активностью. Многочисленные случаи слабого развития или частичной редукции органов дыхания, свойственные малоподвижным видам, свидетельствуют о том, что уровень двигательной активности более важен для формирования органов дыхания, чем таксономическое положение того или иного вида. Таким образом, строение органов дыхания у животных, в особенности у гидробионтов, носит выраженный адаптивный характер.

3. ГИПОКСИЯ

Высотная гипоксия

Важным примером зависимости энергетического обмена млекопитающих от экологических условий служат метаболические адаптации к условиям высокогорья. Основным фактором этой среды обитания является высотная гипоксия. Реагирование на высотную гипоксию сводится к двум основным стратегиям: экономии энерготрат и «борьбе за кислород» — мобилизации аппарата энергообеспечения за счет усиления мощности имеющихся систем потребления, транспорта и утилизации кислорода при его недостаточном поступлении в организм. Этот тип реагирования включает гипервентиляцию, увеличение кровотока в различных тканях и органах, полицитемию, увеличение активности ферментов, а также содержания гемоглобина и миоглобина (Баркрофт, 1937; Барбашова, 1960, 1970; Большаков, 1972; Меерсон, 1981; Шмидт-Ниельсен, 1982). С точки зрения биоэнергетики особый интерес для анализа адаптаций животных, обитающих в условиях высокогорья, представляет кровеносная система и механизмы доставки кислорода к тканям и органам.

У обитателей высокогорья, живущих в условиях гипоксии, наблюдается увеличение числа эритроцитов и общего количества гемоглобина в крови. Следует отметить, что увеличение количества эритроцитов происходит не за счет использования депонированных клеток, как это происходит в случае быстрой реакции на гипоксию, а вследствие общей перестройки системы эритропоэза. Например, у обитающего в горах подвида лесной мыши *Apodemus sylvaticus ciscaucasicus* количество эритроцитов на 12%, а содержание гемоглобина на 6,3% выше по сравнению с представителями равнинных форм этого грызуна. Эти изменения приводят к увеличению общей кислородной емкости крови у животных, обитающих в условиях высокогорья.

В некоторых случаях у обитателей высокогорья (горный подвид малого суслика *Citellus pygmaeus musicus*) число эритроцитов и количество гемоглобина в единице объема крови не отличается от этих показателей для равнинного подвида этого суслика *Citellus pygmaeus planicola*, но общий объем крови на единицу массы тела у горного подвида выше, а, следовательно, выше и общее содержание

эритроцитов и количество гемоглобина. У горных подвидов в связи с увеличением нагрузки на сердце наблюдается также гипертрофия миокарда (Барбашова, 1960, 1970).

Один из наиболее эффективных механизмов адаптации к гипоксии у обитателей высокогорья связан со структурными изменениями гемоглобина, обеспечивающими увеличение его сродства к кислороду. У животных, живущих в горах, гемоглобин насыщается кислородом при меньшем парциальном давлении. Эта зависимость наиболее отчетливо выражена у лам и викуний обитающих в горах Южной Америки (Шмидт-Нильсен, 1982) (рис. 2). Насыщенность артериальной крови кислородом у этих животных даже на высоте более 3000 м остается выше 92%.

Для многих животных, обитающих в условиях высокогорья, показано увеличение содержания миоглобина в тканях. Как известно, сродство к кислороду этого белка в мышцах значительно выше по сравнению с гемоглобином, что имеет важное значение для запасаания кислорода в условиях его дефицита (Барбашова, 1960, 1970;

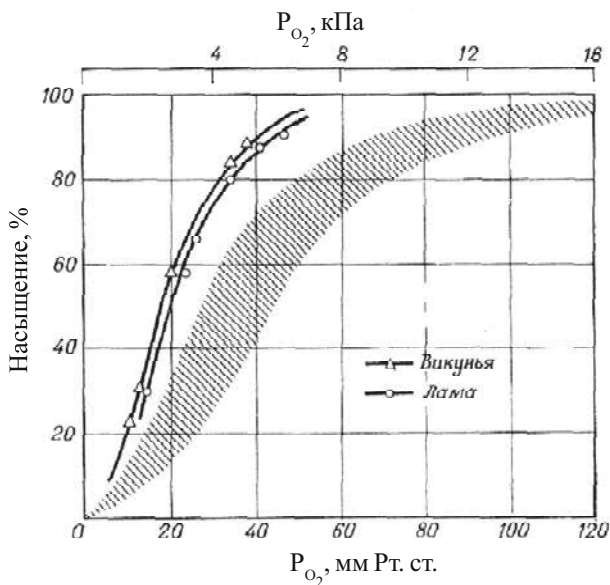


Рис. 2. Кривые диссоциации оксигемоглобина крови лам и викуний и у равнинных млекопитающих (заштрихованная зона). (Шмидт-Нильсен, 1982)

Большаков, 1972; Проссер, 1977; Шмидт-Ниельсен, 1982). Таким образом, высотная гипоксия служит наглядным примером компенсаторного реагирования организма на воздействия тех или иных экологических факторов.

Газообмен у ныряющих животных

При нырянии животных с легочным типом газообмена происходит достаточно быстрое уменьшение концентрации кислорода в крови. Это явление, называемое иногда функциональной гипоксией, компенсируется появлением специфических механизмов защищающих ныряющих животных от нехватки кислорода. Механизмы устойчивости к гипоксии у этих животных направлены на с одной стороны на увеличение запасов кислорода в организме перед нырянием, а с другой — на экономные траты кислорода при нырянии (Галанцев, 1977; Проссер, 1977; Шмидт-Ниельсен, 1982; Матюхин и др., 1988; Hochachka, Somero, 2002).

У ныряющих животных запасы кислорода в легких недостаточные, поэтому происходит его запасание в больших количествах в крови и в мышцах. У этих животных объем легких невелик. Например, у

ТАБЛИЦА 9. Запасы кислорода (в см³) в различных тканях и органах ныряющих животных и человека (Шмидт-Ниельсен, 1982)

Показатели	Бутылконос (1400 кг)	Тюлень (29 кг)	Аллигатор (3 кг)	Чистик (1 кг)	Человек (70 кг)
Легкие	6 000	50	51	40	800
Кровь	45 000	1100	8	18	1000
Мышцы	54 000	270	1	8	240
Тканевые жидкости		100		4	200
Общий запас O ₂	105 000	1520	60	70	2240
O ₂ на 1 кг массы	75	52	20	70	32
Продолжитель- ность ныряния, мин	120	15	15	1–2	

финвала он составляет 3% от объема тела, у бутылконоса еще меньше — 1%, тогда как у человека он равен 7%. В результате этой особенности содержание кислорода в легких ныряющих животных невелико по сравнению с его общими запасами в организме на время погружения (Шмидт-Ниельсен, 1982) (табл. 9).

Из табл. 9 видно, что основным местом запасаения кислорода служат кровь и мышцы ныряющих животных. В наибольшей степени этот адаптационный механизм выражен у китообразных и ластоногих, продолжительность ныряния у которых достаточно значительна и составляет от 30 мин до 2 час (Галанцев, 1977; Шмидт-Ниельсен, 1982; Шилов, 1985; Матюхин и др., 1988).

Важное значение для энергообеспечения ныряющих животных имеет запасаение кислорода в крови. Эффективность данного типа запасаения кислорода определяется общим количеством крови. У хорошо ныряющих животных эти показатели выше по сравнению с неныряющими. На примере нескольких видов дельфинов, отличающихся двигательной активностью и глубиной ныряния, было показано, что общее содержание кислорода в крови глубоко ныряющей и быстроплавающей пелагической белокрылой морской свиньи *Phocaenoides dalli* в три раза выше, чем у прибрежной афалины *Tursiops truncatus* (Шмидт-Ниельсен, 1982; Матюхин и др., 1988).

У ныряющих птиц механизмы адаптации энергетического обмена во многом сходные с таковыми у ныряющих млекопитающих. У ныряющих птиц общее содержание крови и концентрация гемоглобина более высокие по сравнению с другими птицами. В частности, общий объем крови у гаги составляет 16–17%, у красного нырка — 15,6%, у хохлатого пингвина — 14,3%, тогда как у других водоплавающих птиц — в среднем 13%, а у наземных птиц — около 6%. Концентрация гемоглобина в крови ныряющих птиц выше по сравнению с неныряющими. У кайры этот показатель составляет 19,4%, у тупика 18%, а у пингвинов варьирует в пределах 18–20%, тогда как у наземных птиц значительно ниже: у домового воробья 10,8%, у неясыти 7,7%, у степного орла 12,6%. При этом следует отметить, что сродство гемоглобина к крови у ныряющих животных мало отличается от этого показателя у неныряющих.

В энергообеспечении ныряющих животных важнейшее значение имеет запасаение кислорода в миоглобине мышц. Следует отметить, что у миоглобина сродство к кислороду в 10 раз выше, чем

у миоглобина, что для депонирования кислорода имеет первостепенное значение. Миоглобин в мускулатуре этих животных содержится в очень больших количествах. Например, у дельфинов такие мышцы составляют около 35% от массы тела. У ныряющих млекопитающих запасы кислорода, связанные с миоглобином, значительны, а у некоторых видов (бутылконос, финвал, обыкновенный тюлень) они составляют почти 50% (Галанцев, 1977; Шмидт-Нильсен, 1982; Матюхин и др., 1988) (табл. 10).

ТАБЛИЦА 10. Запасы кислорода в организме некоторых млекопитающих (Матюхин и др., 1988)

Вид	Общие запасы кислорода, мл/кг массы	Запасы кислорода, связанного с миоглобином, % от общего запаса
Бутылконос	77,9	49,5
Финвал	47,9	41,8
Дельфин обыкновенный	57,4	16,6
Тюлень обыкновенный	48,8	47,1
Тюлень пятнистый	78,7	34,5
Морской котик	52,1	22,4
Морской лев	38,8	20,8
Морж	48,6	20,5
Морская выдра	77,5	11,0
Человек	37,7	13,3

Содержание миоглобина в мышцах отдельных видов ныряющих животных зависит от их двигательной активности. В мускулатуре быстроплавающего вида дельфинов (морской свиньи) концентрация миоглобина существенно выше по сравнению с малоподвижными ламантинами. Есть основания предполагать, что содержание миоглобина в мышцах разных видов ныряющих млекопитающих коррелирует с продолжительностью их пребывания под водой (Матюхин и др., 1988). Содержание миоглобина в мышцах байкальской нерпы, которая проводит под водой основное время бодрствования, в 10 раз выше по сравнению с водяной полевкой, ныряющей крайне редко, и в 6 раз больше, чем у ныряющей редко ондатры.

У ныряющих птиц, также как у ныряющих млекопитающих, адаптации метаболизма связаны с запасанием кислорода. Различия энергетического метаболизма у ныряющих и ныряющих птиц выражены не столь заметно по сравнению с млекопитающими, что может быть связано с менее длительным пребыванием птиц под водой. Эти различия у птиц связаны, главным образом, с объемом крови и показателем гематокрита (Галанцев, 1977; Проссер, 1977; Шмидт-Ниельсен, 1982; Шилов, 1985; Матюхин и др., 1988).

Как уже отмечалось, важнейшей адаптационной особенностью ныряющих животных служит снижение уровня энергетического метаболизма. Уровень аэробного энергетического метаболизма при нырянии тюленей снижается в 3–4 раза, а у других ныряющих млекопитающих — в 5–10 раз. При этом происходит замедление сердечной деятельности и скорости кровотока, а также уменьшение диаметра периферических кровеносных сосудов. Частота сердечных сокращений у обыкновенного тюленя уменьшается в 15 раз, а у морских слонов и каланов — в 4–7 раз (Шмидт-Ниельсен, 1982).

У ныряющих птиц под водой также существенно снижается уровень энергетического метаболизма. В частности, скорость дыхания у уток к концу продолжительного пребывания под водой может снижаться на 95%. Отличительная особенность газообмена у ныряющих птиц — задерживание воздуха не только в легких, но и в воздушных мешках, служащих дополнительным местом запасания кислорода. У ныряющих птиц резко снижается циркуляция крови в различных тканях и органах, за исключением сердца и центральной нервной системы. Создается впечатление, что у ныряющих птиц снижение энергетического метаболизма под водой выражено в меньшей степени, чем у млекопитающих.

Адаптационные изменения энергетического метаболизма, отмеченные для ныряющих млекопитающих и птиц, характерны также для рептилий, в частности, черепах. У этих животных, как и у птиц, заметно снижается уровень энергетического обмена и показатели сердечно-сосудистой системы (частота сердечного ритма, артериальное давление) во время пребывания под водой. Своеобразный адаптационный механизм функционирует у пресноводных черепах, которые могут находиться под водой в течение очень длительного времени (4–5 мес.). При столь длительном пребывании под водой у этих животных происходит обратимое переключение

аэробного энергетического обмена на анаэробный, связанный с использованием в качестве источника энергии гликогена. При длительной гипоксии в процессе утилизации гликогена в печени наблюдается повышение концентрации глюкозы в крови черепах и получение энергии за счет гликолиза (Хочачка, Сомеро, 1988).

4. АНОКСИЯ

Некоторые организмы живут в среде, полностью или частично лишенной кислорода. Одни виды в такой среде обитают в течение всего жизненного цикла, другие — на протяжении того или иного периода. У организмов, постоянно обитающих в бескислородных условиях, характер метаболизма приспособлен к аккумуляции энергии в отсутствие кислорода за счет альтернативных механизмов (Hochachka, 1982; Van den Thrillart, 1982; Шмидт-Нильсен, 1982; De Zwaan, 1983; Хочачка, Сомеро, 1988; Hochachka, Somero, 2002).

Особый интерес с точки зрения экологической биохимии представляет анализ механизмов адаптации метаболизма к временной аноксии. Кратковременные анаэробные условия в состоянии выдержать все животные, однако, лишь некоторые виды могут переносить отсутствие кислорода более длительное время. Наибольшая способность к анаэробнозу свойственна донным беспозвоночным (кольчатым червям, двустворчатым моллюскам приливной зоны), а также некоторым позвоночным животным. Среди позвоночных очень высокая устойчивость к аноксии характерна, в частности, для золотой рыбки *Carassius auratus gibelio*, а также некоторых пресноводных черепах, которые могут находиться в бескислородных условиях рекордно длительное время (5–6 мес.). У этих животных при аноксии происходит перестройка энергетического метаболизма на получение энергии за счет углеводного обмена (Hochachka, 1982; Van den Thrillart, 1982; Хочачка, Сомеро, 1988).

Основным источником энергии в анаэробных условиях у этих животных служат углеводы, прежде всего, гликоген. Данное соединение содержится в небольших количествах практически во всех тканях, однако у позвоночных основная часть гликогена откладывается в печени. Таким образом, печень служит главным резервом гликогена (центральной депо), который используется в качестве источника энергии при затруднениях энергообеспечения за счет

аэробного метаболизма. У золотой рыбки и пресноводных черепах содержание гликогена в печени очень высокое, значительно выше, чем у других животных, не обладающих высокой устойчивостью к аноксии (Hochachka, 1982; Van den Thrillart, 1982; Хочачка, Сомеро, 1988) (табл. 11).

ТАБЛИЦА 11. Содержание гликогена в печени позвоночных с различной устойчивостью к аноксии (Хочачка, Сомеро, 1988)

<i>Виды</i>	Гликоген, мкмоль глюкозы на 1 г ткани
<i>Устойчивые к аноксии</i>	
Золотая рыбка	1300
Черепаха	860
<i>С низкой устойчивостью к аноксии</i>	
Форель	235
Ушастый окунь	185
Крыса	210
Мышь	220

В условиях аноксии у золотой рыбки и пресноводных черепах происходит мобилизация запасов гликогена, который уже в виде глюкозы поступает из печени в кровь. К этой группе животных относятся и двусторчатые моллюски, в частности, мидии *Mytilus*, у которых основным хранилищем гликогена служит гепатопанкреас и мантия. У этих моллюсков содержание гликогена может достигать половины сухой массы тела (De Zwaan, 1983).

Следует отметить, что в условиях аноксического стресса не наблюдается быстрого и значительного истощения запасов гликогена из центральных депо, как это можно было ожидать. Это возможно вследствие запасаания гликогена не только в центральном депо, но и в других тканях, а также в результате общего снижения метаболизма в период острой аноксии (Хочачка, Сомеро, 1988; Hochachka, Somero, 2002).

ТРАНСПОРТ КИСЛОРОДА: КИСЛОРОДНАЯ ЕМКОСТЬ КРОВИ, ДЫХАТЕЛЬНЫЕ БЕЛКИ

Эффективность энергетического обмена животных регулируется на нескольких основных уровнях: поступление кислорода в организм через органы дыхания или через поверхность тела, транспорт поступившего в организм кислорода к клеткам, использование кислорода в митохондриях в процессах аккумуляции энергии. Одним из важных регуляторных механизмов, лимитирующих энергетический метаболизм, служит способность крови переносить кислород, который организм получает через органы дыхания.

Некоторая часть кислорода может растворяться в плазме крови и переноситься к тканям. Однако способность кислорода растворяться в плазме ограничена. Только у рыб Антарктиды (сем. *Chaenichthyda*) кислород переносится плазмой крови, поскольку кровь этих рыб и некоторых других видов лишена гемоглобина. У остальных животных транспорт кислорода осуществляется в основном дыхательными белками крови (Bonaventura, Bonaventura, 1980; Bonaventura, Wood, 1980; Хочачка, Сомеро, 1988; Hochachka, Somero, 2002). Для сравнения способности дыхательных белков связывать кислород следует отметить, что концентрация кислорода в растворенном состоянии в крови млекопитающих составляет только 0,2 мл на 100 мл крови, тогда как содержание кислорода, обратимо связанного с гемоглобином, составляет у млекопитающих около 20 мл на 100 мл крови (Шмидт-Ниельсен, 1982). Таким образом, доля растворенного в плазме крови кислорода незначительна.

1. КИСЛОРОДНАЯ ЕМКОСТЬ КРОВИ

Основной интегральной характеристикой способности крови переносить кислород к тканям и органам является ее кислородная емкость — наибольшее возможное содержание кислорода в оксигенированной крови. Кислородная емкость крови пропорциональ-

на содержание в ней дыхательных белков (гемоглобина или других пигментов). В подобных расчетах необходимо вычитать кислород, физически растворенный в плазме. Кислородная емкость крови значительно отличается у разных животных. Наибольшие значения этого показателя свойственны крови птиц и млекопитающих (от 15 до 20%). Однако некоторые ныряющие млекопитающие имеют еще более высокий показатель кислородной емкости крови. У пойкилотермных позвоночных, а также у беспозвоночных этот показатель существенно ниже (Проссер, 1977; Bonaventura, Wood, 1980; Хочачка, Сомеро, 1988; Hochachka, Somero, 2002) (табл. 12).

ТАБЛИЦА 12. Дыхательные функции крови (парциальное давление кислорода и кислородная емкость крови) некоторых животных. Приведены величины для цельной крови при физиологических условиях рН или P_{CO_2} и температуры, если не указаны другие условия (Проссер, 1977)

Животное	P (P_{O_2}) мм рт. ст.	Кислородная емкость мл O_2 на 100 мл крови
1	2	3
Млекопитающие		
Человек		
взрослый	27–30	14,4
плод	20	8,4
Шимпанзе	26,4	17,4
Коза	32,2	14,2
Лев	42	19
Кошка	36,2	15
Тюлень (<i>Cystophora</i>)	24	36
Тюлень обыкновенный	31	29,3
Морская выдра	30,8	21,3
Морской котик	29,7	19
Ехидна	19,5	19
Птицы		
Курица		
взрослая	58	
17-дневный эмбрион	31,3	10,3
Пингвин Адели	34,4	22,4

ТАБЛИЦА 12 (продолжение)

1	2	3
Гусь	45	
Утка	54	
Рептилии		
<i>Crocodylus</i>	38	8-10
<i>Alligator</i>	28	6,7
<i>Eumeces</i>	19	12,5
<i>Iguana</i>	51	10,5
Амфибии		
<i>Necturus</i> (жабры)	14,4	6,3
<i>Ampbiuina</i> (жабры, легкие)	27	7,6
<i>Rana catespiana</i>	39	8,1
<i>Rana esculenta</i>		
взрослая	13,2	9,8
головастик	4,6	7,8
Рыбы		
Электрический угорь	12 (0 мм CO ₂ , 18 °C)	19,7
<i>Trematomus</i>	21,5 (0,1 мм CO ₂ , -1,5 °C)	5,3-7,7
Скумбрия	16 (1 мм CO ₂ , 15 °C)	15,7
Карп	5 (1-2 мм CO ₂ , 15 °C)	12,5
<i>Protopterus</i>	10 (6 мм CO ₂ , 25 °C)	6,8
<i>Lepidosiren</i>	10,5 (6 мм CO ₂ , 23 °C)	4,9-6,8
<i>Squalus</i>	17 (0,5 мм CO ₂ , 11 °C)	4,35
Круглоротые		
<i>Muxine</i>	8 (7,5 мм CO ₂ , 25 °C)	1
<i>Petromyzon</i>	14-20	1,2
<i>Ichthyomyzon</i>	17-19 (25 °C)	1
Членистоногие		
<i>Chironomus plumosus</i>	0,39 (12 мм CO ₂)	5,4-11,6
<i>Cyzicus</i>	0,0035 (7,2 мм CO ₂ , 28 °C)	2,3
<i>Triops</i>	6,6 (7,4 мм CO ₂)	3,2
Черви		
<i>Urechis</i>	12,3 (8,6 мм CO ₂ , 19 °C)	2,2-6,7
<i>Glycera</i>	7,0 (7,4 мм CO ₂)	4,1
<i>Lumbricus</i>	6,8 (7,4 мм CO ₂ , 25 °C)	5,1-5,4
<i>Arenicola</i>	4,0 (pH 7,0)	5,0
Круглые черви		
<i>Ascaris</i> (полостная жидкость)	0,05	3

ТАБЛИЦА 12 (окончание)

1	2	3
<i>Nematodirus</i>	0,05	
<i>Nippostrongylus</i>	0,2	
Простейшие		
<i>Paramecium</i>	0,6	
Хлорокруорин		
<i>Spirographis</i>	1,65	
<i>Sabella</i>	27 (7,7 мм CO ₂ , 20 ⁰ C)	
Гемоэритрин		
<i>Sipunculus</i>	8	
<i>Golfingia</i>	6,9 (6,3 мм CO ₂ , 20 ⁰ C)	
Гемоцианин		
Речной рак	1,6	3,1
Краб <i>Cardisoma</i>	3,5 (25 ⁰ C)	2,9
Скорпион <i>Heterometrus</i>	16,5	1,8
Мечехвост <i>Limulus</i>	11 (0 мм CO ₂ , 23 ⁰ C)	0,7–2,7
Гамарус <i>Homarus</i>	14 (0 мм CO ₂ , 25 ⁰ C)	1,3
Улитка <i>Busycon</i>	15 (0 мм CO ₂ , 23 ⁰ C)	2,1–3,3
Хитон <i>Chiton</i>	20–26	1,3
Осьминог <i>Octopus</i>	15 (0,4 мм CO ₂ , 11 ⁰ C)	3,1
Каракатица <i>Sepia</i>	36 (0 мм CO ₂ , 23 ⁰ C)	3,8–4,5

В табл. 12 приведены данные по парциальному давлению кислорода и кислородной емкости крови, содержащей разные дыхательные пигменты (гемоглобин позвоночных и беспозвоночных, хлорокруорин, гемоэритрин, гемоцианин). Способность каждого из этих пигментов связывать кислород отличается. Однако не меньшее влияние на показатели кислородной емкости, как следует из представленных выше данных, оказывают особенности образа жизни тех или иных организмов (Проссер, 1977; Шмидт-Ниельсен, 1982; Hochachka, Somero, 2002). Различные величины кислородной емкости крови определяются в значительной степени особенностями структуры дыхательных белков (Bonaventura, Wood, 1980; Хочачка, Сомеро, 1988).

Своеобразные адаптации дыхательных белков, связанные с их кислородной емкостью, характерны для птиц в условиях высокогорья. Многие птицы, совершая достаточно длительные перелеты

через Анды, Гималаи или Тибет, находятся на предельных для живых существ высотах, и у этих животных сформировался ряд метаболических адаптаций. Механизмы некоторых из них установлены на молекулярно-генетическом уровне. В частности, для этих птиц характерна необычайно высокая кислородная емкость крови. У горных и андских гусей, которые совершают перелеты через Анды, произошли мутации, приведшие к аминокислотным заменам в гемоглобине (Weber et al., 1993). Эти замены влияют на степень сродства гемоглобина к кислороду. Следствием этих замен аминокислот (в позициях альфа 119-Ala и бета 55-Ser) стало исчезновение контакта между субъединицами в молекуле гемоглобина, которое привело к увеличению сродства к кислороду.

2. ДЫХАТЕЛЬНЫЕ БЕЛКИ

Как уже отмечалось, кислородная емкость крови, столь существенно отличающаяся у разных животных, определяется в значительной мере особенностями структуры и функционирования дыхательных белков. Функцию специфических переносчиков кислорода у тех или иных групп животных выполняют несколько типов специфических дыхательных белков (Проссер, 1977; Bonaventura, Bonaventura, 1980; Bonaventura, Wood, 1980; Шмидт-Ниельсен, 1982; Шилов, 1985; Хочачка, Сомеро, 1988; Hochachka, Somero, 2002). Каждый из типов дыхательных белков отличается по своему эволюционному происхождению, обладает полиморфизмом в отношении своей структуры и способности переносить кислород при его различном содержании в среде. Однако и внутри каждого типа дыхательных белков отмечены заметные различия молекулярной структуры и функциональных особенностей.

Типы дыхательных белков

Основным дыхательным белком крови у животных является **гемоглобин**. У беспозвоночных, помимо гемоглобинов, выявлены специфические для этих животных **гемоцианины** и **гемоэритрины**. У некоторых беспозвоночных дыхательную функцию крови выполняет **хлорокруорин** — пигмент, близкий по аминокислотному составу к гемоглобину беспозвоночных (Проссер, 1977;

Bonaventura, Wood, 1980). У позвоночных дыхательную функцию выполняют гемоглобины. Следует отметить важное значение **миоглобина**, запасающего кислород в мышцах.

Наличие у беспозвоночных нескольких типов дыхательных белков имеет важное адаптивное значение. В табл. 13 представлены данные о молекулярной структуре и некоторых функциональных свойствах основных дыхательных белков (Bonaventura, Bonaventura, 1980; Bonaventura, Wood, 1980; Хочачка, Сомеро, 1988; Hochachka, Somero, 2002) (табл. 13).

Гемоэритрин — железосодержащий дыхательный белок, обнаружен у приапид, кольчатых червей, плеченогих, сипункулид. Молекулярная масса субъединицы гемоэритринов у разных групп беспозвоночных отличается мало, однако количество субъединиц колеблется значительно (Bonaventura, Bonaventura, 1980; Bonaventura, Wood, 1980). Содержание железа в молекуле этого дыхательного белка примерно в три раза выше, чем у гемоглобина. Железо связано непосредственно с белком, поскольку порфирина в гемоэритрине нет. Этот дыхательный белок локализован не только в сосудистой системе, но и в целомической жидкости, как это было показано на примере сипункулиды *Dendrostomum zosteriocolum* (Проссер, 1977). Следует отметить, что гемоэритрины, локализованные в сосудистой системе и в целомической жидкости сипункулид, отличаются. Сосудистый гемоэритрин переносит кислород от дыхательной поверхности к целому, а гемоэритрин целома служит переносчиком кислорода к тканям. Сосудистый гемоэритрин обладает более высоким сродством к кислороду по сравнению с целомическим.

Медьсодержащие дыхательные белки гемоцианины, обнаруженные у моллюсков и членистоногих, обладают значительным полиморфизмом как в отношении молекулярных масс субъединицы, так и числа субъединиц (табл. 13). Столь выраженный полиморфизм этих белков обеспечивает изменение сродства к кислороду и кислородной емкости крови у организмов, обитающих в различных условиях среды (Проссер, 1977; Хочачка, Сомеро, 1988). Кислородная емкость гемоцианинов, растворенных в гемолимфе, ниже чем у гемоглобинов. Сродство гемоцианинов и гемоэритринов зависит от условий среды, в частности от температуры.

ТАБЛИЦА 13. Структура и свойства дыхательных белков различных животных (Хочачка, Сомеро, 1988)

Свойство	Гемоглобины		Гемоциа- нины	Гемозэрит- рины
	позвоноч- ных	беспозво- ночных		
Распространен- ность	У большин- ства видов (за исключе- нием личинки угрей и некоторых антаркти- ческих рыб)	В отдель- ных типах (простей- шие, плоские и кольчатые черви, моллюски, членисто- ногие, иглокожие)	Моллюс- ки, членисто- ногие	Сипункули- ды, плечено- гие, приапу- лиды, кольчатые черви
Участки связывания кислорода	1 гем : O ₂	1 гем : O ₂	2 Cu : O ₂	2 Fe : O ₂
Цвет оксигенирован- ной формы	Красный	Красный	Голубой	Пурпурно- розовый
Цвет дезоксигениро- ванной формы	Пурпурно- красный	Пурпурно- красный	Бесцвет- ный	Бледно- желтый
Молекулярная масса субъединицы	17 500	12 000– 400 000	70 000– 75 000 (членисто- ногие) 35 000 (моллюски)	12 800– 14 400
Число субъединиц	4	До 180	6–48 (членисто- ногие, 20 (моллюски)	3–8

Железосодержащий зеленый дыхательный белок хлорокруорин, обнаруженный в крови некоторых червей (сабеллид и серпулид), характеризуется очень большими размерами. Молекулярная масса этого белка у *Serpula* и *Sabella* составляет 3 000 000, у *Spirographis* 2 750 000. У *Spirographis* молекула хлорокруорина

содержит 80 гемов (Проссер, 1977). Следует отметить, что этот дыхательный белок обладает низким сродством к кислороду и приспособлен для переноса кислорода при его высоких напряжениях.

У беспозвоночных дыхательные белки представлены также гемоглобинами, которые отличаются от аналогичного белка у позвоночных молекулярной массой субъединицы и субъединичным составом. Таким образом, гемоглобины беспозвоночных характеризуются большей степенью полиморфизма по сравнению с этими белками у позвоночных (Bonaventura, Wood, 1980; Hochachka, Somero, 2002).

Для эффективного функционирования дыхательных белков важное значение имеет их локализация. У некоторых животных дыхательные белки растворены в плазме крови, тогда как у других они локализованы в клетках. У большинства беспозвоночных дыхательные белки растворены в плазме, тогда как у позвоночных и у некоторых беспозвоночных они находятся в клетках. В табл. 14 представлены данные о локализации дыхательных белков у разных животных.

ТАБЛИЦА 14. Локализация и молекулярная масса дыхательных белков у разных животных (Шмидт-Ниельсен, 1982)

Дыхательные белки	В клетках		В плазме крови	
	Животные	Молекулярная масса	Животные	Молекулярная масса
1	2	3	4	5
Гемоглобин	Млекопитающие	68 000	Олигохеты	
			<i>Lumbricus</i>	2 946 000
	Птицы	68 000	Полихеты	
			<i>Arenicola</i>	3 000 000
			<i>Serpula</i>	3 000 000
	Рыбы	68 000	Моллюски	
			<i>Planorbis</i>	1 539 000
Круглоротые			Насекомые	
			<i>Lampetra</i>	19 100
			<i>Myxine</i>	23 100
			Полихеты	
	<i>Notomastus</i>	36 000		

ТАБЛИЦА 14 (окончание)

1	2	3	4	5
	Иглокожие			
	<i>Thyone</i>	23 600		
	Моллюски			
	<i>Arca</i>	33 600		
	Насекомые			
	<i>Gastrophilus</i>	34 000		
Хлорокруорин			Полихеты	
			<i>Spirographis</i>	3 400 000
Гемозритрин	<i>Sipunculus</i>	66 000		
	<i>Phascolosoma</i>	120 000		
Гемоцианин	Моллюски		(Головоногие)	
	<i>Helix</i>	6 680 000	<i>Rossia</i>	3 316 000
			<i>Octopus</i>	2 785 000
			<i>Eledone</i>	2 791 000
			Членистоногие	
			<i>Limulus</i>	1 300 000
			(Ракообразные)	
			<i>Pandalus</i>	397 000
			<i>Palinurus</i>	447 000
			<i>Nephrops</i>	812 000
			<i>Homarus</i>	803 000

Следует отметить, что у некоторых беспозвоночных перенос кислорода осуществляется двумя типами дыхательных белков. Например, у моллюсков это гемоцианин (в гемолимфе) и миоглобин (в мышцах). Транспорт кислорода у *Potamilla* в крови осуществляет хлорокруорин, а в мышцах — гемоглобин. В крови *Serpula* содержится как хлорокруорин, так и гемоглобин. Таким образом, наличие нескольких типов дыхательных белков, отличающихся степенью сродства к кислороду, их полиморфная структура внутри каждого типа и различная локализация позволяют животным осуществлять эффективное снабжение кислородом в самых разнообразных часто малопривычных условиях среды.

Гемоглобин позвоночных

Наиболее детально структура и функции дыхательных белков, а также их роль в механизмах переноса кислорода кровью, изучены

на примере гемоглобинов позвоночных животных. Молекулярная структура гемоглобинов позвоночных (от первичной структуры до четвертичной) исследована досконально. Выявлены детали конформационных превращений структуры семейства этих белков в процессе оксигенации (Perutz, 1970; Ohe, Kajita, 1980). Обратимые конформационные изменения структуры гемоглобина в ходе оксигенации определяют эффективность переноса кислорода гемоглобинами крови (Проссер, 1977; Хочачка, Сомеро, 1988).

Гемоглобин позвоночных является тетрамером и состоит из двух идентичных α -субъединиц и двух идентичных β -субъединиц. Каждая субъединица содержит по одному гему, соединенному с белком. Содержание железа в гемоглобине млекопитающих составляет 0,336% (у человека в норме — 0,318%), а гем — 4% общей массы. В норме железо находится в закисной форме. Процесс оксигенации гемоглобина состоит в обратимом присоединении кислорода к закисному железу. Эффективность оксигенации зависит от парциального давления кислорода в среде (P_{O_2}). Таким образом, эффективность переноса кислорода с кровью от органов дыхания к клеткам и тканям определяется эффективностью оксигенации и, в конечном счете, зависит от парциального давления кислорода (Проссер, 1977).

Оксигенация (как присоединение, так и отдача кислорода) сопровождается конформационными изменениями структуры гемоглобина. Речь идет, прежде всего, об изменении расстояния между субъединицами (цепями) этой молекулы. Было показано, что расстояние между двумя реактивными остатками цистеина в β -цепях в дезоксигенированном гемоглобине составляет 37,6 Å, а при оксигенации уменьшается до 30 Å. Это изменение расстояния связано с изменением положения β -цепей по отношению к α -цепям (Muirhead et al., 1957). При связывании гемоглобина с кислородом наблюдается положительное гомотропное взаимодействие, т.е. при связывании с гемоглобином первой (из четырех) молекул кислорода четвертичная структура белка меняется таким образом, что связывание последующих молекул кислорода облегчается (Perutz, 1970).

Множественность форм гемоглобинов в разных условиях среды и взаимосвязь с особенностями переноса кислорода кровью детально изучена на примере гемоглобинов рыб, в частности, лососевых и чукучановых (Brunori, 1975; Giles, Randal, 1980; Хочачка, Сомеро, 1988). На примере лососевых (форель *Salmo irideus*) было обнару-

жено четыре формы гемоглобина (Hb-I, Hb-II, Hb-III, Hb-IV) отличающихся по электрофоретической подвижности и по таким функциональным особенностям как взаимодействие с модуляторами. Такие модуляторы как глицерофосфат, АТР, ГТР, Ca^{2+} , Mg^{2+} вызывают обратимые конформационные изменения гемоглобинов, влияющие на функциональные свойства этих белков, прежде всего, на эффективность связывания кислорода (Brunori, 1975).

При сравнении свойств разных изоформ гемоглобинов форели, прежде всего Hb-I и Hb-IV, видны значительные отличия в отношении основных функциональных характеристик: эффекта Бора, чувствительности к АТР, теплоты оксигенации, а также эффекта Рута (Brunori, 1975) (табл. 15).

ТАБЛИЦА 15. Некоторые свойства гемоглобинов форели
Salmo irideus (Brunori, 1975)

Функциональные свойства	Форма Hb-I	Форма Hb-IV
Кооперативность при связывании кислорода	Есть	Есть
Эффект Бора	Нет	Есть
Отношение к АТР	Нечувствительна	Чувствительна
Теплота оксигенации	Очень низкая	Средняя
Эффект Рута	Нет	Есть

Из этой таблицы следует, что форма Hb-I не обладает способностью к гетеротропному взаимодействию с лигандами, тогда как форме Hb-IV присущи такие взаимодействия.

Обнаруженные различия между этими формами гемоглобинов свидетельствуют о том, что форме Hb-IV свойственно более эффективное высвобождение кислорода в тканях, а также перенос кислорода в плавательный пузырь. Это означает, что форма Hb-IV хорошо приспособлена для функционирования в теле быстроплавающих рыб с плавательным пузырем, тогда как форма Hb-I функционирует у рыб при частых колебаниях температуры среды, поскольку связывание ее не зависит от внешней температуры. Форма Hb-I способна выполнять дублирующую роль в ситуациях, когда снижена эффективность Hb-I, как это бывает при быстром плавании. Известно, что при быстром плавании в белых скелетных мышцах происхо-

дит накопление избытка лактата, приводящее к уменьшению рН крови и затруднению связывания кислорода с формой Hb-IV, тогда как форма Hb-I не чувствительна к колебаниям рН крови и поэтому может функционировать вместо Hb-IV. Следовательно, форму Hb-I, составляющую у форели 35% всего гемоглобина, можно рассматривать в качестве «дублирующей» или «аварийной» формы, функционирующей при утрате эффективности формы Hb-IV (Brunori, 1975; Giles, Randall, 1980; Хочачка, Сомеро, 1988; Hochachka, Somero, 2002).

В крови животных и человека на ранних этапах онтогенеза обнаружен особый вид гемоглобина — фетальный гемоглобин (HbF), отличающийся от гемоглобина взрослых животных по степени сродства к кислороду, а также по ряду структурных характеристик, в частности, по электрофоретической подвижности и чувствительности к различным модуляторам (Kunzer, 1957; Giles, Randall, 1980; Hochachka, Somero, 2002). Основой этих различий служат структурные особенности взрослого и фетального гемоглобина. Последний состоит из двух α -цепей и двух γ -цепей, специфических для HbF. Фетальный гемоглобин выявлен в пуповинной крови взрослого человека, а у 20-дневного человеческого плода обнаружен эмбриональный или «примитивный» гемоглобин (HbP) (Kunzer, 1957). Эти формы гемоглобинов обладают более высоким сродством к кислороду по сравнению с гемоглобином взрослых людей, и данная особенность позволяет им конкурировать за кислород с гемоглобином материнской крови. На рис. 3 представлены кривые диссоциации для крови беременной козы и плода. Видно, что кислородная емкость крови плода заметно выше, чем матери.

В крови мальков рыб (кижуча *Oncorhynchus kisutch*) также найден специфический гемоглобин, отличающийся по своим свойствам от гемоглобина взрослых рыб (Giles, Randall, 1980). Для гемоглобина малька характерны ярко выраженный эффект Бора, низкая величина P_{50} и очень высокая теплота оксигенации. Специфическая форма гемоглобина была найдена также в крови головастиков. Особые формы гемоглобинов, экспрессирующиеся на ранних стадиях, позволяют оптимизировать процессы газообмена на разных этапах индивидуального развития.

Следовательно, степень сродства гемоглобинов к кислороду существенно меняется в зависимости от условий, в которых происходит оксигенация, прежде всего, в зависимости от температуры и рН. Показано, что сродство гемоглобина к кислороду меняется достаточно

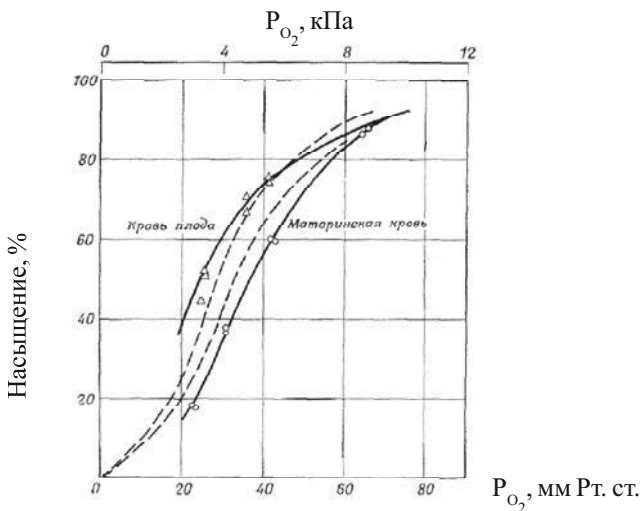


Рис. 3. Кривые диссоциации оксигемоглобина крови беременной козы и плода (Шмидт-Нильсен, 1982)

значительно в зависимости от кислородного режима водоемов. У рыб, живущих в хорошо аэрируемой воде, это сродство ниже, чем у обитателей водоемов с низким содержанием кислорода. Следовательно, дыхательные свойства крови (сродство гемоглобина к кислороду) коррелируют с кислородным режимом водоемов, в которых живут те или иные виды гидробионтов (Строганов, 1962; Просер, 1977; Хочачка, Сомеро, 1988; Шилов, 1985).

Наряду с рассмотренными выше гемоглобинами у рыб имеются другие формы этих молекул, нечувствительные к рН и органическим фосфатам. У многих рыб с высокой двигательной активностью (*Catostomus clarkii*), обитающих в быстрых ручьях, обнаружены гемоглобины, аналогичные Hb-I форели. Однако у менее активных представителей другого подрода (*Pantosteus*), населяющих тихие пруды, эта форма не обнаружена (Хочачка, Сомеро, 1988).

Таким образом, наличие в крови животных нескольких типов дыхательных белков, а также значительный полиморфизм их структуры и функциональных свойств внутри каждого типа, обеспечивают и водным и наземным животным необходимую кислородную емкость крови, достаточную для существования даже в неблагоприятных кислородных условиях.

ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ МЕТАБОЛИЗМ И ТЕМПЕРАТУРА СРЕДЫ

1. ОСНОВНЫЕ БИОХИМИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ ОРГАНИЗМОВ К ТЕМПЕРАТУРЕ СРЕДЫ

Обитание видов при различных температурах окружающей среды привело к формированию комплекса адаптационных механизмов, обеспечивающих их существование в самых разных условиях, часто далеких от комфортных. Комплекс этих механизмов сформировался на разных уровнях организации: от биохимического до экосистемного. Анализ данных механизмов на биохимическом и физиологическом уровнях позволяет выделить несколько основных принципов температурных адаптаций, общих для всех организмов (Хочачка, Сомеро, 1977, 1988; Шилов, 1985; Озернюк, 1992, 2000, 2003; Hochachka, Somero, 2002).

У пойкилотермных животных адаптационные механизмы функционируют в основном на молекулярном уровне и направлены они на изменение метаболических параметров клеток и тканей в широком диапазоне температур, тогда как у гомойотермных эти механизмы сосредоточены прежде всего на физиологическом уровне и связаны с поддержанием постоянства температуры тела и особенностями терморегуляции у животных, обитающих в разных температурных условиях (Иванов, 1972, 1990, 2001, 2004; Слоним, 1984, 1986; Шмидт-Ниельсен, 1982; Шилов, 1985). Особенности реагирования на температурные воздействия у гомойотермных животных более специализированы и дают больше возможностей для совершенствования регуляторных механизмов в процессе эволюции, хотя они требуют огромных энергозатрат.

Каковы биохимические механизмы приспособления видов к обитанию в различных температурных условиях? Адаптации к низким

и высоким температурам среды обеспечиваются в основном разными механизмами. Однако, некоторые основополагающие принципы адаптации имеют общую природу. Прежде всего, это мутационный процесс, приводящий к аминокислотным заменам, которые меняют степень гибкости и следовательно, стабильности молекул белков при разных температурах (Александров, 1975, 1985; Хочачка, Сомеро, 1977, 1988; Argos et al., 1979; Privalov, 1979, 1982; Jaenicke, 1991; Macedo-Ribeiro et al., 1996; Озернюк, 2000, 2003; Hochachka, Somero, 2002).

Белки и в первую очередь ферменты, способны выполнять свои функции при определенной степени внутримолекулярной гибкости. Чрезмерная гибкость или избыточная жесткость не позволяет ферментам эффективно функционировать в качестве катализаторов биохимических реакций. Поэтому в процессе эволюции сформировались механизмы, приводящие к аминокислотным заменам, которые позволяют поддерживать достаточно постоянный уровень жесткости молекул белка в разных температурных условиях. При обитании в течение многих поколений при низких температурах среды, когда степень жесткости белков возрастает, аминокислотные замены направлены на увеличение гибкости этих молекул, тогда как при высоких температурах наблюдается противоположная ситуация: замены аминокислот приводят у уменьшению гибкости белков (Holland et al., 1997; Fields, Somero, 1998).

Было установлено, что увеличение гибкости белков у организмов, обитающих при низких температурах, происходит при заменах пролина на аланин, тогда как для уменьшения гибкости необходима замена аланина на пролин. Влияние характера аминокислотных замен на уровень гибкости белка и его функциональные свойства было продемонстрировано на примере лактатдегидрогеназы (ЛДГ) из мышц рыб, обитающих в умеренных и антарктических широтах (Holland et al., 1997; Fields, Somero, 1998; Hochachka, Somero, 2002).

Для нормальной жизнедеятельности пойкилотермных организмов в широком диапазоне температур необходимо поддержание определенной степени вязкости мембранных липидов (гомеостаза вязкости). Множество белков (прежде всего ферментов), локализованных в мембранных структурах клетки, проявляют свою биологическую активность только при определенной степени вязкости

липидного бислоя мембран. От агрегатного состояния липидной фазы мембран зависит эффективность функционирования мембранных ферментов, регуляция ионного транспорта через эти структуры, синаптическая передача и некоторые другие процессы (Sinensky, 1974; Бергельсон, 1975; Cossins, Prosser, 1978; Крепс, 1981; Сидоров, 1983; Хочачка, Сомеро, 1988).

Агрегатное состояние мембранных липидов (степень их вязкости) и температура их плавления определяется соотношением насыщенных и ненасыщенных жирных кислот. Их синтез, а следовательно и соотношение регулируется при помощи ряда факторов среды, прежде всего, температуры, а также гидростатического давления (Сидоров, 1983; Хочачка, Сомеро, 1988). В.С. Сидоровым и его коллегами (Сидоров, 1983) было показано наличие взаимосвязи между температурой обитания рыб и жирнокислотным составом их клеточных мембран: по мере понижения температуры обитания животного увеличивается доля полиненасыщенных жирных кислот в мембранных липидах, что приводит к уменьшению вязкости мембран.

Низкие температуры. Помимо общих механизмов температурных адаптаций, изложенных выше, существует ряд специфических для каждой из температур приспособительных механизмов. Одним из важных механизмов, обеспечивающих эффективность энергетического метаболизма при низких температурах, является понижение энергии активации Арпениуса (E_a) (Johnston, Walesby, 1977; Somero, Siebenaller, 1979; Хочачка, Сомеро, 1988). Этот механизм компенсирует снижение уровня метаболизма при низких температурах обитания.

Еще один компенсаторный механизм, повышающий эффективность энергоснабжения у животных полярных широт, связан с увеличением уровня их дыхания.

Эта зависимость продемонстрирована для многих пойкилотермных: ракообразных, моллюсков, рыб и амфибий (Scholander et al., 1953; Bullock, 1955; Carlisle, Cloudsley-Thompson, 1968; Brett, 1972; Wallace, 1973; Campbell, Deviers, 1975; Fitzpatrick, Brown, 1975; Озернюк и др., 1993; Владимирова, Зотин, 1994; Озернюк, Буглакова, 1997; Зотин, Озернюк, 2002). Более высокий уровень дыхания у обитателей полярных широт связан с увеличением концентрации митохондрий в скелетных мышцах этих животных (Dunn, 1988).

Наконец важнейший специфический механизм адаптации к отрицательным температурам среды связан с биологическими антифризами — группой соединений, предотвращающих образование внутриклеточных кристаллов льда. В эту группу входят высокомолекулярные антифризы — пептиды и гликопротеины (Duman, 1977, 1979, 1980; Van Voorhies et al., 1978; DeVries, 1980, 1982), глицерин, сорбит и манит (Patterson, Duman, 1979; Duman, 1979), а также некоторые другие вещества, присутствующие в жидкостях тела. Если пептидные и гликопротеиновые антифризы препятствуют росту внутриклеточных микрокристаллов льда, то глицерин и сорбит заменяют в клетках воду, которая у многих видов в холодное время года выводится во внеклеточные пространства, где кристаллообразование менее опасно.

Высокие температуры. У организмов, обитающих при высоких температурах, сформировался комплекс специфических приспособительных механизмов, которые обеспечивают существование пойкилотермных в очень широком температурном диапазоне. Специфические механизмы защиты от высоких температур в наибольшей степени представлены у термофильных видов, обитающих при температурах в районе 90 °С и выше. У этих организмов термостабильность белков и белковых комплексов регулируется полиаминами (Oshima, 1979). У термофильных бактерий аппарат синтеза белка защищен от денатурации несколькими полиаминами. У термофильных организмов отмечена повышенная термостабильность тРНК, обусловленная более высоким содержанием гуанина и цитозина (Oshima, 1979). Эти основания обладают большей термостабильностью по сравнению с аденином и уридином.

Защита организма от последствий резкого увеличения температуры среды осуществляется при помощи белков теплового шока. Эта гетерогенная группа белков, называемая также стрессорными, синтезируется в клетках в ответ на тепловой шок и другие внешние воздействия (гипоксия, химические соединения — этанол, мышьяковистокислый натрий и др.) (Ritossa, 1962; Ashburner, Bonner, 1979; Adams, Rinne, 1982; Brown et al., 1982; Currie, White, 1983; Lindquist, 1986; Евгенийев и др., 1987; Feder, Hofmann, 1999). Белки теплового шока обнаружены практически во всех организмах от бактерий до человека. Синтезу этих белков в клетке предшествует активация генов теплового шока, которая наблюдается в достаточ-

но узком интервале температур (Лозовская и др., 1982; Евгеньев и др. 1987).

Эти белки выполняют защитную функцию, а также участвуют в репарации клеток после теплового повреждения. Предварительное прогревание клеточных культур повышает их теплоустойчивость (Arrigo, 1980; Loomis, Wheller, 1980). Еще одна функция белков теплового шока, принадлежащих к группе шаперонов и шаперонинов, связана с контролем процесса сборки белков (фолдинга). При резком увеличении температуры происходит нарушение сборки белков. При этом образуются интермедиаты с нарушенной пространственной структурой, которые инактивируются при помощи шаперонов. Следует отметить, что функции многочисленного семейства белков теплового шока во многом остаются не выясненными.

2. УРОВЕНЬ ДЫХАНИЯ И ТЕМПЕРАТУРА СРЕДЫ У ПОЙКИЛОТЕРМНЫХ

Влияние температуры на уровень дыхания животных: количественное описание

Влияние температуры на скорость различных биохимических процессов и, в частности, энергетического метаболизма предмет интереса многих исследователей (Ege, Krogh, 1914; Krogh, 1916, 1941; Аррениус, 1925; Вант-Гофф, 1936; Krogh, 1941; Винберг, 1956, 1983; Ивлева, 1972, 1981; Сущеня, 1972; Алимов, 1975; Медников, 1977; Озернюк, 1985, 1992, 2000; Озернюк и др. 1993; Озернюк, Леянова, 1997; Владимирова, Зотин, 1985; Зотин, 1988). Основная причина этого интереса — достаточно строгий количественный характер температурной зависимости основных энергетических процессов, прежде всего, интенсивности дыхания. Характер этих зависимостей имеет сходный вид для большинства пойкилотермных животных от простейших до рептилий (Винберг, 1956, 1983; Ивлева, 1972, 1981; Сущеня, 1972; Зотин, 1988). Первые попытки применения уравнения Аррениуса (Аррениус, 1925) и коэффициента Вант-Гоффа (Вант-Гофф, 1936) показали, что они могут успешно использоваться для описания температурной зависимости биологических процессов.

Один из наиболее распространенных подходов количественного описания температурной зависимости скорости химических, а за-

тем и метаболических процессов, предложен Вант-Гоффом и имеет вид:

$$v_2 = v_1 Q_{10}^{(t_2 - t_1) / 10}$$

где v_1 и v_2 — скорости процесса при температурах соответственно t_1 и t_2 в °С. Из этой формулы видно, что коэффициент Вант-Гоффа соответствует увеличению скорости процесса при изменении температуры на 10 °С. Однако более детальные исследования температурной зависимости метаболических процессов показали, что коэффициент Вант-Гоффа Q_{10} не является постоянной величиной в зоне физиологических температур, что ограничило применение этого уравнения.

Влияние температуры на скорость процессов метаболизма часто описывают также уравнением Аррениуса, которое Крозье (Crozier, 1926) предложил использовать в биологии. Это уравнение имеет вид:

$$k = Ae^{-E / RT}$$

где k — константа скорости реакции; E — средняя энергия активации молекул; R — газовая постоянная; T — абсолютная температура, A — константа.

Для анализа температурной зависимости биологических процессов используют следующий вид уравнения Аррениуса:

$$V_2 = V_1 e^{-E / R(\frac{1}{T_2} - \frac{1}{T_1})}$$

где V_1 и V_2 — скорости одного и того же биологического процесса при температурах T_1 и T_2 соответственно.

Для описания температурной зависимости энергетического метаболизма (интенсивности дыхания) пойкилотермных организмов чаще всего применяют уравнение А. Крога, который использовал его впервые для анализа зависимости интенсивности дыхания рыб от температуры среды (Ege, Krogh, 1914; Krogh, 1916, 1941). Это уравнение, наиболее удовлетворительно описывающее полученные на пойкилотермных экспериментальные данные, приведенные к одной и той же температуре, равной обычно 20 °С. Данное уравнение имеет вид:

$$qO_2 = k_1 e^{k_2 t}$$

где k_1 и k_2 — константы.

Данное уравнение широко применяется в сравнительной физиологии и биохимии или в приведенной выше форме, или в виде так называемой “нормальной кривой” Круга (Винберг, 1956, 1983; Bartholomew, Tucker, 1963, 1964; Сушня, 1972; Зотин, 1988; Зотин, Зотин, 1999). Таким образом, взаимосвязь энергетических процессов и температуры можно описывать при помощи нескольких уравнений, в зависимости от характера экспериментальных данных, что создает возможности для моделирования метаболических процессов.

Температурный оптимум у рыб, развивающихся при разных температурах среды

Существенным показателем адаптированности животных к условиям среды служат оптимальные температуры развития. Если у гомойотермных определение температурного оптимума не представляет особых трудностей, то у пойкилотермных это достаточно сложно, поскольку изменение температуры среды вызывает соответствующие изменения температуры тела и, как следствие, изменение скорости всех биохимических и физиологических процессов. Существующие методы определения температурного оптимума у пойкилотермных животных достаточно сложны и основываются или на частных критериях или на слишком общих, а, следовательно, недостаточно специфических критериях.

Нами был предложен новый метод определения оптимальных температур развития, основанный на расчете суммарного потребления кислорода (Зотин, Озернюк, 1966; Озернюк, 1985). Речь идет о потреблении кислорода в расчете на продолжительность той или иной стадии развития (в данном случае продолжительность одного деления дробления зародышей) в относительных единицах (t_0), предложенных Т.А. Детлаф (Детлаф, Детлаф, 1960; Детлаф, 2001). Было показано, что зависящее от температуры среды положение минимума суммарного потребления кислорода зародышами разных видов рыб коррелирует с оптимальными температурными условиями развития в природе. Для зародышей холодолюбивой радужной форели температурный минимум K_m , основанный на расчете суммарного потребления кислорода, отмечен в области низких температур (6–8 °С), тогда как для зародышей белуги этот оптимум наблюдается в области более высоких температур (15–16 °С), а для

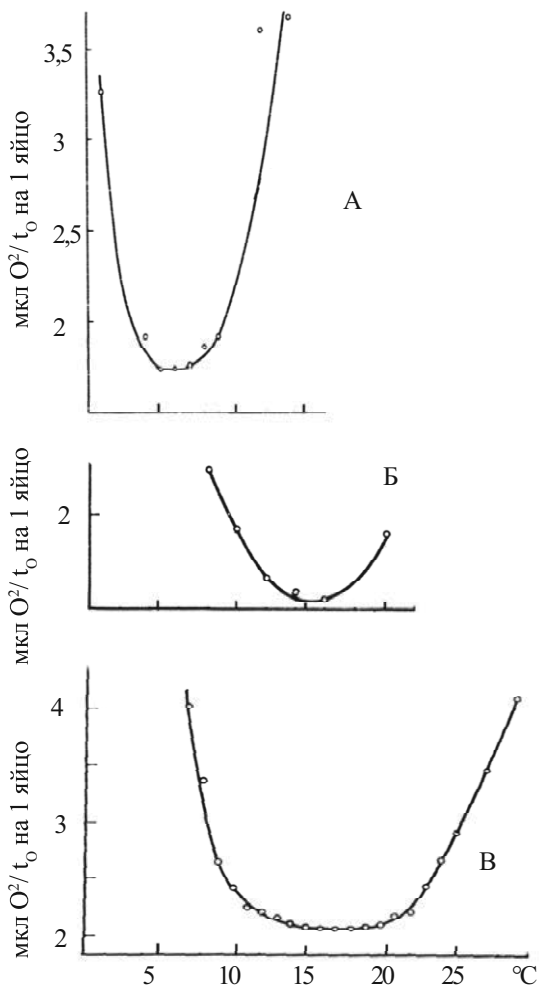


Рис. 4. Температурная зависимость изменений потребления кислорода зародышами радужной форели (А), белуги (Б) и вьюна (В) (Озернюк, 1985; Алексеева, 1987)

вьюна — (16–18 °С) (Зотин, Озернюк, 1966; Озернюк, 1985, 2000) (рис. 4). Следует отметить, что значения температурного оптимума, определяемого данным методом, совпадают с температурами, при которых выживаемость зародышей максимальная.

Подход, основанный на определении суммарного потребления кислорода, был распространен также на зародышей, разные стадии развития которых протекают при различных температурах среды (Озернюк, 1985; Алексеева, 1987; Зиничев, Зотин, 1988). Было показано, что положение температурного минимума суммарного потребления кислорода в период эмбриогенеза лососевых рыб

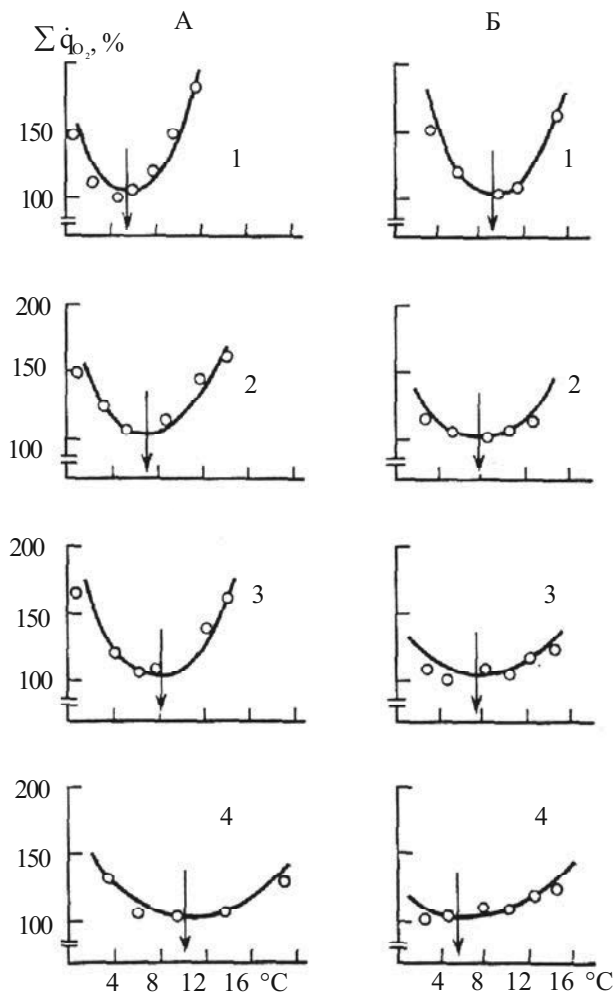


Рис. 5. Суммарное потребление кислорода зародышами радужной форели *Oncorhynchus mykiss* (А) и кеты *Oncorhynchus keta* (Б) при разных температурах (Алексеева, 1987; Зотин, Зиничев, 1988; Озернюк, 1985)

смещается в соответствии изменением температур, при которых протекает развитие этих видов в природе. В частности, эмбриональное развитие радужной форели *Oncorhynchus mykiss* в природных условиях начинается при низких температурах, а завершается при более высоких. В соответствии с этим минимум суммарного потребления кислорода зародышами данного вида рыб на ранних стадиях развития отмечен в области низких температур, а в конце эмбриогенеза — при более высоких температурах (Алексеева, 1987) (рис. 5). У другого вида лососевых — кеты *Oncorhynchus keta*, напротив, эмбриональное развитие начинается при относительно более высоких температурах среды, а завершается при более низких. Температурный минимум суммарного потребления кислорода зародышами кеты смещается в ходе развития в соответствии с дрейфом температур в природе (Зиничев, Зотин, 1988) (рис. 5). У рыб, развивающихся при постоянных температурах среды (на примере вьюна *Misgurnus fossilis*), положение минимума суммарного потребления кислорода в течение эмбриогенеза не меняется (Озернюк, 1985; Алексеева, Озернюк, 1987).

Параболические зависимости суммарного потребления кислорода от температуры свидетельствуют о том, что в зоне минимума (вершина параболы) энерготраты на процессы развития минимальные, тогда как возрастание суммарного потребления кислорода в зоне неблагоприятных температур (дуги параболы) указывает на увеличение затрат энергии на прохождение той или иной стадии развития.

Определение оптимальных температур для зародышей пойкилотермных животных, основанное на измерении суммарного дыхания, было распространено и на более поздние стадии онтогенеза — стадии роста (Озернюк, Прокофьев, 1989; Озернюк, 1992). В этом случае суммарное потребление кислорода рассчитывали на время прироста единицы массы тела (t_w), которое зависит от температуры среды. Суммарное потребление кислорода тиляпиями *Tilapia mossambica* после их 30-суточной инкубации в различных температурных условиях (20, 23, 26, 29, 32 °C) имеет минимальное значение в зоне оптимальной температуры (26 °C), тогда как при более низких и более высоких температурах оно возрастает (рис. 6). Из этих данных следует, что при оптимальных температурах, в отличие от более низких и более высоких, на прирост единицы массы тела

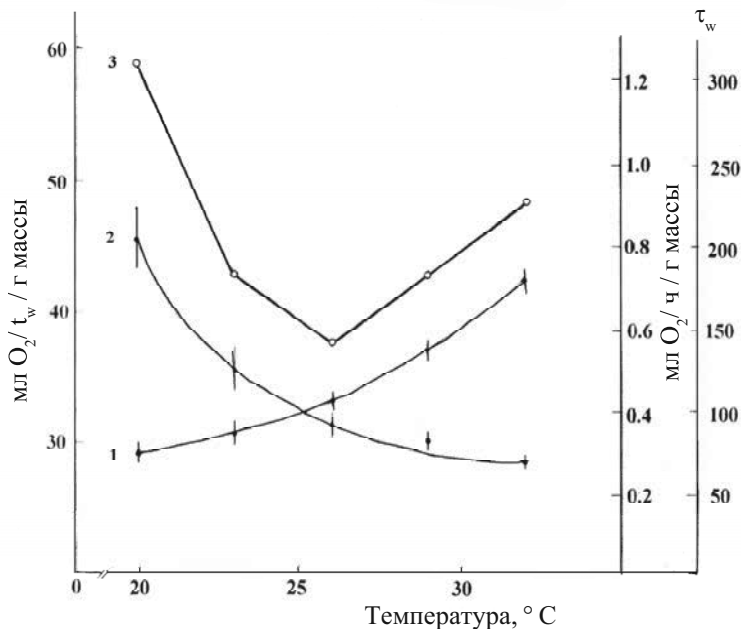


Рис. 6. Суммарное потребление кислорода тилapiaми *Tilapia mossambica* при разных температурах выращивания. 1 — скорость потребления кислорода; 2 — время прироста 0,1 г массы тела; 3 — суммарное потребление кислорода (Озернюк, Прокофьев, 1989)

расходуется минимальное количество энергии, т.е. процессы метаболизма, приводящие к росту массы, протекают наиболее экономно. В области неблагоприятных температур энерготраты на процессы роста возрастают.

Полученные данные о минимальном суммарном потреблении кислорода в зародышах рыб (Зотин, Озернюк, 1966; Озернюк, 1985), а также во время роста этих животных (Озернюк, Прокофьев, 1989), послужили основой для формулирования принципа минимума энерготрат в онтогенезе пойкилотермных. В соответствии с этой концепцией в природных условиях наиболее вероятной траекторией развития являются условия, при которых энерготраты минимальные (Озернюк, 1989, 1992).

3. ОСОБЕННОСТИ ФЕРМЕНТОВ У РЫБ, ОБИТАЮЩИХ В РАЗНЫХ ТЕМПЕРАТУРНЫХ УСЛОВИЯХ

Между температурами обитания пойкилотермных организмов и оптимальными функциональными свойствами ферментов наблюдается корреляция. Настройка функциональных свойств ферментов на максимальную эффективность при температурах обитания вида служит одним из главных механизмов температурных адаптаций метаболизма. Соответствие между температурой обитания животных и максимальной эффективностью ферментативного катализа показано для многих видов животных (Проссер, 1977; Хочачка, Сомеро, 1977, 1988; Coppes, Somero, 1990; Klyachko Ozernyuk, 1994, 1998; Озернюк, 2000, 2003; Hochachka, Somero, 2002). Это означает, что температура обитания пойкилотермных коррелирует с температурой, при которой наблюдается максимальное фермент-субстратное сродство, а также с температурой инактивации ферментов. Корреляция между температурами обитания некоторых видов рыб, живущих в различных температурных условиях, и величиной K_m для ацетилхолинэстеразы из мозга (Хочачка, Сомеро, 1988) показана на рис. 7.

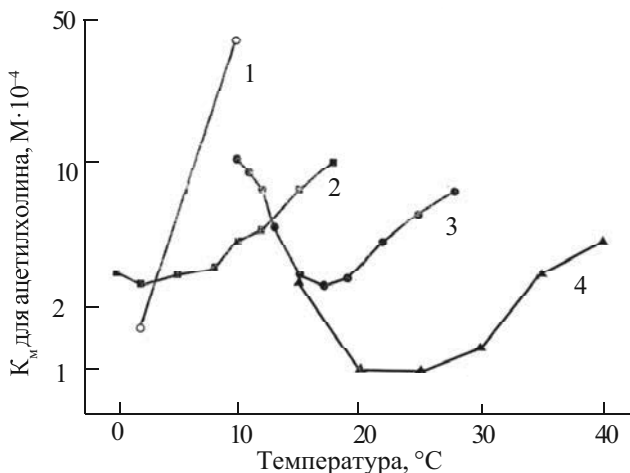


Рис. 7. Влияние температуры на величину K_m у ацетилхолинэстеразы для ацетиламина из головного мозга рыб, обитающих при разных температурах среды: антарктическая рыба *Trematomus* (1); радужная форель, акклимированная к 2 °C (2) и к 18 °C (3); электрический угорь из Амазонии (Хочачка, Сомеро, 1988)

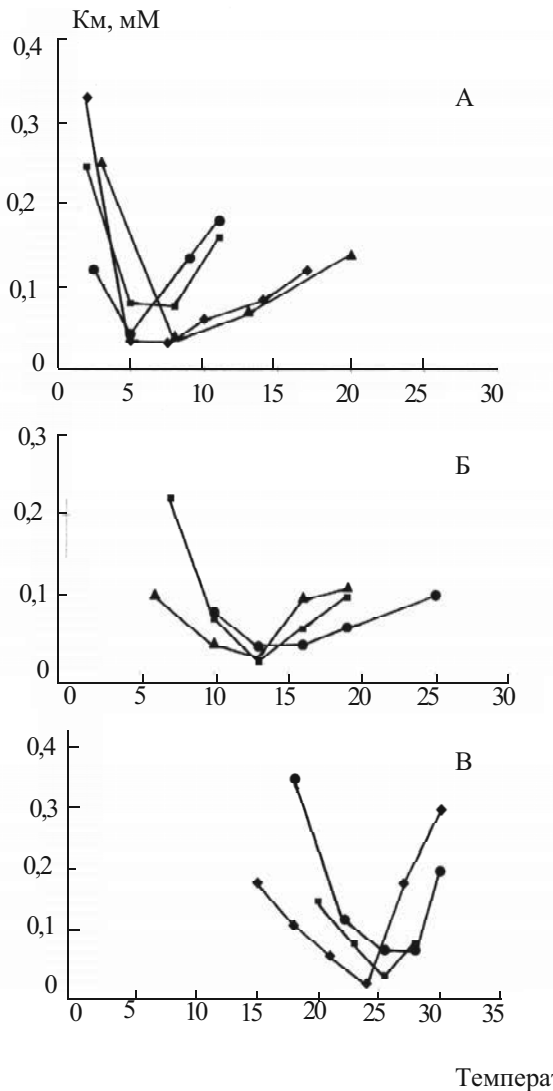


Рис. 8. Температурная зависимость K_m для пирувата у лактатдегидрогеназы из зародышей холодолубивых видов (А): радужной форели (а), атлантического лосося (б), сибирской корюшки (в), байкальского омуля (г); предпочитающих умеренные температуры (Б): сибирского осетра (д), белуги (е), вьюна (ж); теплолюбивых видов (В): золотой рыбки (з), карпа (и), данио (к) (Klyachko, Ozernyuk, 1998)

Данная зависимость, установленная первоначально для взрослых животных, была подтверждена также и на зародышах, развивающихся в природе в разных температурных условиях (Клячко, Озернюк, 1991, 1995; Klyachko, Ozernyuk, 1994, 1998). Изучение корреляции между температурами развития и функциональными свойствами ферментов было выполнено на зародышах рыб (стадия гаструляции). Развивающиеся при низких температурах среды зародыши радужной форели *Oncorhynchus myciss*, атлантического лосося *Salmo salar*, сибирской ряпушки *Coregonus autumnalis migratorius*, демонстрируют минимальную величину K_m у ЛДГ для пирувата при низких температурах (5–8 °С). Для развивающихся при высоких температурах зародышах данио *Danio rerio*, карпа *Cyprinus carpio* и золотой рыбки *Carassius auratus* минимум K_m отмечен в области высоких температур (25–28 °С), тогда как у зародышей рыб, развивающихся в умеренных температурах (вьюн *Misgurnus fossilis*, белуга *Huso huso* и сибирский осетр *Acipenser baeri*), минимальное значение K_m находится в зоне средних температур (13–16 °С) (Клячко, Озернюк, 1995; Klyachko, Ozernyuk, 1998) (рис. 8).

Оказалось, что положение температурного минимума K_m для ЛДГ из зародышей этих видов рыб коррелирует в общем виде с температурами их развития (Клячко, Озернюк, 1995; Klyachko, Ozernyuk, 1998). Данный вывод подтверждает представление о том, что энергетический метаболизм рыб и в частности, функциональные особенности их ферментов, адаптировались в ходе эволюции к температурам обитания. Поскольку этот подход дает возможность судить об оптимальных температурах для функционирования ферментов, его можно использовать в качестве метода определения температурного оптимума развития. Очевидно, что зависящая от температуры величина K_m для тех или иных ферментов отражает общее физиологическое состояние развивающегося организма в различных температурных условиях.

Поскольку метаболизм зародышей рыб, развивающихся при разных температурах среды, адаптирован к различным термальным условиям, то термостабильность белков этих видов рыб должна отличаться. Для анализа этой проблемы были изучены особенности термоинактивации ЛДГ из зародышей рыб, развивающихся при высоких, умеренных и низких температурах среды

(Клячко, Озернюк, 1995; Klyachko, Ozernyuk, 1998). Было показано, что этот фермент из зародышей холодолюбивых радужной форели и атлантического лосося инактивируется при более низких температурах (69 °С), чем из зародышей рыб, обитающих при более высоких температурах (табл. 16).

ТАБЛИЦА 16. Термоинактивация ЛДГ (T_{50})
из зародышей разных видов рыб

Вид	T° термоинактивации (T_{50}), $^{\circ}\text{C}$
Радужная форель	69
Атлантический лосось	69
Сибирский осетр	71
Стерлядь	71
Данио	73,5
Вьюн	75

Кинетика термоинактивации ЛДГ зародышей рыб имеет свои особенности. В частности, фермент из зародышей близкородственных видов имеет одинаковую температуру инактивации (T_{50}). Это относится к радужной форели и атлантическому лососю – представителям рода *Salmo*, а также к стерляди и сибирскому осетру – представителям рода *Acipenser*. Кинетика термоинактивации фермента у этих видов на начальных этапах отличается, что связано вероятно с особенностями диссоциации ЛДГ на субъединицы, но в районе T_{50} кривые термоинактивации совпадают, что можно объяснить сходством их первичной структуры (Клячко, Озернюк, 1995; Klyachko, Ozernyuk, 1998).

Важную информацию об особенностях функционирования ферментов у рыб, обитающих в разных температурных условиях, дает анализ энергетических параметров ферментативной реакции. Энергетические параметры реакций, катализируемых ферментами, свидетельствуют об эффективности функционирования последних. Основной вывод, вытекающий из исследования этой проблемы, состоит в том, что у организмов, живущих при низких температурах, эффективность функционирования ферментов выше по сравнению с обитателями умеренных и тропических широт (Хочачка, Сомеро, 1977, 1988; Somero, Siebenaller, 1979; Озернюк, 1992, 2000;

Ночачка, Somero, 2002). В частности, эффективность функционирования ЛДГ у холодолюбивых рыб *Pagothernia borchgrevionski* и *Sebastolobus alascamus* выше по сравнению с тунцом, предпочитающим высокие температуры, а также кроликом. Сходная зависимость получена для глицеральдегид-3-фосфатдегидрогеназы, гликогенфосфорилазы, глутаматдегидрогеназы, Mg^{2+} - Ca^{2+} -зависимой АТФазы из тканей пойкилотермных и гомойотермных животных.

Определение температурной зависимости энергетических параметров лактатдегидрогеназной реакции в координатах Аррениуса было определено для зародышей разных видов рыб (Клячко, Озернюк, 1995; Klyachko, Ozernyuk, 1998). Зависимость скорости реакции от температуры в координатах Аррениуса была линейной в интервале температур от 3 до 35 °С, но угол наклона этих кривых отличался. Прежде всего, это касается ЛДГ из зародышей радужной форели и атлантического лосося, развивающихся при низких температурах (рис. 9). Для рыб, которые развиваются в умерен-

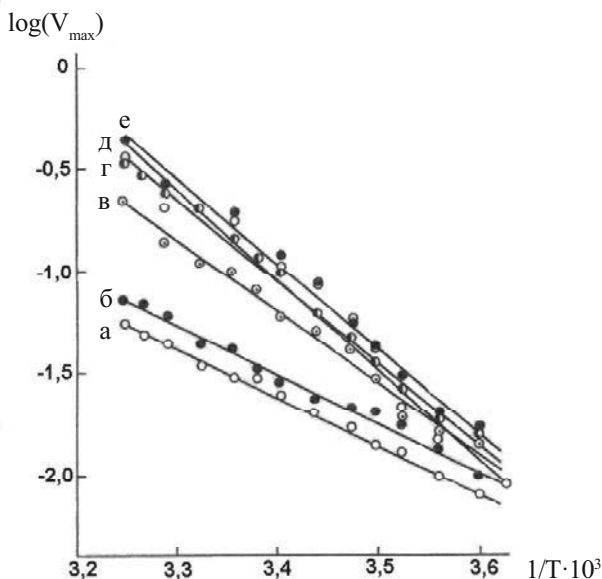


Рис. 9. Зависимость максимальной скорости лактатдегидрогеназной реакции (V_{\max}) от температуры в координатах Аррениуса для зародышей радужной форели (а), атлантического лосося (б), вьюна (в), данио (г), стерляди (д); сибирского осетра (е) (Клячко, Озернюк, 1995)

ных и высоких температурах (стерлядь, сибирский осетр, вьюн, данио), угол наклона этих кривых отличался мало, однако был существенно выше по сравнению с зародышами холодолюбивых рыб. Это важное отличие адаптивного характера было использовано для расчета энергии активации Аррениуса (E_a).

Наиболее низкие значения E_a для ЛДГ из зародышей исследуемых видов характерны для радужной форели и атлантического лосося, тогда как для остальных видов этот показатель отличается мало (табл. 17).

ТАБЛИЦА 17. Энергия активации Аррениуса (E_a) для ЛДГ для зародышей рыб (Klyachko, Ozernyuk, 1998)

Виды	E_a , ккал/моль
Радужная форель	10,77±0.21
Атлантический лосось	10,92±0.33
Сибирский осетр	18,72±1.29
Стерлядь	20,18±1.81
Вьюн	16,17±0.48
Данио	18,63±0.46

Из этих данных следует, что низкие величины энергии активации для ЛДГ у зародышей холодолюбивых рыб следует рассматривать в качестве метаболической адаптации, направленной на поддержание необходимого уровня ферментативного катализа в условиях низких температур, т.е. этот вид адаптаций носит компенсаторный характер, как это было показано и для ферментов взрослых животных, обитающих при разных температурах среды (Somero, Siebenaller, 1979; Хочачка, Сомеро, 1988; Hochachka, Somero, 2002).

ШИРОТНАЯ ЗАВИСИМОСТЬ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО МЕТАБОЛИЗМА

1. ИНТЕНСИВНОСТЬ ДЫХАНИЯ

Анализ широтной зависимости процессов метаболизма, прежде всего энергетического обмена, позволяет выявить многие важные закономерности экологической биохимии и физиологии. Поскольку температура как основной фактор среды, меняющаяся в разных широтах, оказывает существенное влияние на энергетический метаболизм, у обитателей разных широт сформировались специфические механизмы реагирования на температуру. Очевидно, что у пойкилотермных и гомойотермных животных механизмы, определяющие температурную зависимость энергетических процессов, отличаются. Если у пойкилотермных изменение температуры среды, приводящее к изменению температуры тела, вызывает изменение всех биохимических и физиологических параметров, то у гомойотермных основная адаптационная стратегия в этом отношении направлена на поддержание постоянства температуры тела, в которой участвуют как биохимические механизмы, связанные с выработкой тепла, так и физические механизмы теплоизоляции на уровне покровов тела.

Для пойкилотермных свойственна удивительная пластичность метаболических процессов, вызванная изменением температуры среды. Это касается, прежде всего, широкого диапазона изменения структурных и функциональных особенностей ферментов под влиянием температуры. Данный тип реагирования на температурные воздействия менее совершенный и более энергоемкий по сравнению с гомойотермными, у которых все метаболические ресурсы направлены на поддержание температурного гомеостаза. Очевидно, что и широтные зависимости энергетического метаболизма у эти двух групп животных также отличаются.

Пойкилотермные

Широтная зависимость энергетического метаболизма наиболее заметно выявляется при изучении пойкилотермных животных. Интерес к проблемам компенсации энергетического метаболизма у животных, обитающих в полярных широтах, связан, прежде всего, с продолжающимися на протяжении многих лет усилиями обосновать идею низкотемпературной компенсации энергетического обмена животных — одну из наиболее общих и важных закономерностей в экологической биохимии животных. Проблема компенсации возникает при сравнении уровня дыхания водных пойкилотермных животных, обитающих в полярных, умеренных и тропических широтах. Однако еще до этих исследований было ясно, что при температуре воды в Арктике или Антарктиде уровень энергетического метаболизма у животных полярных широт должен быть критически низким, что могло бы привести к дефициту энергии у этих видов и их возможной гибели. Однако в природе этого явления не наблюдается.

Следует отметить, что А. Крог еще в 1916 г. высказал гипотезу о том, что у животных полярных широт относительный уровень энергетического обмена должен быть выше, чем у обитателей умеренных и тропических широт (Krogh, 1916). Этот механизм необходим для преодоления энергетического дефицита у организмов при экстремально низких температурах.

Позднее при сравнении уровня интенсивности дыхания у пойкилотермных животных, обитающих в тропических, умеренных и полярных широтах, было показано, что относительный уровень дыхания возрастает по мере понижения температуры среды, т.е. этот показатель метаболизма увеличивается у обитателей полярных широт. Экспериментальный анализ проблемы температурной компенсации энергетического метаболизма впервые был предпринят П. Шоландером, изучавшим уровень дыхания у тропических и арктических ракообразных (Scholander et al., 1953). В этой работе было установлено, что уровень дыхания у тропических ракообразных, измеренный при температуре обитания (30 °C), существенно выше, чем у арктических видов, измеренной при температуре их обитания (0 °C) при одинаковой массе тела сравниваемых групп животных. Однако если данные, полученные для тропических ракообразных, пересчитать на 0°C, уровень их дыхания будет значительно более низкий, чем для арктических видов (рис. 10).

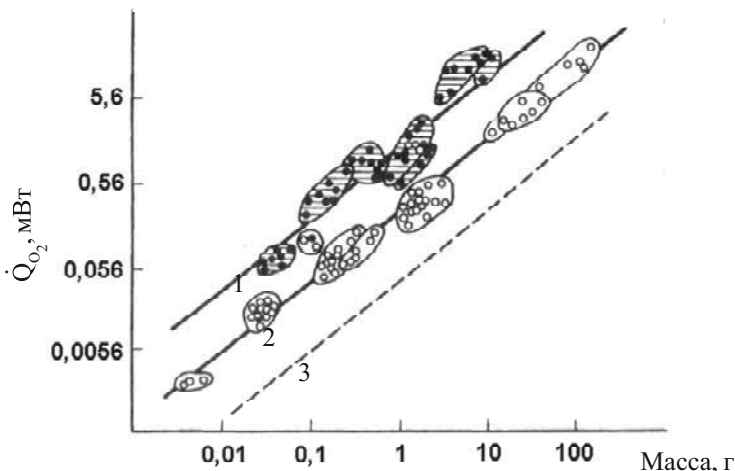


Рис. 10. Скорость потребления кислорода ракообразными: тропические виды при 30 °C (1); арктические виды при 0 °C (2); тропические виды при пересчете дыхания на температуру 0 °C (3) (Sholander et al., 1953)

Данная зависимость, доказывающая идею температурной компенсации дыхания, была подтверждена в других исследованиях на ракообразных (Dehnel, 1960; Edney, 1964; Carlisle, Cloudsley-Thompson, 1968). Температурная компенсация была исследована также на рыбах (Bullock, 1955; Wohlschlag, 1963; Brett, 1972; Wallace, 1973; Хочачка Сомеро, 1977, 1988; Hochachka, Somero, 2002) и амфибий (Campbell, Deviers, 1975; Fitzpatrick, Brown, 1975; Зотин, 1988; Владимирова, Зотин, 1994). Недавно изучение данной проблемы было предпринято на моллюсках (Зотин, Озернюк, 2002).

Следует отметить, что в некоторых работах компенсация уровня интенсивности дыхания у пойкилотермных животных, обитающих в полярных широтах, не обнаружена (см. Holeyton, 1974), хотя большинство данных указывает на существование такой закономерности.

Особый интерес вызывают исследования температурной компенсации дыхания у наземных пойкилотермных животных. Нами было проведено изучение уровня дыхания у легочных моллюсков (Pulmonata) родов *Arion* и *Deroceros*, обитающих в Заполярье (Мурманская обл.) и в умеренной климатической зоне (Московская обл.)

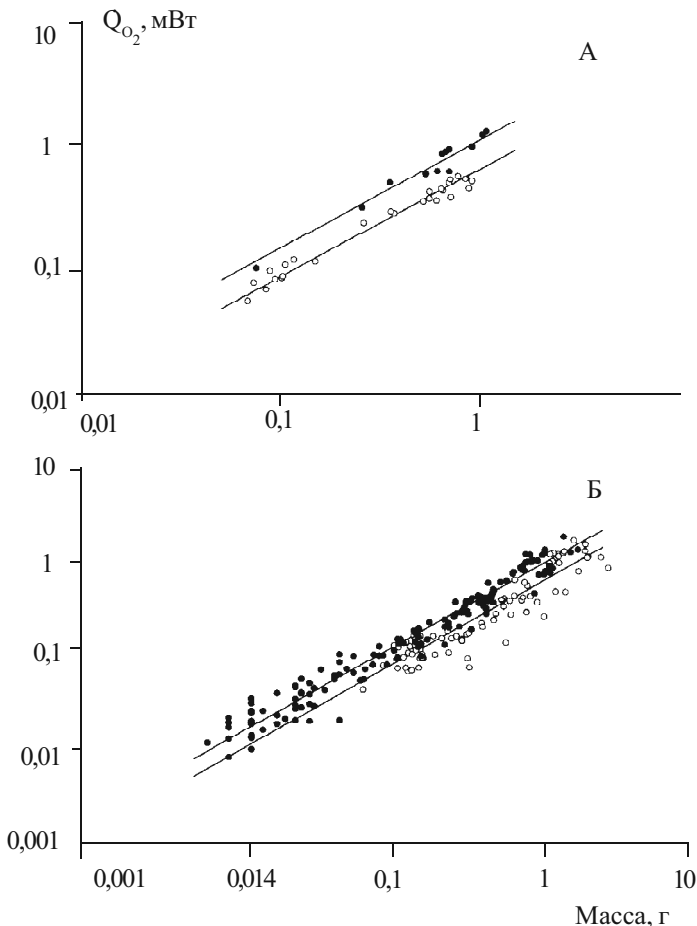


Рис. 11. Зависимость интенсивности потребления кислорода от массы тела у легочных моллюсков: *Arion fasciatus* (А) и *Arion subfuscus* (Б). Темные кружки — популяции Мурманской области, светлые — популяции Московской области. (Зотин, Озернюк, 2002)

(Зотин, Озернюк, 2002). У представителей рода *Arion* (*Arion subfuscus* и *Arion fasciatus*), обитающих в Мурманской обл., уровень дыхания (значение константы a в уравнении зависимости интенсивности дыхания от массы тела) выше, чем для этих видов из умеренных широт (Московская обл.) (рис. 11). Для моллюсков рода *Deroceros* (*Deroceros reticulatum*) из этих двух климатических зон

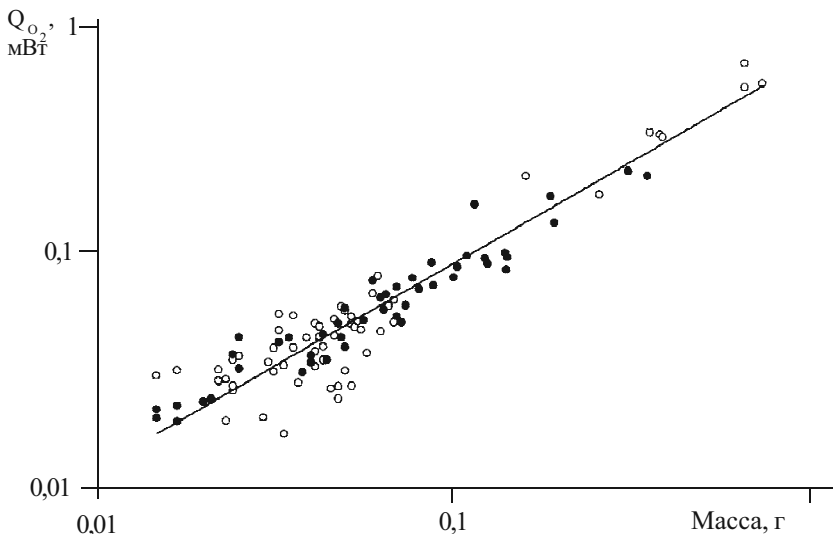


Рис. 12. Зависимость интенсивности потребления кислорода от массы тела у легочных моллюсков *Deroceros reticulatum* (Зотин, Озернюк, 2002)

различия в уровне стандартного обмена не обнаружено (Зотин, Озернюк, 2002) (рис. 12).

Различное воздействие температурных условий в разных широтах на представителей этих двух родов моллюсков может быть связано с особенностями их биологии. Представители рода *Arion* являются длинноцикловыми видами (примерно 1,5 года), обитающими преимущественно в лесной зоне, тогда как моллюски рода *Deroceros* — короткоцикловые (около полугода) синантропные виды. Данные обстоятельства могут сказываться на особенностях температурных адаптаций энергетического метаболизма этих групп моллюсков (Зотин, Озернюк, 2002). Следует отметить, что ранее высказывалось предположение, согласно которому у наземных беспозвоночных с коротким жизненным циклом температурная компенсация интенсивности дыхания отсутствует, тогда как у длинноцикловых видов она хорошо выражена (Слоним, 1984).

Исследования широтной зависимости уровня дыхания проводились также и на рыбах. В нашей работе, выполненной на 88 видах рыб, которые обитают в различных широтах, был проанализирован

уровень интенсивности дыхания (Озернюк и др., 1993). Отмечено снижение уровня дыхания, о котором судили по величине константы a в уравнении зависимости потребления кислорода от массы тела. Наиболее высокий уровень дыхания отмечен для рыб, обитающих в Антарктиде при температуре от $-1,5$ до $+2$ °С (представители сем. нототениевых *Notothenia*, *Trematomus*, *Pagothenia*). У видов, обитающих в умеренных и тропических широтах, этот показатель энергетического обмена значительно ниже.

Еще один подход к изучению проблемы компенсации уровня дыхания у рыб связан с анализом широтной зависимости данного показателя энергетического метаболизма. В нашей совместной с А.А. Зотиным работе был проведен анализ уровня дыхания у 244 видов рыб, обитающих во всех климатических зонах Северного полушария: от тропиков до Субарктики и Арктики. Как видно из рис. 13, величина константы a в уравнении зависимости дыхания от массы тела рыб возрастает от тропиков до Субарктики и Арктики почти в 2 раза. Эти результаты согласуются в общем виде с полученными на рыбах данными, изложенными выше (Озернюк и др., 1993).

Для анализа температурной компенсации дыхания Бретт и Гровс (Brett, Groves, 1979) предприняли другой подход, основанный на сравнении температурной зависимости дыхания у рыб, обитающих во

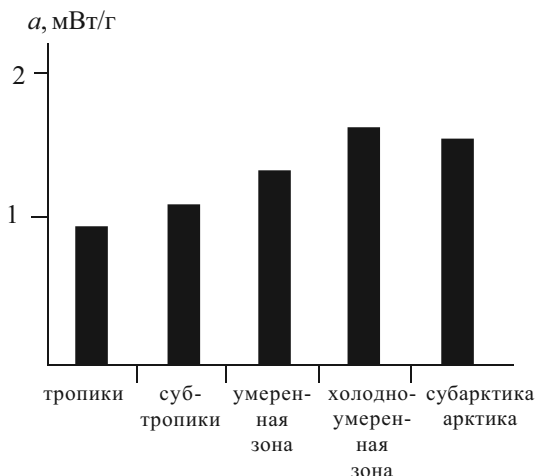


Рис. 13. Широтная зависимость энергетического обмена (коэффициент a в уравнении зависимости интенсивности дыхания от массы тела) у разных видов рыб (244 вида) (Зотин, Озернюк, неопубл.)

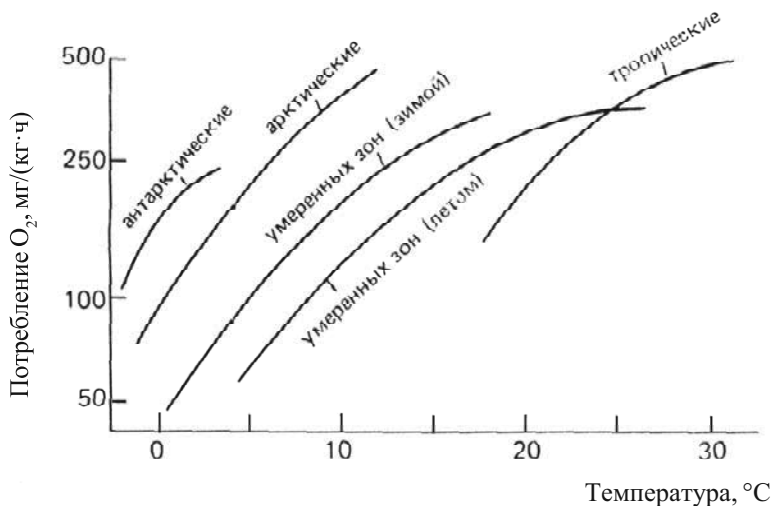


Рис. 14. Компенсация влияния температуры на потребление кислорода у рыб различных климатических зон (Brett, Groves, 1979; Хочачка, Сомеро, 1988)

всех широтах: Антарктиде, Арктике, умеренной и тропической зонах. Было установлено, что рыбы, обитающие в этих широтах в очень большом диапазоне температур (от -2 до 32 °C), имеют близкий, сравнимый уровень интенсивности дыхания, соответствующий примерно $250 \text{ мг } \text{O}_2 / (\text{кг} \cdot \text{ч})$ (рис. 14). Полученные авторами результаты подтверждают идею температурной компенсации уровня дыхания у рыб, обитающих в полярных широтах: несмотря на низкие температуры, эти рыбы обладают относительно высоким уровнем дыхания.

Какие механизмы обеспечивают компенсацию уровня интенсивности дыхания у пойкилотермных, обитающих в полярных широтах? Увеличение уровня дыхания у этих животных может происходить вследствие: а) увеличения в клетках и тканях концентрации ферментов, определяющих интенсивность дыхания, прежде всего митохондриальных ферментов, б) увеличения эффективности функционирования ферментов при низких температурах среды. В отношении роли содержания митохондриальных ферментов, о которых можно судить по концентрации митохондрий в клетках или тканях,

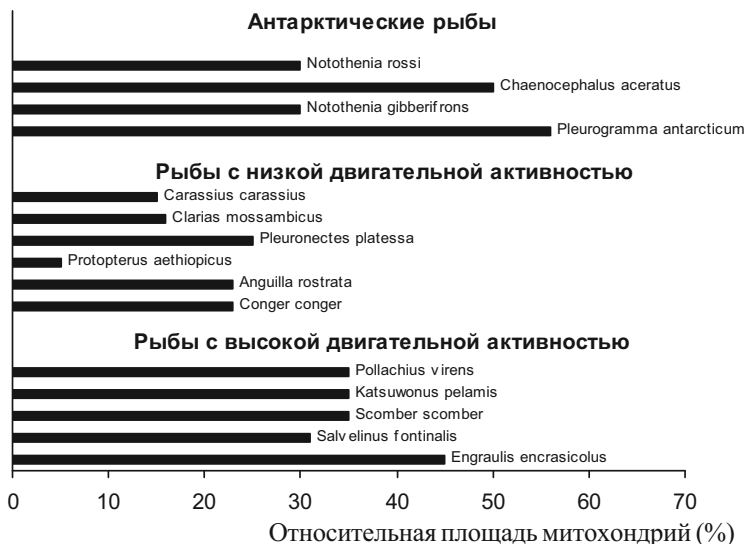


Рис. 15. Относительная площадь митохондрий (%) в скелетных мышцах некоторых групп рыб (Dunn, 1988)

было показано, что у рыб, обитающих в разных широтах, концентрация этих органелл значительно отличается. В исследовании, проведенном на рыбах полярных и умеренных широт, было установлено, что относительная площадь митохондрий в скелетной мускулатуре антарктических рыб выше, чем у обитателей умеренных широт (Dunn, 1988) (рис. 15). Эти различия видны при сравнении рыб Антарктиды и рыб умеренных широт с низкой двигательной активностью. Антарктические рыбы также не обладают высокой подвижностью, а относительная площадь митохондрий в их скелетных мышцах сравнима с этим показателем для рыб с высокой двигательной активностью.

Очевидно, что повышенная концентрация митохондрий в скелетных мышцах антарктических рыб служит основной причиной более высокого уровня их дыхания. Кроме того, увеличение концентрации митохондрий в данном случае приводит, как предполагается, к сокращению диффузионных расстояний для кислорода, а также метаболитов и, следовательно, улучшению диффузионного обмена между митохондриями и цитоплазмой что способствует более эф-

фективному энергетическому метаболизму в тканях антарктических рыб (Tylor, Sidell, 1984).

Второй механизм компенсации уровня интенсивности дыхания у высокоширотных организмов связан с эффективностью ферментативного катализа. У видов, обитающих в полярных, умеренных и тропических широтах, установлены изменения эффективности функционирования ферментов. Такие параметры ферментативных реакций как DG, DH, DS, для гомологичных ферментов меняются таким образом, что каталитическая эффективность ферментов холодолюбивых рыб имеют более высокие значения, чем у рыб, обитающих в умеренных и тропических широтах (Low, Somero, 1976; Хочачка, Сомеро, 1977, 1988; Hochachka, Somero, 2002). Если относительная скорость лактатдегидрогеназной реакции у холодолюбивого вида рыб *Pagothenia borchgrevinski* при температуре обитания $-1,9^{\circ}\text{C}$ составляла 1,00, то для тунца *Thunnus thynnus*, обитающего при температурах $15-30^{\circ}\text{C}$, она составляет 0,76. Для Mg^{2+} - Ca^{2+} -зависимой миофибриллярной АТФазы у холодолюбивого вида рыб *Champscephalus gunnari* при температуре обитания от -1 до $+2^{\circ}\text{C}$ относительная скорость реакции равна 1,00, тогда как у теплолюбивой рыбы *Pomatocentrus uniocellatus* она составляет 0,04 (Хочачка, Сомеро, 1988).

Таким образом, у пойкилотермных организмов, обитающих в полярных широтах, сформировался комплекс филогенетических адаптаций, которые позволяют им существовать в экстремальных температурных условиях. Более высокий относительный уровень дыхания, повышенная концентрация митохондрий и более эффективные механизмы ферментативного катализа у обитателей полярных широт позволили им занять малопригодные для жизни экологические ниши.

Гомойотермные

У гомойотермных животных широтная зависимость параметров энергетического обмена существенно отличается от пойкилотермных и проявляется прежде всего на уровне энерготрат, а также особенностей терморегуляции, в частности ее биохимических и физических механизмов (Scholander et al., 1950; Hart, 1964; Хаскин, 1975; Шмидт-Нильсен, 1982, 1987; Якименко, 1984; Шилов, 1985; Иванов, 1990; 2004; Пастухов и др., 2003).

У животных, обитающих в условиях холодного климата, уровень энергозатрат выше по сравнению с обитателями умеренных и тропических широт. В наибольшей степени это касается мелких животных. Следует отметить, что данная закономерность характерна и для людей. Так у коренных народов Севера уровень основного обмена значительно повышен. Компенсаторное снижение высоких энергозатрат у животных полярных широт достигается за счет увеличения теплоизолирующих свойств кожи и кожных покровов (Scholander et al., 1950; Hart, 1964; Шмидт-Ниельсен, 1982, 1987; Шилов, 1985).

Особенности терморегуляции. У животных, обитающих в полярных широтах, меняются параметры терморегуляции. Прежде всего, показано смещение термонеutralной зоны в сторону более низких температур. При температуре среды, ниже определенной точки (нижней критической точки), интенсивность дыхания увеличивается линейно по отношению к уменьшению температуры среды (Scholander et al., 1950). Для сравнения кривых терморегуляции тропических и арктических животных уровень метаболизма в покое удобно принять за 100% (рис. 16). При таком сравнении видно, что критические точки для большинства млекопитающих тропиков располагаются в пределах от +20 до +30 °С. Для арктических млекопитающих критическая точка смещается в зону более низких температур: от +15 до -40 °С. У песцов, обладающих совершенными механизмами защиты от холода, уровень метаболизма заметно увеличивается при рекордно низкой температуре -40 °С.

Для характеристики приспособления гомойотермных к низким температурам среды важен также угол наклона кривых терморегуляции, поскольку он характеризует эффективность теплоизоляции животных (Scholander et al., 1950; Шмидт-Ниельсен, 1982; Шилов, 1985). В общем виде эффективность теплоизоляции арктических животных значительно выше, чем у представителей тропических широт. Это означает, что у последних высокая теплопроводность покровов, а у обитателей Арктики — низкая. Из этих зависимостей следует, что у тропических видов уровень метаболизма должен резко увеличиваться даже при небольшом снижении температуры среды. У арктических млекопитающих, напротив, уровень метаболизма при падении внешней температуры возрастает не столь значительно (рис. 16). В частности, у песца (критическая температура

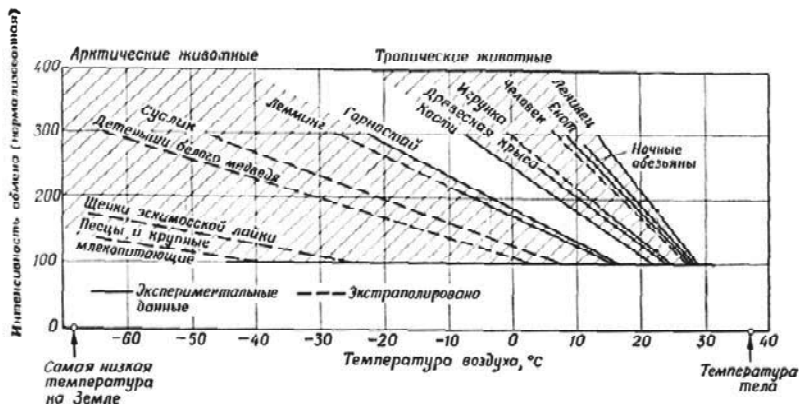


Рис. 16. Интенсивность обмена у различных млекопитающих в зависимости от температуры воздуха (Scholander et al., 1950)

—40 °C) даже при рекордных для Арктики температурах (до -70 °C) интенсивность метаболизма возрастает менее чем на 50 °C. Напротив, у обезьян (критическая температура 28 °C) двукратное увеличение уровня метаболизма наблюдается при снижении температуры до 18 °C. Об эффективности адаптации к температурам среды можно судить также по ширине термонеutralной зоны у животных, обитающих в разных широтах. Ширина термонеutralной зоны у млекопитающих Арктики намного больше и повышение уровня метаболизма при воздействии холода намного меньше по сравнению с тропическими животными (Scholander et al., 1950; Шмидт-Нильсен, 1982; Шилов, 1985; Пастухов и др., 2003) (рис. 16).

Заметные широтные отличия характерны также для кривых терморегуляции млекопитающих. Сравнение особенностей кривых терморегуляции проводилось на грызунах, обитающих в разных широтах. Было установлено, что положение кривых терморегуляции у крыс *Rattus norvegicus* из Мурманска, Ленинграда, Севастополя и Сухуми отличается (Слоним, 1952; Руттенбург, 1953; Зотин, 1988). Кривые терморегуляции у крыс из Мурманска и Ленинграда при всех температурах измерения были выше, чем из Сухуми и Севастополя (рис. 17). Уровень стандартного обмена (термонеutralная точка) у крыс из Мурманска и Ленинграда выше на 22% по сравнению с животными из Севастополя и на

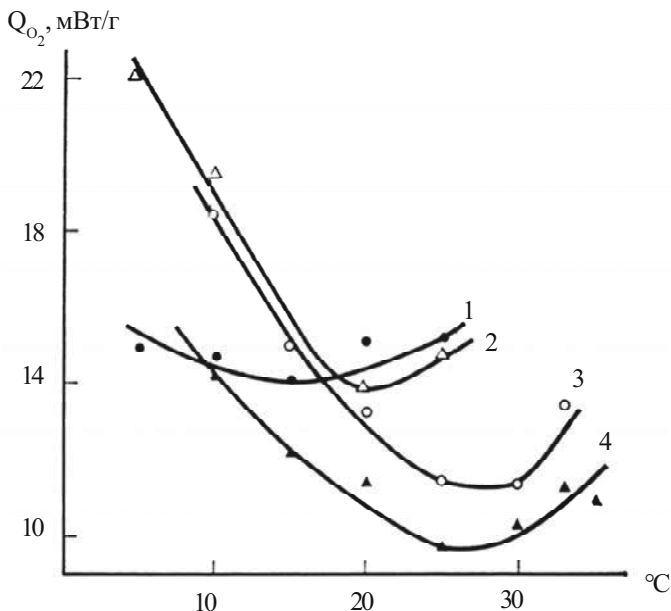


Рис. 17. Кривые терморегуляции различных популяций серой крысы. Популяции из Мурманска (1); Ленинграда (2); Севастополя (3); Сухуми (4) (Руттенберг, 1953; Зотин, 1988)

44% выше, чем из Сухуми. Сходные зависимости были получены для полевой мыши *Apodemus agrarius*, рыжей полевки *Clethrionomys glareolus* и других грызунов (Кривошеев, Бурмакин, 1971; Collins, 1973; Зотин, 1988).

В этих исследованиях отмечается также тенденция к изменению характера кривых терморегуляции у грызунов из разных широт. Как видно из рис. 17, критические точки на кривых терморегуляции у крыс из Мурманска и Ленинграда сдвинута в сторону более низких температур по сравнению с животными из Сухуми и Севастополя, что подтверждает обсуждаемую выше общую закономерность, связанную с особенностями терморегуляции у тропических и арктических млекопитающих (Scholander et al., 1950; Шмидт-Ниельсен, 1982; Шилов, 1985). Таким образом, широтная зависимость кривых терморегуляции у грызунов служит еще одним подтверждением идеи компенсации энергетического метаболизма у млекопитающих северных широт.

Интересный пример адаптаций к обитанию в полярных широтах представляют водные млекопитающие. Следует отметить, что теплопотери в водной среде намного выше, чем в воздушной, что осложняет проблему теплоизоляции у водных млекопитающих. Очевидно, что задачу сохранения постоянства температуры тела у этих животных в условиях холода можно решить за счет увеличения уровня энергетического метаболизма, а также за счет улучшения теплоизоляции тела, что приведет к сокращению теплопотерь.

При изучении интенсивности обмена у тюленей и дельфинов было установлено, что уровень метаболизма у этих животных в состоянии покоя примерно в два раза выше, чем можно было ожидать, исходя из массы тела (Irving, 1969). Вместе с тем у гренландского тюленя интенсивность метаболизма не менялась при охлаждении воды до точки замерзания. Это означает, что даже самая холодная вода не отнимала у животного такого количества тепла, чтобы появилась необходимость в увеличении уровня теплопродукции.

Представленные данные свидетельствуют о том, что основным механизмом приспособления к обитанию водных млекопитающих при низких температурах среды является эффективная теплоизоляция. У этих животных имеется толстый слой подкожного жира, защищающий организм от теплопотерь. При этом температура поверхности кожи у водных млекопитающих практически соответствует температуре воды. Подкожный жир обеспечивает градиент температур. На глубине 5 см, что соответствует толщине жирового слоя, температура уже практически равна внутренней температуре тела. Таким образом, тело этих животных может отдавать во внешнюю среду очень немного тепла.

У птиц различных широт механизмы терморегуляции имеют некоторые отличия по сравнению с млекопитающими (Шмидт-Нильсен, 1982). Зависимость уровня метаболизма от температуры среды и характер кривых терморегуляции у некоторых птиц имеет сходство с млекопитающими. Однако у других птиц (например, голубя, калифорнийской кукушки) при низкой температуре среды уровень метаболизма возрастает в меньшей степени, чем можно было ожидать, исходя из приведенной выше зависимости для млекопитающих (Calder, Schmidt-Nielsen, 1967) (рис. 18). Причины эти различий в кривых терморегуляции не совсем понятны.

Механизмы теплоизоляции. Широтная зависимость энергетического метаболизма у гомойотермных отчетливо проявляется на



Рис. 18. Кривые терморегуляции у голубя и калифорнийской кукушки (Шмидт-Ниельсен, 1982)

уровне механизмов теплоизоляции. Наиболее важным компонентом теплоизоляции у наземных гомойотермных является мех и перьевой покров. Очевидно, что теплоизоляционные свойства меха возрастают по мере увеличения его толщины и густоты. У арктических видов теплоизоляционные свойства меха значительно выше, чем у обитателей тропических широт. Показано, в частности, что эффективность теплоизоляции песка позволяет ему при температурах —30–40 °С оставаться в условиях, близких к термонеutralным (Scholander et al., 1950). Млекопитающие Арктики обладают более толстым мехом, который имеет лучшие теплоизоляционные свойства по сравнению с животными из других климатических зон. У арктических млекопитающих теплоизоляция значительно эффективнее, чем у тропических видов. Следует отметить, что густота меха у млекопитающих зависит также от сезона. Сезонные изменения толщины и густоты меха, а следовательно, и теплоизоляционных свойств, в наибольшей степени выражены у крупных животных. Например, у черного медведя теплоизоляционные свойства меха в летний период ниже на 52% по сравнению с зимой, тогда как у обитающей в субарктической зоне ондатры это снижение составляет только 12% (Scholander et al., 1950; Шмидт-Ниельсен, 1982; Шилов, 1985).

Один из путей приспособления к низким температурам среды состоит в поддержании периферических тканей, прежде всего кожных покровов, при пониженной температуре. Данный эффект дос-

тигается за счет снижения их кровоснабжения, что приводит к ослаблению зависимости метаболизма от температуры среды (Хаскин, 1975). При этом низкая температура периферических тканей и выступающих частей тела не нарушает проводимости периферических нервов.

Следует отметить, что конечности гомойотермных намного устойчивее к охлаждению, чем животное в целом. Например, температура ног чайки на льдине, плавников кита, ластов тюленя или нижней части ног северного оленя может быть ниже на 10 °С по сравнению с температурой тела животного. Приспособления конечностей животных полярных широт к низким температурам проявляются и на тканевом уровне. У млекопитающих Арктики – карибу, песца, эскимосской собаки — температура плавления костного жира фаланг равна 10–15 °С, а для жира головки бедра составляет 45 °С (Проссер, 1977; Шмидт-Ниельсен, 1982).

Существенную роль в теплоизоляции, особенно у водных млекопитающих полярных широт, играет подкожный жировой слой. Теплоизолирующие свойства тюленьего жира столь высоки, что температура внутренних органов тюленя поддерживается на уровне 37 °С, тогда как температура кожи лишь на несколько градусов выше температуры окружающей среды (Hart, 1964). У млекопитающих полярных широт ферменты клеток кожи и различных придатков тела, имеющих пониженную температуру, обладают гетеротермными свойствами в отношении активности, т.е. обладают более широким температурным диапазоном устойчивости, чем многие пойкилотермные животные (Шмидт-Ниельсен, 1982; Шилов, 1985).

Особый вид теплоизоляции функционирует в лапах и хвостовых плавниках тюленей и китов. Лапы и хвостовые плавники этих животных плохо защищены от холода, поскольку они не содержат подкожного жира. Функцию теплоизоляции в данном случае выполняет своеобразно устроенная хорошо развитая система кровеносных сосудов. Защита от чрезмерного переохлаждения крови этих органов у водных млекопитающих достигается благодаря особому строению сосудистой системы по типу противоточного теплообменника: в плавниках этих животных каждая артерия тесно оплетена венами и поступающая теплая артериальная кровь охлаждается обильным количеством венозной крови. В результате артериальная кровь поступает в охлажденном состоянии в перифери-

ческие участки тела и последние отдают во внешнюю среду очень мало тепла (Шмидт-Ниельсен, 1982). При этом венозная кровь становится нагретой еще до возвращения во внутренние участки тела. Противоточный тип теплообменника кровеносной системы в ластах и хвостовых плавниках тюленей и китов служит специфическим эффективным видом теплоизоляции.

Механизмы теплоизоляции у птиц имеют ряд особенностей по сравнению с млекопитающими. Увеличение теплоизоляции у этих животных может обеспечиваться несколькими механизмами. Один из них состоит в том, что птицы взъерошивают перья, нахохлаждаются, увеличивая толщину теплоизоляционного слоя. Кроме того, у птиц при низких температурах происходит значительное охлаждение периферических тканей за счет снижения кровотока и уменьшения выработки тепла в данных тканях. В результате этого толщина периферического охлажденного слоя тканей возрастает, что приводит к снижению теплоотдачи.

Своеобразный комплекс адаптаций к обитанию и размножению в условиях Антарктиды характерен для пингвинов. Эти особенности касаются прежде всего энерготрат, связанных с биологией размножения (Шмидт-Ниельсен, 1982). Большой императорский пингвин *Aptenodytes forsteri* обитает в самых холодных среди птиц условиях среды. Удивительная особенность этих птиц состоит в том, что они выводят птенцов зимой. Данный вид пингвинов накануне наступления зимы покидает открытую воду и отправляется к местам размножения на ледяном шельфе, преодолевая расстояния в 50-100 км. Здесь самка откладывает одно яйцо и возвращается к морю на выкормку (этот вид пингвинов может питаться только в море), а самец обогревает яйцо, помещая его себе на лапы. Он остается в таком положении на льду на морозе -30 и даже -40 °С более двух месяцев до выведения птенцов. К моменту вылупления птенцов самка возвращается с полным желудком. Она занимается выкармливанием птенцов, а самец отправляется к морю на кормежку. В период продолжительного голодания, а оно может длиться более 100 дней, самцы существуют за счет запасов подкожного жира. При этом они теряют до 40% первоначальной массы тела. Биология императорских пингвинов представляет большой интерес с точки зрения энерготрат в экстремальных условиях на отдельные этапы этого процесса: длинный переход птиц к местам размно-

жения, насиживание яйца самцом в условиях экстремального холода, запасание еды для выкормки птенцов, наконец, сохранение постоянства температуры тела и др.

Анализ этих вопросов показал, что императорский пингвин от начала до конца периода размножения сохраняет постоянную температуру тела 38 °С. Самец весом 35 кг за время голодания теряет примерно 15 кг. При этом в лабораторных условиях с использованием тредбана было установлено, что на переход к местам размножения и обратно (примерно 200 км.) расходуется всего 1,5 кг жира. Достаточно ли остающихся у пингвина энергетических ресурсов для поддержания постоянства температуры тела в течение нескольких месяцев голодания при насиживании яйца? Такие показатели терморегуляции императорского пингвина как нижняя критическая температура (–10 °С) и степень теплоизоляции покровов мало отличаются от гомойотермных и в частности, птиц, обитающих в антарктических широтах.

Оказалось, что императорские пингвины существенно экономят расходы энергии в местах размножения за счет своеобразной поведенческой реакции. В местах размножения эти птицы стоят плотной стаей, насчитывающей сотни и тысячи особей. Одиночный пингвин теряет в весе на холоде в два раза больше, чем скученные птицы. Если одиночный пингвин охлаждается со всех сторон, то в плотной стае ситуация совсем иная. Очевидно, что скучивание помогает экономить энергию.

Значительные изменения особенностей терморегуляции и механизмов теплоизоляции наблюдаются у гомойотермных, обитающих при высоких температурах среды. Избыточное тепло, накапливающееся в теле этих животных вследствие высокой внешней температуры, отводится из организма путем испарения. У отдельных видов животных, помимо испарения, важную роль в терморегуляции в этих условиях играет потоотделение и учащенное дыхание. Набор этих механизмов позволяет гомойотермным в условиях высокой температуры среды сохранять основные параметры терморегуляции и обеспечивать нормальные условия жизнедеятельности.

2. ШИРОТНАЯ ЗАВИСИМОСТЬ СТРУКТУРНЫХ И ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ СВОЙСТВ ФЕРМЕНТОВ У ПОЙКИЛОТЕРМНЫХ

Поскольку большинство метаболических процессов в организме зависят от температуры среды, для них характерна широтная зависимость. Прежде всего, это относится к структурным и функциональным свойствам ферментов у пойкилотермных. Для анализа температурной зависимости свойств ферментов пойкилотермных животных на примере M_4 ЛДГ были исследованы электрофоретическая подвижность и величина K_m у рыб, представителей рода барракуд (*Sphyraena*), которые обитают в различных участках восточного района Тихого океана у западных берегов Америки (от 15° ю.ш. до 37° с.ш.) (Graves, Somero, 1982; Хочачка, Сомеро, 1988). Температурные условия обитания этих видов рыб отличаются на 8 °С.

У четырех исследованных видов барракуд этот фермент отличался по электрофоретической подвижности (рис. 19). У самого северного из изученных видов *Sphyraena argenta* и обитателя

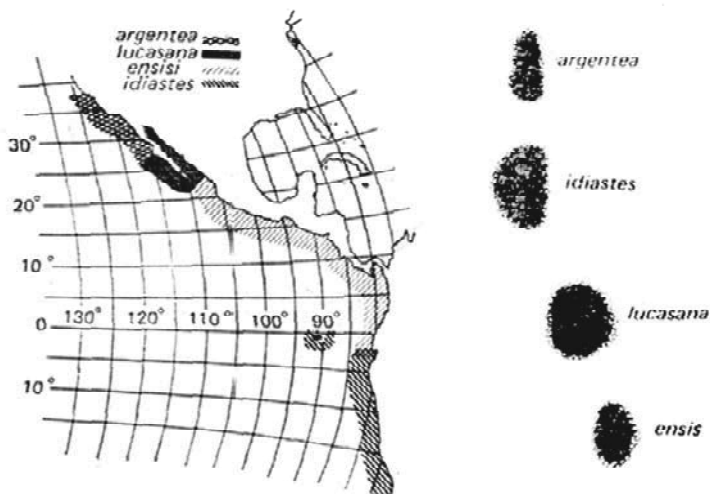


Рис. 19. Электрофоретическая подвижность M_4 -лактатдегидрогеназы четырех видов рыб рода барракуд (*Sphyraena*), обитающих в различных широтах у восточного побережья Тихого океана (Graves, Somero, 1982)

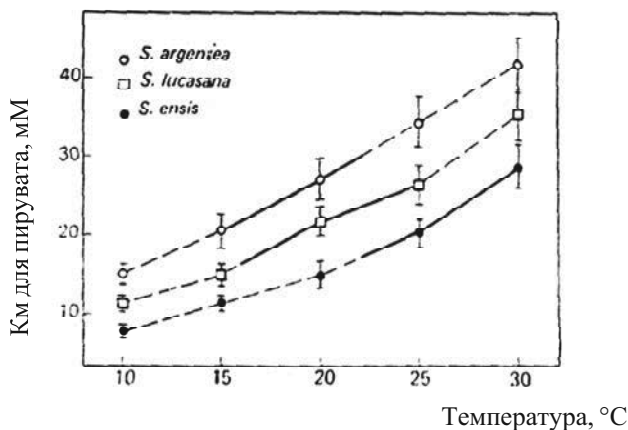


Рис. 20. Кинетические свойства M_4 -лактатдегидрогеназы четырех видов рыб рода барракуд (*Sphyraena*), обитающих в различных широтах у восточного побережья Тихого океана (Graves, Somero, 1982)

умеренных широт *S. idiaestes* электрофоретическая подвижность одинаковая, тогда как у тропической *S. lucasana* и обитателя южных субтропиков *S. ensis* она отличается. У всех четырех видов барракуд величина K_m у ЛДГ для пирувата, измеренная при температурах обитания отличается (рис. 20), что свидетель-

ТАБЛИЦА 18. Кинетические параметры M_4 ЛДГ у трех видов барракуд (род *Sphyraena*), обитающих в умеренных (*S. argentea*), субтропических (*S. lucasana*) и тропических (*S. ensis*) (Graves, Somero, 1982)

Параметры	<i>S. argentea</i>	<i>S. lucasana</i>	<i>S. ensis</i>
K_m для пирувата при 25°C	0,34±0,03 мМ	0,26±0,02 мМ	0,20±0,02 мМ
k_{cat} при 25°C	893±54 с ⁻¹	730±37 с ⁻¹	658±19 с ⁻¹
Средняя температура	18°	23°	26°
K_m для пирувата при усредненной температуре	0,24 мМ	0,24 мМ	0,23 мМ
k_{cat} при усредненной температуре	667 с ⁻¹	682 с ⁻¹	700 с ⁻¹

ствует об изменениях кинетических свойств фермента даже при минимальных изменениях температуры среды. Вместе с тем этот параметр, рассчитанный для температуры тела, средней для всех четырех видов рыб, практически не отличался. Эти данные суммированы в табл. 18.

Таким образом, для получения ощутимых структурных и функциональных отличий фермента не требуются значительные температурные различия среды обитания. Измеренные в цитируемой работе универсальные параметры фермента весьма чувствительны даже при малых изменениях температуры. Существенное значение этих результатов состоит в том, что они получены на близких видах животных, представителях одного рода.

3. ШИРОТНАЯ ЗАВИСИМОСТЬ ГЕННЫХ ЧАСТОТ

Широтная зависимость многих процессов, в том числе связанных с энергетическим метаболизмом животных, вызвана, прежде всего, изменением температуры среды в разных географичес-

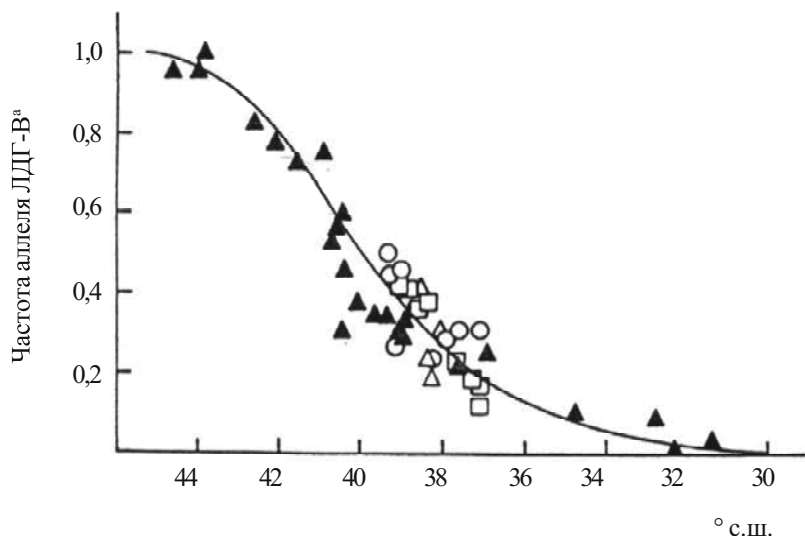


Рис. 21. Широтная зависимость частоты аллеля лактатдегидрогеназы-B^a у фундулюса *Fundulus heteroclitus* (различные популяции в районе Атлантического побережья США) (Powers et al., 1993)

ких широтах. Была изучена также широтная зависимость частот генов, кодирующих синтез ферментов энергетического метаболизма: лактатдегидрогеназы (ЛДГ-В^a и ЛДГ-В^e), малатдегидрогеназы (МДГ-А и МДГ-В) и изоцитратдегидрогеназы (ИзоДГ-А и ИзоДГ-В) у представителя карпозубых рыб фундулюса *Fundulus heteroclitus* (Powers et al., 1991, 1993).

У представителей разных популяций фундулюса в районе Атлантического побережья Северной Америки (от 30° с.ш. до 44° с.ш.) было обнаружено изменение частоты аллеля ЛДГ- В^e в зависимости от географической широты (рис. 21). Соотношение генных частот этого аллеля закономерно меняется по мере изменения географической широты. Следует отметить, что в этом районе Атлантического побережья при изменении географической широты на 1 °С температура меняется в среднем на 1°С. Зависимость от температуры показана для многих генетических процессов: экспрессии многих генов, регуляции экспрессии на посттранскрипционном и посттрансляционном уровнях, регуляции пола в экспериментальных условиях и др. Таким образом, широтная зависимость генных частот служит еще одним примером глобального влияния температуры среды на различные внутриклеточные процессы

МЕТАБОЛИЗМ ОРГАНИЗМОВ, ОБИТАЮЩИХ В ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ

Некоторые организмы обладают уникальными адаптационными возможностями и способны существовать в самых невероятных условиях, казалось бы непригодными для жизни. Живые существа обнаружены на дне океана на глубине 10 000 м под прессом огромного давления, на высоте 12 км над уровнем моря, в крайне разреженной атмосфере. Некоторые бактерии и зеленые водоросли обитают в воде, соленость которой соответствует насыщенному раствору NaCl. Не менее впечатляющие примеры касаются адаптаций к экстремальным температурам. Личинки некоторых насекомых зимой переносят температуру $-50\text{ }^{\circ}\text{C}$, тогда как отдельные представители гипертермофильных бактерий обитают при температуре $+113\text{ }^{\circ}\text{C}$. Организмы, обитающие в столь невероятных с точки зрения процессов жизнедеятельности условиях, получили название экстремофилов (Blochl et al., 1997; Rothschild, Mancinelli, 2001).

Температура как один из основных факторов среды, оказывающий постоянное влияние на протекание процессов жизнедеятельности, привела к формированию необычайного комплекса температурных адаптаций. Эти адаптации значительно расширили «температурные границы» жизни и позволили отдельным видам занять экологические ниши, практически непригодные для существования. Механизмы адаптаций к экстремальным температурам не позволяют кристаллам льда образовываться в теле пойкилотермных при отрицательных температурах (до $-50\text{ }^{\circ}\text{C}$) (Duman, DeVries, 1973, 1974; Duman, 1976, 1977, 1979, 1980; DeVries, 1980, 1982; Storey et al., 1981). С другой стороны у гипертермофильных археобактерий, обитающих при температурах выше $90\text{--}100\text{ }^{\circ}\text{C}$, не наблюдается денатурации белков и плавления ДНК (Blochl et al., 1997). В связи с этим следует отметить, что анализ механизмов адаптаций к экстремальным температурам — один из интересных и важных разделов современной экологической биохимии и физиологии.

1. АДАПТАЦИИ К ОТРИЦАТЕЛЬНЫМ ТЕМПЕРАТУРАМ

У многих организмов значительная часть онтогенеза или весь жизненный цикл протекает при отрицательных температурах среды. В эту достаточно многочисленную группу входят представители как беспозвоночных, так и позвоночных пойкилотермных животных. Установлено, что рекордно низкие температуры переносят представители прежде всего насекомых, моллюсков и рыб, хотя при отрицательных температурах обитают многие другие животные (Kanwisher, 1955; Duman, DeVries, 1973, 1974, 1976; DeVries, 1980, 1982; Storey et al., 1981).

Наиболее низкие температуры существования отмечены для личинок пестрокрылки *Eurosta solidaginis* (Storey et al., 1981). Эти личинки зимуют на стеблях золотарника, располагаясь обычно выше снежного покрова, где зимние температуры на Севере очень низкие. Личинки многих видов насекомых переносят зиму при отрицательных температурах. Следует отметить, что насекомые в этот период находятся в состоянии диапаузы и уровень метаболических процессов у них значительно снижен, что способствует выживанию при столь низких температурах.

Другой пример выживаемости при отрицательных температурах — некоторые моллюски (*Mytilus edulis* и *Littorina rubis*), которые обитают в северных широтах Атлантического океана. Эти виды могут переносить температуру среды в районе -20°C (Kanwisher, 1955). Среди позвоночных животных при отрицательных температурах (около -2°C) обитают многочисленные виды рыб Антарктики и Арктики (Duman, DeVries, 1976; Van Voorhies et al., 1978; DeVries, 1980, 1982). Какими механизмами обеспечивается выживание этих организмов в экстремальных температурных условиях?

Устойчивость пойкилотермных организмов к низким (прежде всего отрицательным) температурам определяется несколькими механизмами. Основной механизм устойчивости сводится к образованию в крови и лимфе высокомолекулярных биологических антифризов — пептидов и гликопротеинов, препятствующих замерзанию воды в клетках (Ramsay, 1964; Duman, 1977, 1979, 1980; Van Voorhies et al., 1978; DeVries, 1980, 1982). Кроме того, устойчивость к низким температурам обеспечивается также многоатомными спиртами — глицерином и сорбитом, заменяющим воду в клетках

при ее выведении во внеклеточные пространства (Хочачка, Сомеро, 1988). Далее, у большинства водных животных в понижении температуры замерзания жидкостей тела участвуют присутствующие в крови глюкоза, аминокислоты и соли (прежде всего NaCl). Чем больше этих молекул в растворе, тем меньше у воды возможностей формировать кристаллы льда. Этот механизм, получивший название коллигативного (заместительного), играет важную роль в адаптациях к холоду морских организмов.

Важный неспецифический механизм предотвращения замерзания внутриклеточной воды — выведение ее во внеклеточные пространства, где ее замерзание менее опасно. Например, литоральные моллюски *Mytilus edulis* и *Littorina rubis*, обитающие в северных районах Атлантического океана, способны переносить понижение температуры воды до $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$. При этом у них может замерзнуть до 70% жидкостей тела. Однако основная часть воды выводится в зимний период во внеклеточные пространства, при этом клетки приобретают деформированную структуру, но кристаллы льда в них не образуются (Kanwisher, 1955). Успешная защита от замерзания внутриклеточной воды при отрицательных температурах решается при одновременном использовании нескольких механизмов. Сочетание различных типов антифризов наблюдается прежде всего у насекомых (Duman, 1979; Patterson, Duman, 1979; DeVries, 1980, 1982), с чем может быть связано выживание насекомых при крайне низких для живых существ отрицательных температурах ($-50\text{ }^{\circ}\text{C}$) (Storey et al., 1981).

Высокомолекулярные биологические антифризы

Универсальным механизмом предотвращения кристаллообразования в клетках при отрицательных температурах служат высокомолекулярные антифризы — вещества, понижающие температуру замерзания биологических жидкостей. К многочисленной группе биологических антифризов относятся пептиды и гликопротеины, строение и состав которых отличается у разных групп организмов. Впервые эти вещества были обнаружены у личинок жука *Tenebrio molitor* (Ramsay, 1964) и в сыворотке крови антарктических рыб (Duman, DeVries, 1973, 1974; DeVries, 1980, 1982). Жидкости тела большинства рыб умеренного и тропического поясов замерзают, как известно, при температуре $-0,8\text{ }^{\circ}\text{C}$, тогда как биологические

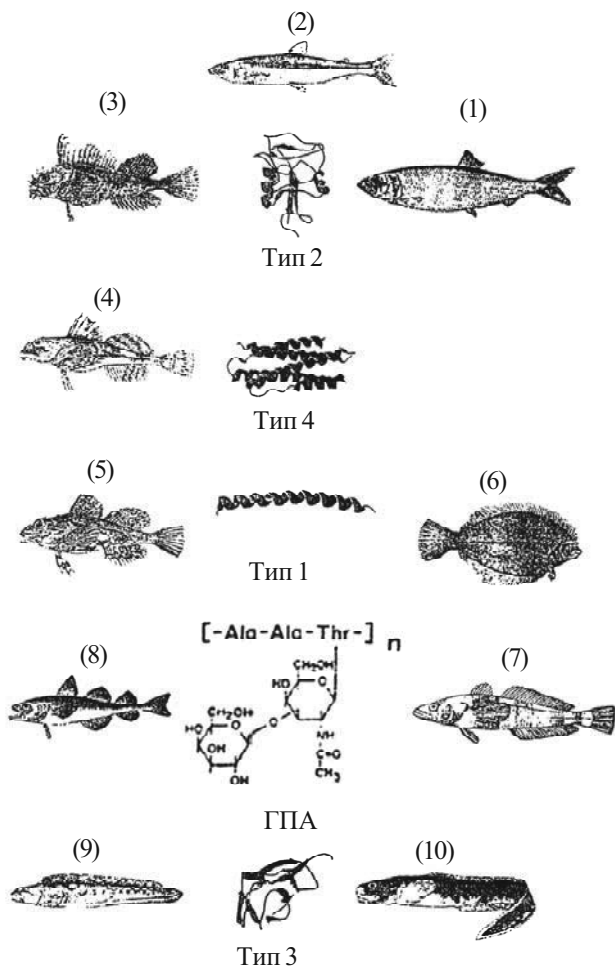


Рис. 22. Типы высокомолекулярных антифризов в биологических жидкостях некоторых видов рыб 1 — атлантическая сельдь (*Clupeus harengus harengus*); 2 — атлантическая корюшка (*Osmerus morax*); 3 — атлантическая волosatка (*Hermitripte rusamerica*); 4 — длиннорогий керчак (*Myoxocephalus octodecimspinosus*); 5 — европейский керчак (*Myoxocephalus scorpius*); 6 — камбала (*Pleuronectes americanus*); 7 — антарктическая нототения (*Dissostichus mawsoni*); 8 — полярная тресочка (сайда) (*Boreogadus saida*); 9 — американская бильдюга (*Macrozoarces americanus*); 10 — антарктический ликодихт (*Lycodichthys dearborni*); ГПА — гликопротеиновый антифриз. (Hochachka, Somero, 2002)

жидкости нототениевых рыб Антарктиды в районе пролива Мак-Мердо (температура воды колеблется от $-1,4$ до $2,15$ °C) замерзают при охлаждении тела до $-2,2$ °C. Этот эффект объясняется присутствием высокомолекулярных антифризов в биологических жидкостях антарктических рыб.

Высокомолекулярные антифризы выявлены у многих видов рыб, относящихся к 11 семействам, филогенетически достаточно удаленных друг от друга (Dumon, DeVries, 1975; De Vries, 1980, 1982). Значительные различия в химической структуре высокомолекулярных антифризов у представителей разных семейств рыб (Chochachka, Somero, 2002) (рис. 22) служат основанием предполагать, что способность к синтезу этих веществ у разных групп формировалась независимо. Таким образом, биологические антифризы, встречающиеся у представителей различных групп животных, обитающих в высоких широтах, имеют разное химическое строение, молекулярную массу и концентрации в жидкостях тела. В табл. 15 представлены сведения о структуре и некоторых свойствах антифризов.

Особый интерес представляют гликопротеиновые антифризы, поскольку они присутствуют в жидкостях тела рыб, обитающих как в южных, так и северных полярных широтах. Кроме того, на их примере детально изучен молекулярный механизм криопротекторного действия. В жидкостях тела антарктических нототениевых рыб присутствуют гликопротеиновые антифризы с различными молекулярными массами. Способность этих антифризов понижать температуру замерзания жидкостей тела возрастает по мере увеличения их молекулярной массы. Помимо антарктических рыб гликопротеиновые антифризы содержатся также у некоторых арктических рыб (*Gadus agas*, *Eleginus gracilis*). Для этих антифризов характерно высокое содержание аланина. В их структуре присутствует повторяющийся трипептид: аланин-аланин-треонин. Белковая часть этого антифриза содержит 23% аланина и 16% треонина. Как раз к треонину этого трипептида присоединяются углеводные группировки молекулы антифриза, являющиеся дисахаридами — производными галактозы (DeVries, 1980, 1982).

Некоторые виды рыб арктического бассейна (камбала *Pseudopleuronectes americanus*, керчак *Myoxocephalus verrucosus*) содержат пептидные антифризы, по своей структуре отличающиеся

ТАБЛИЦА 19. Строение и свойства биологических антифризов некоторых беспозвоночных и рыб (из. Хочачка, Сомеро, 1988)

Животные	Тип антифриза	Молекулярная масса	Температурный гистерезис °С
Антарктические рыбы			
Нототениевые (<i>Pagothenia borchgrevinki</i>)	Гликопротеины	8 групп (2600 – 33700)	1,27
Бельдюговые (<i>Rhigophila dearborni</i>)	Гликопротеины		0,76
Арктические рыбы			
Камбала <i>Pseudopleuronectes americanus</i>	Белки	3 группы	0,62 (зима)
Треска <i>Gadus ogac</i>	Гликопротеины	7 групп: те же, что нототении	1,18
Вахня <i>Eleginus gracilis</i>	Гликопротеины		1,0
Керчак <i>Myoxocephalus verrucosus</i>	Белок		1,4
Членистоногие			
Жук <i>Tenebrio molitor</i>	Белки	Несколько групп	
Паук <i>Philodromus sp.</i> 0 (июнь)	Белки		2,44 (февраль)
Паук <i>Cluubiona sp.</i>	Белки		1,88 (январь) 0 (акклимация к теплу)
Жук <i>Dendroides canadensis</i>	Белки		3,62 (акклимация к холоду)
Жук <i>Meracanta contracta</i>	Белки		3,71 (февраль)

от белковой части гликопротеиновых антифризов (Duman, 1977, 1979, 1980). Следует отметить, что и пептидные и гликопротеиновые антифризы, будучи достаточно гетерогенными группами соединений и демонстрируя существенные различия в отношении строения, обладают сходным механизмом действия.

У насекомых криопротекторные свойства жидкостей тела обеспечиваются несколькими типами антифризов: пептидными антифризами, отличающимися от этих соединений у рыб (у насекомых они обогащены серином и цистеином), глицерином, сорбитом, манитом (Patterson, Duman, 1979; Duman, 1979), а также соединениями, инициирующими кристаллообразование, что препятствует чрезмерному охлаждению и возможному дальнейшему росту кристаллов.

Несмотря на разнообразие строения высокомолекулярных антифризов, для них характерно одно общее свойство — «температурный гистерезис», т.е. температура, при которой вода замерзает, становится ниже, чем температура таяния льда. Как раз о наличии антифризов в растворе судят по наличию «температурного гистерезиса» (DeVries, 1980, 1982). Эти соединения содержатся практически во всех жидкостях тела (за исключением жидкостей глаза и мочи). У рыб Антарктиды эти вещества составляют 3,5% от веса всех жидкостей. Следует отметить, что биологические антифризы (в меньших концентрациях) обнаружены в жидкостях тела других животных, подвергающихся влиянию отрицательных температур.

Каков механизм действия высокомолекулярных антифризов? Эти вещества при отрицательных температурах адсорбируются на уже образовавшихся мельчайших (и поэтому не опасных) внутриклеточных кристаллах льда, не давая им расти. Следует отметить, что высокомолекулярные антифризы являются очень эффективными криопротекторами. В частности, гликопротеины тормозят замерзание жидкостей в 200–300 раз сильнее, чем это можно ожидать, исходя из количества частиц в растворе, т.е. исходя из коллигативного механизма действия.

Предполагается, что столь эффективное криопротекторное действие высокомолекулярных антифризов связано с особенностями их структуры. Пептидные антифризы содержат большое количество полярных аминокислот, ориентированных в одной плоскости. В углеводных компонентах гликопротеиновых антифризов ОН-группы формируют сплошной правильный фронт, ориентированный в одной плоскости. Эти особенности структуры пептидных и гликопротеиновых антифризов позволяют им, как предполагается, плотно адсорбироваться на поверхности кристаллов льда и создавать дополнительный термодинамический барьер, препятствующий росту кристаллов путем присоединения новых молекул воды (Raymond, DeVries, 1977; De Vries, 1980, 1982). Под-

тверждением этого механизма действия служат данные, полученные при помощи сканирующей электронной микроскопии, которые позволили установить, что антифризы действительно адсорбируются на поверхности кристаллов льда, тормозя их рост.

Концентрация антифризов в жидкостях тела полярных рыб практически не меняется в течение года, поскольку температура среды меняется мало. У других животных изменение содержания антифризов в течение года носит сезонный характер. Синтез антифризов регулируется такими факторами как изменение температуры внешней среды, продолжительностью светового дня, а также гормонами гипофиза. У арктических рыб синтез антифризов запускается понижением температуры среды, а уменьшение их концентрации — сочетанием повышения температуры и удлинения светового дня (DeVries, 1980, 1982). В отношении гормональной регуляции синтеза антифризов следует отметить, что у гипофизэктомированной камбалы *Pseudopleuronectes americanus* синтез пептидного антифриза происходит не только зимой, но и летом (Hew, Fletcher, 1979).

Интересно, что мРНК, кодирующая синтез антифризов у камбалы *Pseudopleuronectes americanus*, появляется задолго до начала синтеза белка-антифриза, который экспрессируется в печени. Весной эта мРНК перестает выявляться уже за месяц до исчезновения антифриза. Таким образом, синтез антифризов у полярных рыб регулируется, вероятно, на уровне процессов транскрипции и трансляции (Lin, 1979; Lin, Long, 1980).

У членистоногих регуляция содержания антифризов осуществляется несколькими механизмами. У одних представителей этой группы животных концентрация антифризов регулируется сочетанием температуры и длины светового дня (жук *Meracantha contracta*), у других — изменением температуры среды (паук *Philodromus sp.*), а у третьих — только изменением продолжительности светового дня (жук *Dendroides canadensis*) (Duman, 1977, 1980). Очевидно, что для эффективного освоения живыми существами ниш с экстремальными температурными условиями необходимо участие всех видов биологических антифризов.

2. АДАПТАЦИИ К ВЫСОКИМ ТЕМПЕРАТУРАМ

Устойчивость живых существ к высоким температурам, приближающимся к 100 °С, а иногда и превышающим этот рубеж —

особый раздел в изучении биологии и биохимии экстремофильных организмов, поскольку отмеченные температуры обычно принято считать мало совместимыми с жизнью (Blochl, 1997; Rothschild, Mancinelli, 2001). При температурах, приближающихся к 100 °С, обычно денатурируют все белки и нуклеиновые кислоты, а степень текучести (жидкостности) мембранных структур увеличивается до летального уровня. Тем не менее, при таких температурах живут многие гипертермофильные организмы.

Большинство гипертермофильных организмов — археобактерии. Один из представителей этой группы *Pyrolobus fumarii* (Crenarchaeota), известный своей необычайной устойчивостью к высоким температурам, является нитратредуцирующим хемолитавтотрофом, который способен расти при рекордно высокой температуре, равной 113 °С. При этом один из ферментов данного микроорганизма — амилопуллулаза — проявляет активность при 142 °С (Blochl et al., 1997; Rothschild, Mancinelli, 2001).

Однако термофилы есть и среди фототрофных бактерий (цианобактерии, пурпурные и зеленые бактерии), эубактерий (*Bacillus*, *Clostridium*, *Thiobacillus*, *Desulfotomaculum*, *Thermus*, молочнокислые бактерии, актиномицеты, спирохеты и многие др.), а также археобактерии (*Pyrococcus*, *Therococcus*, *Thermoplasma*, *Sulpholobus* и метаногены). Среди эукариот верхний температурный предел (около 60 °С) характерен для некоторых простейших, водорослей, грибов. Для сосудистых растений температурный предел находится в районе 48 °С. Для рыб этот показатель находится в районе 40 °С и несколько выше. Некоторые виды карпозубиков (*Cyprinodon maculatus*), живут в источниках с температурой 42 °С.

Термостабильность белков

Важнейшей составной частью устойчивости термофильных организмов служит термостабильность белков. Стабильность белков при высоких температурах определяется многими факторами. Прежде всего, термостабильность определяется особенностями структуры самого белка, а также его взаимодействием с различными эффекторами (Александров, 1975, 1985; Argos et al., 1979; Privalov, 1979, 1982; Privalov et al., 1979; Janicke, 1991; Somero, 1995; Hochachka, Somero, 2002).

Очевидно, что термостабильность белков формируется на разных уровнях организации этих молекул и один из основных факторов их ста-

бильности — особенности первичной структуры белков. Более высокие уровни структуры, участвующие в формировании термостабильности, определяются особенностями их первичной структуры. Поэтому аминокислотные замены в белках влияют на все уровни их структуры и естественно, на термостабильность. Стабильность вторичной структуры (α-спирали, β-структуры), третичной структуры (конформация) и четвертичной структуры (взаимодействие субъединиц) определяется в конечном счете особенностями первичной структуры. В итоге стабильность молекулы белка определяется суммой таких слабых внутримолекулярных взаимодействий как водородные, ван-дер-ваальсовы связи и гидрофобные взаимодействия (Biesecker et al., 1977; Argos et al., 1979; Privalov, 1979, 1982; Walker et al., 1980; Janicke, 1991; Somero, 1995; Macedo-Ribeiro et al., 1996; Hochachka, Somero, 2002).

Уровень термостабильности белка определяется в значительной мере его вторичными структурами, прежде всего α-спиральными участками (Argos et al., 1979; Macedo-Ribeiro et al., 1996) и их стабильность меняется в первую очередь в результате аминокислотных замен. Высокая стабильность белков термофильных организмов как раз и определяется чаще всего заменами аминокислот, влияющими на стабильность α-спиральных участков, а также β-структур. Большинство упоминаемых выше механизмов, определяющих различия в термостабильности белков, являются следствием аминокислотных замен.

Значительный вклад в стабилизацию белковой молекулы вносят электростатические взаимодействия (Biesecker et al., 1977). Изучение свойств глицеральдегид-3-фосфатдегидрогеназы двух видов бактерий, значительно отличающихся температурным оптимумом активности, показало, что более высокая термостабильность у одного из видов обусловлена одной или двумя дополнительными электростатическими связями в этом ферменте. При изучении термоустойчивости альдегид-3-фосфатдегидрогеназы, ЛДГ и ферредоксина из термофильных и мезофильных бактерий было отмечено, что она обеспечивается суммарным вкладом малых взаимодействий в их молекулах (Argos et al., 1979). Прежде всего, в изученных белках из термофильных бактерий были обнаружены аминокислотные замены, повышающие стабильность α-спиралей и отчасти β-структур. Кроме того, существенную роль в стабилизации структуры белков играет степень их гидрофобности. Анализ пространственной структуры данных белков показал более высокую степень гидрофобности внут-

ренных участков этих молекул у термофилов, что приводит в итоге к стабилизации молекулы и повышению ее термостабильности.

Важное значение для термостабильности белков имеют также особенности четвертичной структуры, определяющей взаимодействие между белковыми субъединицами. Было показано, что более высокая термостабильность глицеральдегид-3-фосфатдегидрогеназы одного из видов бактерий определяется дополнительными ионными связями между субъединицами, а также дополнительными гидрофобными взаимодействиями в ядре его тетрамерной формы (Walker et al., 1980).

Термостабильность белков и в особенности белковых комплексов регулируется также полиаминами (Oshima, 1979). У термофильной бактерии *Thermus thermophilis* аппарат трансляции защищен от тепловой денатурации при помощи нескольких полиаминов, удаление которых приводит к снижению стабильности этого белкового комплекса. Отсутствие этих полиаминов ведет к практически полному подавлению синтеза белка уже при 50 °С, тогда как все другие компоненты аппарата трансляции проявляют более высокую термостабильность. Известно, что аппарат синтеза белка особо чувствителен к повышению температуры, поэтому для нормального взаимодействия отдельных его компонентов (мРНК, рРНК, тРНК, белковые факторы трансляции) требуются, вероятно, дополнительные защитные механизмы.

У термофильных бактерий модифицированы также тРНК (Oshima, 1979). В частности, у *Thermus thermophilis* обнаружена более высокая термостабильность тРНК. Было показано, что содержание гуанина и цитозина в тРНК термофильных бактерий выше по сравнению с мезофильными бактериями. Гуанин и цитозин, как известно, обладают большей термостабильностью, чем аденин и уридин. Поэтому более высокое содержание гуанина и цитозина в тРНК обеспечивает этому виду РНК более высокую термостабильность. Следует также отметить, что в тРНК *Thermus thermophilis* и других термофильных бактерий содержится модифицированный уридин — 5-метил-2-тиоуридин, который усиливает взаимодействие между основаниями в спиральной части тРНК, что увеличивает ее термостабильность (Oshima, 1979). Таким образом, перечисленные механизмы играют, по-видимому, основную роль в обеспечении термостабильности белков, белковых комплексов и тРНК, которые в свою очередь вносят решающий вклад в термостабильность термофильных организмов.

ДВИГАТЕЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ, ЭНЕРГЕТИЧЕСКАЯ СТОИМОСТЬ ДВИЖЕНИЯ, АКТИВНЫЙ ОБМЕН

1. ЭНЕРГЕТИЧЕСКАЯ СТОИМОСТЬ ДВИЖЕНИЯ

Уровень энергетического метаболизма подвержен влиянию множества внешних и внутренних факторов. Одним из основных факторов, определяющих уровень энергетики организма, служит его двигательная активность, под воздействием которой интенсивность дыхания может меняться во много раз. Энерготраты на движение зависят от двух основных параметров: мощности животного и сопротивления среды. Следовательно, при сравнении энергетической стоимости разных видов движения существенно являются сведения об особенностях среды, в которой перемещаются животные. Естественно, что при ходьбе или беге, при плавании и при полете затраты энергии, также как и характер зависимости энерготрат от скорости движения, существенно отличаются (Brett, 1964, 1965; Taylor et al., 1970; 1982; Tucker, Schmidt-Koenig, 1971; Tucker, 1973; Шмидт-Ниельсен, 1976, 1982, 1987; Проссер, 1977; Хочачка, Сомеро, 1977, 1988; Beamish, 1978; Шилов, 1985; Зотин, 1988; Hochachka, Somero, 2002).

Перемещение по земле

При ходьбе или беге энергия расходуется на преодоление сопротивления воздуха, на работу по поднятию и опусканию центра тяжести тела, на ускорение и замедление движения конечностей. Однако, самые большие затраты энергии связаны с собственно сокращением скелетных мышц, обеспечивающих движение, а также с рассеиванием энергии в организме в виде тепла. Затраты энергии у людей на преодоление сопротивления воздуха при беге по треку на средние дистанции составляют 7,5% от общих энерготрат на

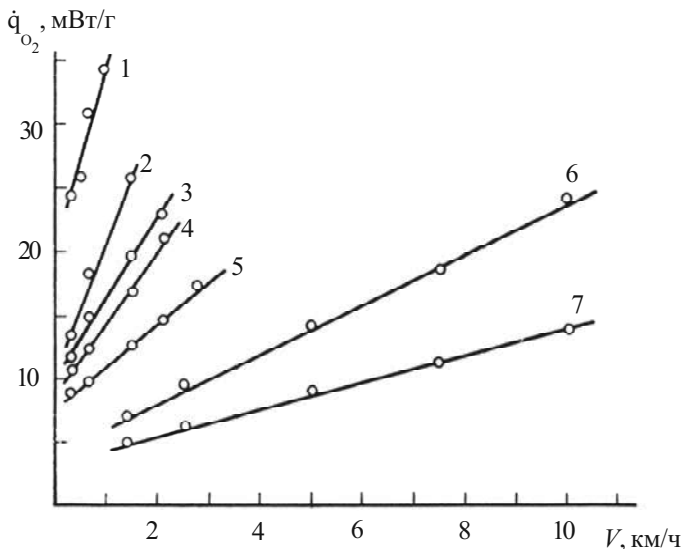


Рис. 23. Уровень интенсивности дыхания при изменении скорости бега млекопитающих: 1 — белая мышь *Mus musculus*; 2 — кенгуровый прыгун *Dipodomys merriami*; 3 — знамехвостый прыгун *Dipodomys spectabilis*; 4 — белая крыса *Rattus norvegicus*; 5 — голохвостый суслик *Citellus tereticaudus*; 6 — собака *Canus familiaris*; 7 — собака (Taylor et al., 1970)

движение. При ходьбе или беге с малой скоростью энерготраты на сопротивление воздуха ничтожны.

Таким образом, при ходьбе или беге наземных животных сопротивление воздуха незначительное. Зависимость интенсивности дыхания от скорости движения в этом случае носит линейный характер. Взаимосвязь интенсивности дыхания и скорости бега у некоторых видов млекопитающих (Taylor et al., 1970) представлена на рис. 23. Видно, что энерготраты (на единицу массы тела) линейно возрастают по мере увеличения скорости бега. У мелких млекопитающих это увеличение происходит значительно быстрее по сравнению с крупными. Линейная зависимость скорости движения показана, для многих видов млекопитающих (Tucker, 1970; Baudinette et al., 1976a, b; Raab, 1976; Taylor et al., 1982; Williams, 1983a, b), нелетающих птиц (Fedak et al., 1974; Van Kampen, 1976; Pinshow et al., 1977; Brackenbury et al., 1981; Taylor et al., 1982), рептилий (Bakker,

1972, 1975; Bennet, Dawson, 1976; Gleeson, 1979; Bennett, 1982; Rome, 1982), ракообразных (Herreid et al., 1983; Full, Harreid, 1984), насекомых (Full et al., 1979; Herreid et al., 1981), наземных моллюсков (Denny, 1980).

Следует отметить еще одну особенность линейной зависимости интенсивности дыхания от скорости бега. Если эту кривую продолжить до пересечения с осью ординат, отсеченная величина окажется выше уровня обмена покоя (Taylor et al., 1970). Данная особенность объясняется энерготратами животного на поддержание позы, необходимой для движения. Показано, что интенсивность дыхания у спокойно стоящего человека близка к величине, отсекаемой на оси ординат кривой, которая описывает энергетическую зависимость его бега (Шмидт-Ниельсен, 1982).

Еще одна особенность зависимости интенсивности дыхания от скорости перемещения связана с начальным участком данной кривой, описывающей затраты энергии у человека на ходьбу. Оказалось, что в диапазоне малых скоростей перемещения линейность

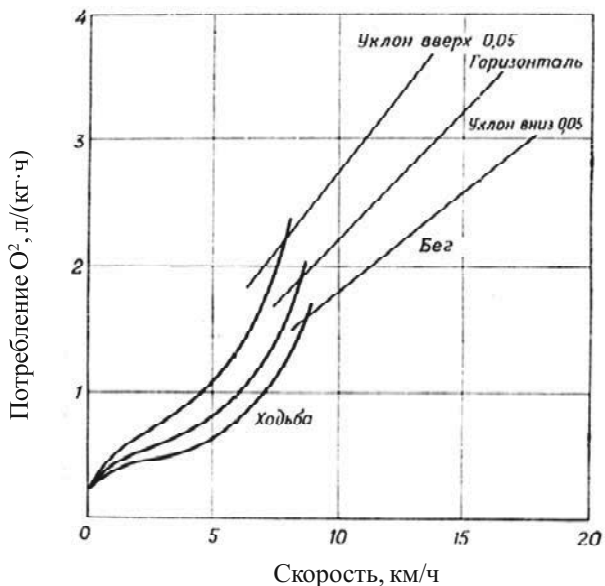


Рис. 24. Энерготраты у человека при ходьбе и беге по ровному месту со спуском и подъемом (Шмидт-Ниельсен, 1982)

между скоростью движения и энергозатратами не сохраняется (Margaria et al., 1963) (рис. 24). Как видно из этого рисунка, энергозатраты на ходьбу, в особенности с умеренной скоростью, не подчиняются линейной зависимости, характерной для бега. При увеличении скорости ходьбы интенсивность дыхания значительно возрастает и в точке пересечения с кривой для скорости движения выгоднее перейти на бег по соображениям экономии энергозатрат.

Для внутривидовых и межвидовых сравнений энергетическую стоимость движения выражают в количестве кислорода, затраченном на перемещение 1 кг массы на расстояние 1 км со скоростью, естественной для каждого вида (Taylor et al., 1970; Шмидт-Нильсен 1976, 1982, 1987). Следовательно, размерность энергетической стоимости движения выражается в $\text{мл O}_2 \cdot \text{кг}^{-1} \cdot \text{км}^{-1}$. Энергозатраты на бег зависят от массы тела животных: у крупных млекопитающих они ниже, чем у мелких (Taylor et al., 1970) (рис. 25). Крупное животное делает меньше шагов (и расходует меньше энергии) по сравнению с мелким для преодоления одинакового расстояния. Наклон линии регрессии для данной зависимости составляет примерно $-0,40$.

Данные для людей, также представленные на рис. 25, не попадают на линию регрессии. Первоначально предполагалось, что это

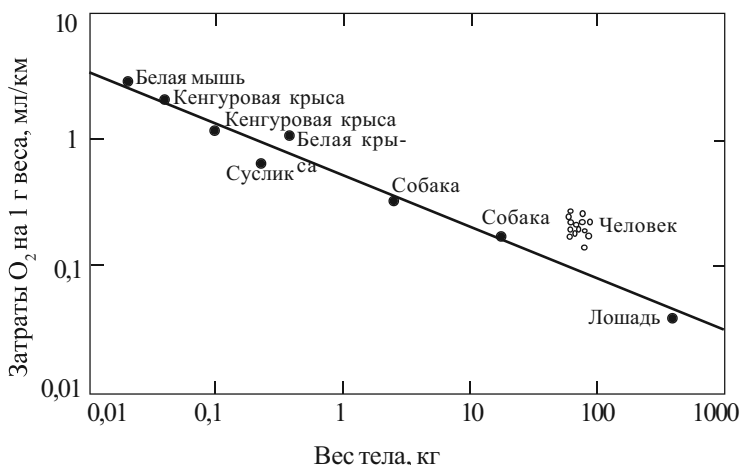


Рис. 25. Затраты энергии на бег в зависимости от массы тела у млекопитающих (Шмидт-Нильсен, 1976)

связано с различной энергетической стоимостью бега на четырех и на двух ногах (Fedak et al., 1974). Однако позднее при использовании большего числа видов не было найдено достоверных различий между перемещением на двух и на четырех ногах (Paladino, King, 1979; Fedak, Seeherman, 1979). Таким образом, различная энергетическая стоимость бега у человека и у других млекопитающих обусловлена иными причинами.

Следует отметить, что на приведенную выше линию регрессии, выражающую зависимость энергетической стоимости бега от массы тела млекопитающих, а также птиц, попадают и рептилии, метаболизм покоя которых примерно в 10 раз ниже по сравнению с птицами и млекопитающими тех же размеров (Bakker, 1972). Совпадает также количественный характер данной зависимости (угол наклона регрессии) для рептилий, птиц и млекопитающих. На эту линию регрессии попадают также животные с крайне малой массой тела: в частности, муравьи с массой от 3 до 36 мг (Jensen, Holm-Jensen, 1980). По-видимому, единый характер зависимости энергетической стоимости бега от массы тела, несмотря на значительные различия уровня дыхания в покое у разных животных, в способах их движения, в скоростях перемещения, а также в особенностях строения мышечной системы, является отражением пока неизвестного фундаментального принципа.

Плавание

В отличие от ходьбы или бега, при плавании животных в воде или по воде сопротивление среды существенно влияет на энергозатраты на движение. Следует учитывать также необходимость поддержания плавучести водных животных. Однако рыбы имеют практически нейтральную плавучесть (их плотность близка к плотности воды) и поэтому их энергозатраты на поддержание плавучести минимальные. На плывущую в воде рыбу действуют две составляющие сопротивления: одна связана с давлением, а другая — с трением. В первом случае речь идет о необходимости смещать воду при движении вперед, а во втором — об усилиях на преодоление вязкости воды (Brett, 1964, 1965; Шмидт-Нильсен, 1976, 1982, 1987; Проссер, 1977; Beamish, 1978).

Из этих соображений следует, что по мере увеличения скорости плавания энергозатраты должны значительно возрастать. При оцен-

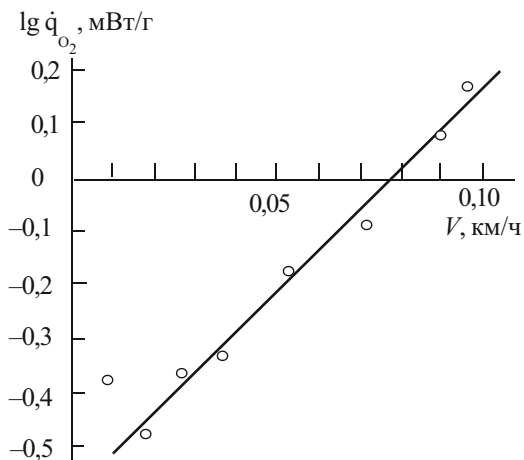


Рис. 26. Уровень интенсивности дыхания при изменении скорости плавания солнечной рыбы *Lepomis gibbosus* (Brett, Sutherland, 1965).

ке энерготрат на плавание следует учитывать, что сопротивление воды пропорционально квадрату скорости плавания. На примере рыб показано, что зависимость интенсивности дыхания от скорости плавания имеет нелинейный характер и выражается экспоненциальной функцией (Brett, 1964, 1965; Brett, Sutherland, 1965). На рис. 26 представлена зависимость интенсивности дыхания солнечника *Lepomis gibbosus* от скорости плавания. Данное соотношение в полулогарифмической шкале координат выражается линейной зависимостью. Сравнивая эти данные с затратами энергии на перемещение по земле, следует отметить, что линейный характер зависимости энерготрат от скорости бега и нелинейный — от скорости плавания связан, главным образом, с сопротивлением воды.

Энергетическая стоимость плавания рыб зависит от их размеров. Энерготраты на плавание снижаются по мере увеличения массы тела рыб. Эта зависимость показана для рыб одного вида (Brett, 1965), а также для разных видов этих животных (Beamish, 1978). В частности, снижение энерготрат по мере увеличения массы тела показано для нерки *Oncorhynchus nerca* (Brett, 1965) (рис. 27). Наклон линии регрессии для данной зависимости составляет примерно $-0,25$. В этой работе были использованы особи с 500-кратным

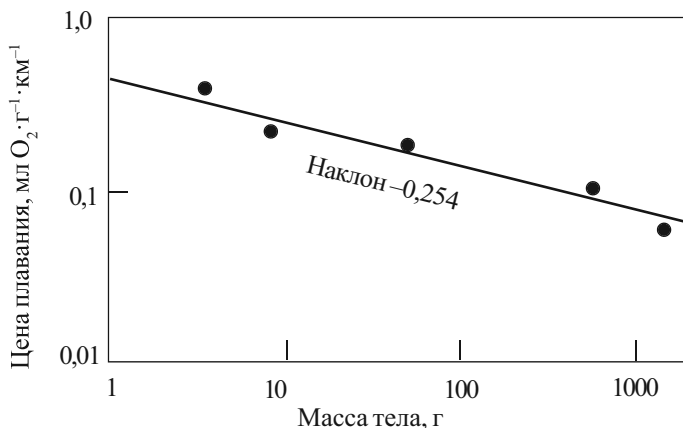


Рис. 27. Энерготраты на плавание у нерки *Oncorhynchus nerca* с разной массой тела (Шмидт-Нильсен, 1987)

изменением размеров. На данной модели была выявлена еще одна важная возрастная закономерность метаболизма. Речь идет об отношении максимальной интенсивности дыхания к стандартной (метаболический диапазон) у самых мелких и у самых крупных рыб. У самых мелких особей этот диапазон составлял 4, а у самых крупных — 16. Эти различия являются следствием увеличения относительной доли мышечной системы в онтогенезе и увеличением мощности животных в процессе увеличения массы тела.

Было проведено также межвидовое сравнение энергетической стоимости плавания в зависимости от массы тела рыб. Показано, что по мере увеличения размеров разных видов рыб энерготраты на плавание снижаются (Beamish, 1978) (рис. 28). Наклон линии регрессии для данной зависимости, как и при внутривидовом сравнении, равен примерно $-0,25$, что может свидетельствовать о наличии общих закономерностей, определяющих данную зависимость.

Чем определяется различная скорость плавания рыб? Морфофизиологические особенности рыб, обладающих различными скоростями плавания, заметно отличаются. Эти отличия касаются формы тела, строения плавников, особенностей системы газообмена, сердечно-сосудистой системы, мышечной системы и др. Энергетическая стоимость плавания определяется усилиями, затрачиваемыми на движение, т.е. связана с двигательными мышцами и энергетической обеспеченностью их функции. Для анализа этой

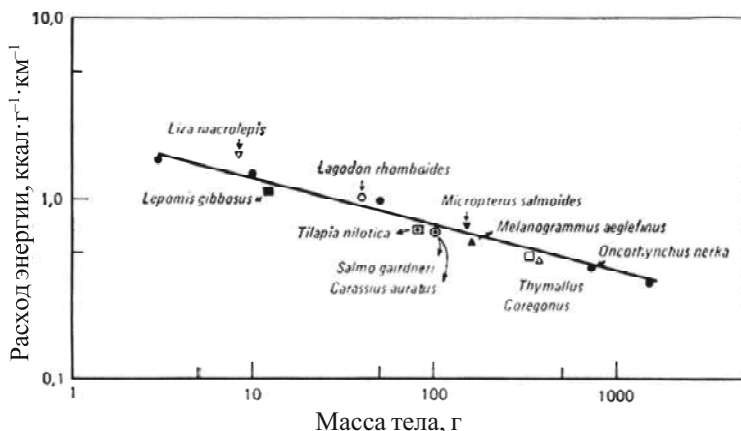


Рис. 28. Энерготраты на плавание в зависимости от массы тела различных видов рыб (Beamish, 1978)

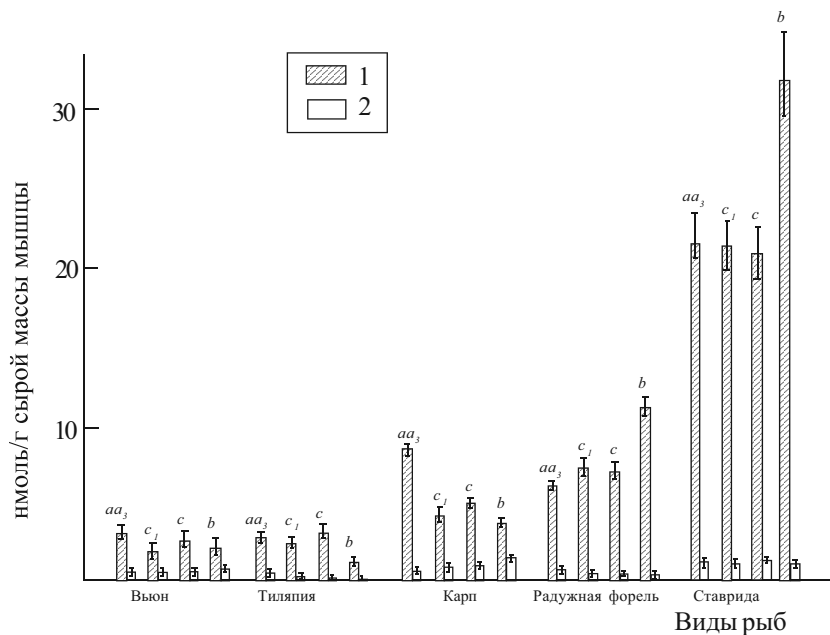


Рис. 29. Содержание цитохромов в скелетных мышцах рыб с различной скоростью плавания. 1 — красные мышцы; 2 — белые мышцы (Демин и др., 1989)

проблемы мы провели сравнительное изучение содержания цитохромов дыхательной цепи митохондрий в скелетных мышцах рыб, обладающих разной скоростью плавания (Демин и др., 1989) (рис. 29). Концентрация цитохромов в красных скелетных мышцах рыб возрастает в ряду: вьюн, тиляпия, карп, радужная форель, ставрида. Наименьшая концентрация цитохромов в мышцах характерна для вьюна и тиляпии — видов с относительно невысокой двигательной активностью, а наибольшая — для быстроплавающей ставриды, т.е. содержание этих компонентов дыхательной цепи митохондрий в скелетной мускулатуре рыб коррелирует с уровнем их двигательной активности. У рыб с различной скоростью плавания отличается также стехиометрические соотношения различных цитохромов дыхательной цепи митохондрий (Демин и др., 1989) (табл. 20).

Из этой таблицы видно, что такой стехиометрический показатель как соотношение цитохромов aa_3 и цитохрома b у относительно медленноплавающих (вьюн, тиляпия, карп) рыб значительно меньше 1, тогда как у быстроплавающих (радужная форель, ставрида) он составляет примерно 1,5. Эти особенности стехиометрии цитохромов дыхательной цепи митохондрий могут иметь отношение к эффективности аккумуляции энергии при разных скоростях плавания рыб.

Зависимость затрат энергии при плавании животных по поверхности воды также имеет экспоненциальный характер, как это показано, в частности, для утки (Prange, Schmidt-Nielsen, 1970) и американской норки (Williams, 1983a). Однако энергетическая стоимость

ТАБЛИЦА 20. Стехиометрические соотношения цитохромов в красных скелетных мышцах различных видов рыб (Демин и др., 1989)

Виды	Цитохромы			
	aa_3	c_1	c	b
Вьюн	1	0,64	0,84	0,66
Тиляпия	1	0,88	1,18	0,47
Карп	1	0,50	0,60	0,47
Радужная форель	1	1,17	1,15	1,77
Ставрида	1	0,99	0,97	1,48

плавания по поверхности воды птиц и млекопитающих, в том числе и людей, во много раз выше по сравнению с плаванием под водой (Шмидт-Ниельсен, 1976, 1982, 1987; Проссер, 1977; Шилов, 1985).

Как уже отмечалось, энерготраты на поддержание гидростатического равновесия рыб минимальные, поскольку они имеют практически нейтральную плавучесть. У множества видов рыб гидростатическое равновесие обеспечивается наличием плавательного пузыря. Какова экономия энерготрат на поддержание плавучести за счет плавательного пузыря? В нашей работе было проведено сравнительное изучение уровня интенсивности дыхания у рыб с плавательным пузырем и у особей, лишенных этого органа экспериментальным путем (Озернюк и др., 1988). Был разработан метод исключения плавательного пузыря у гуппи *Poecilia reticulata* без оперативного вмешательства. Для этого нерест самок проводился без их доступа к поверхности воды, что лишало новорожденных личинок возможности заполнения газом плавательного пузыря. Личинки, полученные таким способом, выдерживались без доступа к поверхности воды в течение 2 суток. За это время происходила атрофия протока ductus pneumaticus. Следует отметить, что морфологических отличий беспузырных рыб от контрольных не выявлено. Однако, беспузырные рыбы, выращенные до половозрелого состояния, отличались от контрольных особей несколько более замедленным темпом роста (на 5–10%) и более высокой плотностью тела. У рыб, лишенных плавательного пузыря и у контрольных особей был измерен уровень интенсивности дыхания (Озернюк и др., 1988) (табл. 21).

ТАБЛИЦА 21. Уровень интенсивности дыхания у гуппи, лишенных плавательного пузыря и у контрольных рыб (Озернюк и др., 1988)

№ серии опытов	Число опытов	Контроль		Опыт	
		М	s	М	s
1	6	0,218	0,024	0,236	0,018
2	6	0,180	0,016	0,193	0,015
3	6	0,191	0,023	0,236	0,025

Интенсивность дыхания у беспузырных рыб выше по сравнению с контрольными во всех сериях экспериментов. Данное превышение составляло в среднем 13%. Необходимо отметить, что у беспузырных гуппи уровень интенсивности дыхания выше, несмотря на их более низкую двигательную активность по сравнению с рыбами в контроле. Полученные результаты свидетельствуют о том, что более высокую интенсивность дыхания у рыб, лишенных плавательного пузыря, можно рассматривать как энерготраты, необходимые для поддержания гидростатического равновесия (нейтральной плавучести) у этих животных.

Полет

Полет как способ передвижения, является очень выгодным, исходя из численности летающих организмов. Более трех четвертей современных животных — летающие насекомые. Следует отметить, что способность летать возникала в процессе эволюции по меньшей мере четыре раза: у насекомых, у вымерших рептилий (птерозавров), у птиц и у млекопитающих. Размеры активно летающих животных варьируют в огромном диапазоне — от 1 мкг у очень мелких насекомых до более 10 кг у наиболее крупных летающих птиц (Шмидт-Ниельсен, 1982).

Летающие животные (прежде всего, птицы и насекомые) обладают комплексом приспособительных механизмов, обеспечивающих этот своеобразный вид движения. Данные механизмы формируются на морфологическом (анатомическом), физиологическом и метаболическом (энергетическом) уровнях. Большинство птиц прекрасно летают, однако самые крупные из них не способны к полету. Для большинства птиц характерен быстрый поступательный полет, тогда как мелкие птицы могут зависать на одном месте в течение довольно длительного времени. Крылатые насекомые пользуются своеобразным трепещущим и медленным, а не быстрым поступательным полетом. При этом энергетическая стоимость трепещущего полета в три раза выше по сравнению с машущим поступательным полетом. Очевидно, что особенности полета и птиц и насекомых обеспечиваются специфическими механизмами на уровне аэродинамических параметров этих животных, строения мышечной системы, физиологической регуляции и энергетического обеспечения полета (Шмидт-Ниельсен, 1976, 1982, 1987).

Энерготраты на полет состоят из двух основных составляющих. Первая — траты энергии на создание подъемной силы, равной массе тела. Вторая — энерготраты на создание тяги — силы, толкающей тело вперед, преодолевая сопротивление воздуха.

Птицы в полете испытывают сопротивление воздуха, связанное с трением и давлением. В этом отношении ситуация с полетом птиц напоминает ситуацию с плаванием рыб. Однако рыбы, обладая практически нейтральной плавучестью, тратят очень мало энергии на поддержание тела в толще воды, тогда как птицам нужно постоянно создавать подъемную силу, чтобы не падать. Птицы должны развивать подъемную силу, равную весу тела. Эти усилия требуют больших энерготрат. Подъемная сила, как и сопротивление, меняется при изменении формы крыльев, и в особенности угла атаки. При этом подъемная сила увеличивается пропорционально квадрату скорости движения в воздухе, а сопротивление воздуха обратно пропорционально квадрату скорости движения. Эти соотношения делают полет птиц с низкой скоростью очень дорогостоящим с точки зрения энерготрат (Шмидт-Ниельсен, 1976, 1982, 1987; Зотин, 1988).

Многочисленные исследования посвящены энергетической стоимости полета на примере птиц (Tucker, 1970, 1972; Schmidt-Nielsen, 1972; Bernstein et al., 1973; Шмидт-Ниельсен, 1976, 1982, 1987; Hudson, Bernstein, 1983; Calder, 1984), летучих мышей (Thomas, Suthers, 1972; Thomas, 1975), насекомых (Krogh, Weis-Fogh, 1951; Weis, Fogh, 1964, 1972; Heath et al., 1971). Зависимость энергетической стоимости полета птиц от скорости полета выражается в большинстве случаев параболической зависимостью, а иногда линейной, или близкой к линейной (Bernstein et al., 1973; Thomas, 1975; Hudson, Bernstein, 1983) (рис. 30). Наиболее отчетливо параболический характер данной зависимости продемонстрирован на примере волнистого попугайчика (Tucker, 1968) (рис. 31). Наименьшая интенсивность дыхания для этого вида птиц отмечена при скорости полета 35 км/час. Однако для того, чтобы преодолеть некоторое расстояние, скорость полета должна быть несколько быстрее — для волнистого попугайчика это 40 км/час. Для определения оптимальной скорости полета из начала координат проводят касательную к кривой параболической зависимости интенсивности дыхания.

Параболическая зависимость интенсивности дыхания от скорости полета связана, по мнению Шмидт-Ниельсена (1976, 1982, 1987),

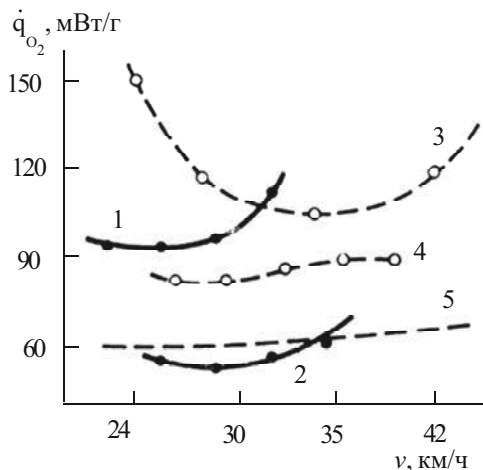


Рис. 30. Уровень интенсивности дыхания при изменении скорости полета летучих мышей (1, 2) и птиц (3–5). 1 — *Phyllostomus hastatus*; 2 — *Pteropus gouldii*; 3 — *Melopsittacus undulatus*; 4 — *Corvus ossifragus*; 5 — *Larus atricilla* (Thomas, 1975)

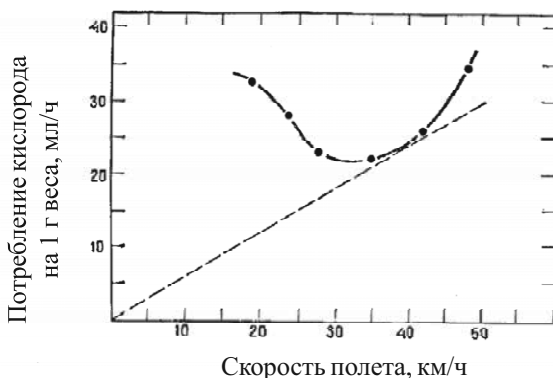


Рис. 31. Зависимость интенсивности дыхания от скорости полета волнистого попугайчика *Melopsittacus undulatus* (Шмидт-Нильсен, 1982)

с аэродинамическими параметрами летающих животных, прежде всего, с положением крыльев (углом атаки) у птиц по отношению к потоку воздуха (Tucker, 1968; Bernstein et al., 1973; Hudson, Bernstein,

1983). Параболическая зависимость интенсивности дыхания от скорости полета птиц означает, что энергозатраты возрастают не только при повышении скорости передвижения, но и при понижении, что связано, как отмечалось выше, с особенностями изменения подъемной силы и сопротивления воздуха при увеличении скорости полета (Hudson, Bernstein, 1983; Шмидт-Ниельсен, 1987).

Существуют ли максимальные размеры тела птиц, выше которых активный машущий полет невозможен? Эту проблему следует рассматривать с точки зрения энергетической стоимости полета, которая зависит от массы тела. Известно, что метаболическая (рассчитанная) мощность, необходимая для полета, возрастает пропорционально массе тела, а располагаемая (реальная) мощность летящей птицы увеличивается несколько медленнее (Шмидт-Ниельсен, 1976, 1982, 1987) (рис. 32). Из рис. 32 следует, что рассчитанная мощность в зависимости от массы тела возрастает с наклоном 1,0, а располагаемая мощность — с наклоном 0,72. Точка пересечения этих зависимостей (в районе 10 кг) соответствует приблизительно массе тела наиболее крупных летающих птиц. Насколько эти расчеты соответствуют реальной ситуации в природе? Африканская дрофа (*Ardeotis kori*) — одна из самых крупных птиц, способных к полету, весит около 13 кг, т.е. мало отличается от расчетной массы,

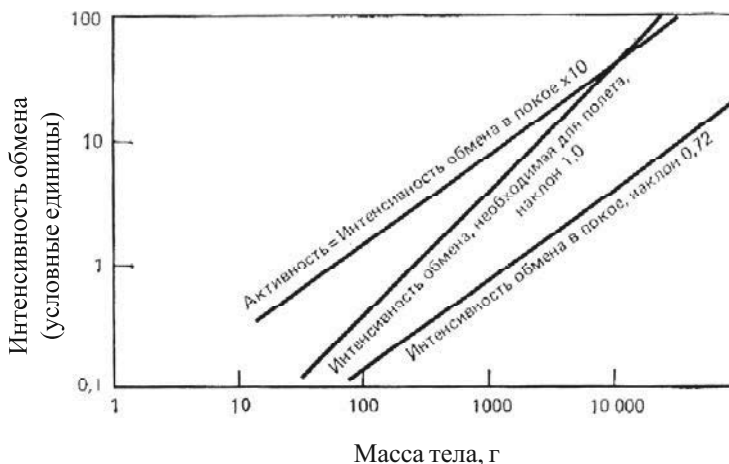


Рис. 32. Мощность (интенсивность обмена), необходимая для полета птицы в сравнении с располагаемой мощностью (Шмидт-Ниельсен, 1987)

соответствующей примерно 10 кг. Эта вид живет на земле, летает редко и на очень малые расстояния. Полет других крупных птиц — грифов и альбатросов — нельзя назвать активным и поступательным, поскольку они используют парение на ветру или в восходящих потоках теплого воздуха.

Существенный интерес представляет сравнение полета птиц и насекомых. Выше уже отмечалось, что эти летающие животные находятся в совершенно разных размерных диапазонах. Если масса тела птиц варьирует в диапазоне от 2–3 г до 10 кг и более, то у насекомых этот диапазон располагается в другой части размерной шкалы: от 20–25 мкг (у некоторых мелких насекомых 1 мкг) до 25–30 г. Строение летательной мускулатуры у этих животных также значительно отличается. Существенные отличия характерны также для аэродинамики и типов полета птиц и насекомых. Тем не менее, все данные, которые касаются зависимости энергетической стоимости полета насекомых от массы тела, попадают на линию регрессии (являются ее продолжением) этой зависимости для птиц (Шмидт-Ниельсен, 1976, 1987) (рис. 33).

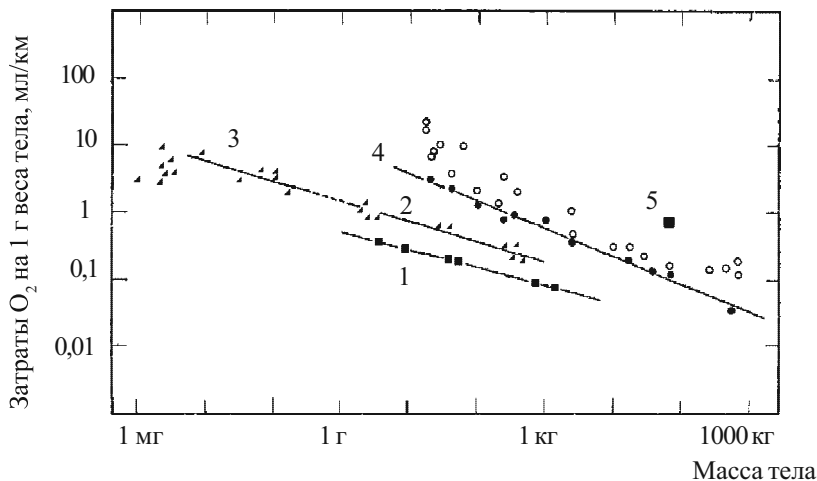


Рис. 33. Энерготраты на движение животных, оцениваемые по количеству кислорода, необходимого для перемещения 1 г массы тела на расстояние 1 км. 1 — рыбы, 2 — птицы, 3 — насекомые, 4 — млекопитающие, 5 — человек (Шмидт-Ниельсен, 1976)

Для оценки затрат энергии на различные виды движения птиц было проведено сравнительное изучение интенсивности дыхания при полете этих животных, при ходьбе пингвинов (Pinshow et al., 1977), беге страусов (Tayler et al., 1971a; Fedak, Seeherman, 1979) и других птиц (Fedak et al., 1974; Taylor et al., 1982). Оказалось, что энерготраты на полет существенно ниже по сравнению с другими видами движения птиц.

Значительный интерес представляет сравнение минимальной энергетической стоимости различных видов движения: бега, плавания и полета. Эта величина связана аллометрической зависимостью с массой тела. (Tayler et al., 1970, 1982; Bakker, 1975; Baudinette et al., 1976a, b; Fedak, Seeherman, 1979; Gleeson, 1979; Herried et al., 1981; Bennet, 1982; Шмидт-Ниельсен, 1982, 1987; Calder, 1984; Зотин, 1988) (рис. 33). Аллометрическая зависимость энергетической стоимости движения от массы тела может быть выражена соотношением

$$c_m = a M_b^{-b}$$

где c_m — энергетическая стоимость движения, M_b — масса тела, a и b — константы.

Из этого соотношения, установленного для всех видов движения, следует, что наибольшие минимальные затраты энергии характерны для бега, а наименьшие для плавания, тогда как полет занимает промежуточное положение. Следует подчеркнуть, что речь идет о минимальных энерготратах на движение. При увеличении скорости движения из-за растущего сопротивления среды энерготраты животных на перемещение в воде существенно выше по сравнению с бегом или ходьбой.

2. МАКСИМАЛЬНЫЙ ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ ОБМЕН

Величина максимального энергетического обмена, который достигается при высокой двигательной активности, а также при воздействии внешних и внутренних факторов на организм, играет большую роль в жизнедеятельности животных, определяя их возможности в различных ситуациях и состояниях. Эта величина позволяет судить о метаболических возможностях организма, что имеет существенное значение в экстремальных ситуациях. О мак-

симальном энергетическом обмене судят на основании сравнения интенсивности дыхания животных и человека при максимальной физической нагрузке и в состоянии покоя. Для определения максимального обмена анализируют зависимость интенсивности дыхания от скорости бега, плавания или полета животных (Проссер, 1977; Шмидт-Ниельсен, 1987; Зотин, 1988).

Максимальный энергетический обмен, как и стандартный обмен, зависит от массы тела животных. Уровень максимального обмена возрастает по мере увеличения массы животного (Brody, 1945; Винберг, 1956; Wilkie, 1959; Brett, 1965; Farmer, Beamish, 1969; Berger et al., 1970; Pasquis et al., 1970; Berger, Hart, 1971; Calder, 1974, 1984; Thomas, 1975; Bennet, Bawson, 1976; Casey, 1976; Bartholomew, Casey, 1978; Дольник, 1978, 1981; Taylor, Weibel, 1980; Taylor et al., 1980; Langman et al., 1981; Bennett, 1982; Гаврилов, Дольник, 1983; Шмидт-Ниельсен, 1982, 1987; Зотин, 1988). Аллометрическая зависимость максимального обмена от массы тела животных имеет вид

$$Q_m = a M_b^k,$$

где Q_m — скорость максимального потребления кислорода; M_b — масса тела; a и k — коэффициенты.

ТАБЛИЦА 22. Значения коэффициентов a и k в уравнении зависимости максимального обмена от массы тела для некоторых классов позвоночных (Зотин, 1988)

Класс	a , мВт/г	k	Автор, год
Костистые рыбы	4,9	0,75	Винберг, 1956
	16,0	0,82	Bennett, Dawson, 1976
Рептилии	10,0	0,77	Bennet, 1982
	151	0,73	Pasquis et al., 1970
Млекопитающие	228	0,79	Pasquis et al., 1970
	167	0,79	Taylor, Weibel, 1980
	102	0,84	Taylor et al., 1980
	118*	0,82	Baudinette et al., 1976f
	356	0,79	Hart, Berger, 1972
Птицы	221	0,65	Calder, 1974
	330	0,72	Гаврилов, Дольник, 1983

* Сумчатые

Значения коэффициента a в данном уравнении, отражающего уровень максимального обмена, были рассчитаны для разных классов позвоночных. Отмечена тенденция к увеличению коэффициента a в ряду: рыбы — рептилии — птицы и млекопитающие (табл. 22).

Увеличение значения коэффициента a у гомойотермных животных по сравнению с пойкилотермными, приведенное в таблице, коррелирует с изменением коэффициента a в уравнении зависимости стандартного обмена от массы тела у этих двух групп организмов. Следует отметить, что соотношение максимального и стандартного обмена, обсуждавшееся в течение многих лет, послужило основой для появления нового понятия в экологической биоэнергетике — метаболического диапазона (Шмидт-Ниельсен, 1987). Метаболический диапазон можно рассматривать как энергетический потенциал организма, используемый во многих ситуациях и состояниях, прежде всего экстремальных.

3. МЕТАБОЛИЧЕСКИЙ ДИАПАЗОН

Взаимосвязь максимального и стандартного энергетического обмена животных отмечалась давно (Brody, 1945; Wilkie, 1959; Дольник, 1968, 1978; Ломов, 1975; Шмидт-Ниельсен, 1976, 1987; Проссер, 1977; Зотин, 1988). По мнению этих авторов, максимальный обмен зависит от величины стандартного обмена и между этими параметрами наблюдается постоянное соотношение. Это соотношение, получившее название *метаболического диапазона* (Шмидт-Ниельсен, 1987), имеет вид:

$$D_M = \frac{Q_m}{Q_{st}}$$

где D_M — метаболический диапазон, Q_m — максимальный энергетический обмен, Q_{st} — стандартный обмен. Это соотношение вытекает из известных аллометрических уравнений для стандартного ($Q_{st} = aM_b^k$) и максимального ($Q_m = aM_b^k$) обмена.

При изучении метаболического диапазона принципиальным является вопрос о том, можно ли считать величину D_M универсальной константой, или она имеет различные значения у разных групп животных, зависящие, например, от экологических особенностей или других причин. Ответ на этот вопрос можно получить при помощи

ТАБЛИЦА 23. Метаболический диапазон (D_M)
у разных видов животных (Зотин, 1988)

Систематические группы животных	D_M
Насекомые (18 видов)	12,0±1,1
Костистые рыбы (12 видов)	9,4±0,7
Амфибии (4 вида)	7,3
Рептилии (30 видов)	8,9±0,5
Птицы (28 видов)	10,3±0,6

анализа экспериментальных данных, полученных для разных систематических групп животных. В табл. 23 приведены значения параметров стандартного и максимального обмена у разных видов животных (Донцова, Зотин, 1980; Зотин, 1988).

Как видно из табл. 23, величина D_M у представителей разных систематических групп животных отличается, однако, эти отличия не слишком большие. Эти отличия не зависят от систематического положения той или иной группы животных, а также от массы тела (Зотин, 1988). Следует отметить, что наибольшие значения метаболического диапазона отмечены для насекомых и птиц, т.е. животных с наиболее высоким уровнем двигательной активности (Дольник, 1968; Зотин, 1988). Важно, что коэффициент a в уравнении зависимости стандартного обмена от массы тела также имеет наиболее высокие значения среди беспозвоночных у насекомых, а среди позвоночных у птиц. Таким образом, больший метаболический диапазон для летающих животных — насекомых и птиц по сравнению с другими группами, не выглядит неожиданным, учитывая их мощность.

Величина метаболического диапазона пойкилотермных животных зависит от температуры среды. (Fry, 1947; Хочачка, Сомеро, 1988) (рис. 34). Это означает, что характер температурной зависимости для стандартного и для активного энергетического обмена отличается. Из рис. 34 видно, что наибольшая разница между активным и стандартным обменом молодого серебряного карася наблюдается при температурах, близких к оптимальным. Из этих данных следует, что для определения метаболического диапазона необходимо знать температурную зависимость активного и стандартного обмена.

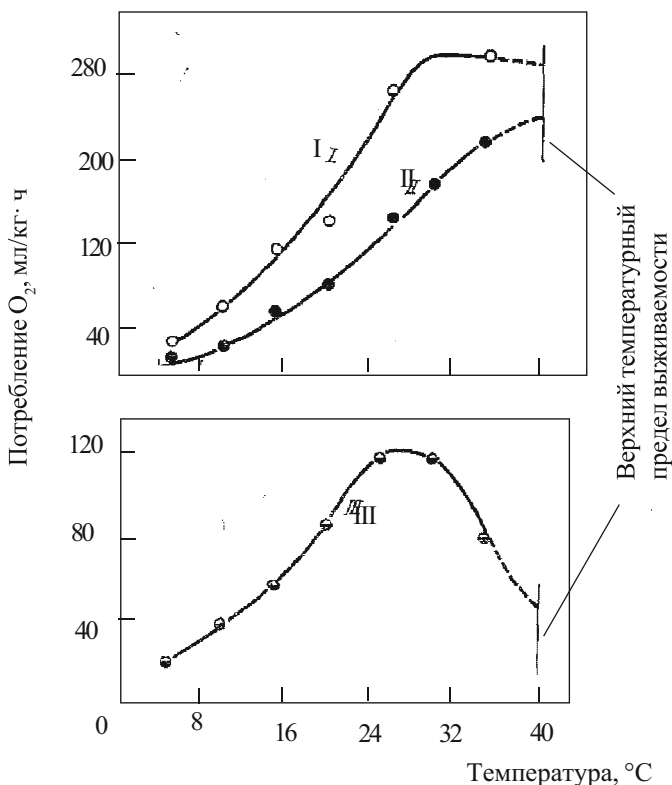


Рис. 34. Потребление кислорода молодью серебряного карася в период активности (I) и в условиях стандартного обмена (II) при различных температурах. Нижняя кривая (III) показывает разность между активным и стандартным обменом, которая соответствует затрате энергии при физической нагрузке (Хочачка, Сомеро, 1988)

Таким образом, метаболический диапазон животных, свидетельствующий о потенциальной мощности энергетического обмена в условиях больших физических нагрузок, имеет важное значение для обитания в естественных условиях, прежде всего, в борьбе за выживание. Метаболический диапазон животных может служить важным фактором естественного отбора.

4. БИОЭНЕРГЕТИКА МЫШЦ, ОБЕСПЕЧИВАЮЩИХ РАЗЛИЧНЫЕ ВИДЫ ДВИЖЕНИЯ

Различные способы движения животных обеспечиваются несколькими типами мышц. Эти мышцы отличаются особенностями строения, силой и частотой сокращения, а также затратами энергии на сокращение. Два основных вида мускулатуры - поперечно-полосатая (скелетная и сердечная) и гладкая (стенки кровеносных сосудов, бронхов, кишечника, матки, мочевого пузыря и др.), отличаются по своим морфологическим, физиологическим и метаболическим характеристикам. Разделение поперечнополосатых мышц на быстрые (белые) и медленные (красные) волокна дает возможность значительно варьировать сокращение разных групп мышц, обеспечивая различный характер и скорость двигательной активности тех или иных организмов (Проссер, 1977; Шмидт-Ниельсен, 1982). Быстрые и медленные мышечные волокна называют фазическими и тоническими соответственно, подчеркивая различия в

ТАБЛИЦА 24. Максимальная сила сокращения мышц
у разных животных (Шмидт-Ниельсен, 1982)

Животное	Мышца	Сила сокращения, кг/см ²
Кольчатый червь <i>Arenicola</i>	Стенка тела	3
Двустворчатый моллюск <i>Anodonta</i>	Мышца-замыкатель	5
Двустворчатый моллюск <i>Mytilus</i>	Передний ретрактор биссуса	4,5
Осьминог <i>Octopus</i>	Ретрактор воронки	5,1
Саранча <i>Locusta</i>	Мышца задней пары ног	4,7
Кузнечик <i>Decticus</i>	Сгибатель голени	5,9
Дрозофила <i>Drosophila</i>	Летательные мышцы	5
Лягушка <i>Rana</i>	Передняя большеберцовая мышца (20 °С)	4,4
Кролик	Скелетные мышцы (37 °С)	5
Человек	Икроножная мышца (произвольное сокращение)	4,2

силе и скорости их сокращения. Поперечнополосатая и гладкая мускулатура, быстрые и медленные, или фазические и тонические мышцы отличаются по соотношению аэробного и анаэробного энергетического метаболизма, активности определенных групп ферментов, содержанию тех или иных субстратов (Хочачка, Сомеро, 1988; Hochachka, Somero, 2002).

Следует отметить, что максимальная сила сокращения мышц у разных животных (от червей и моллюсков до человека) отличается, однако эти различия невелики (Шмидт-Ниельсен, 1982) (табл. 24).

Разная скорость сокращения этих мышц определяется различным характером их иннервации: фазическая мускулатура иннервируется крупными нервными волокнами со скоростью проведения нервных импульсов от 8 до 40 м/с, что обеспечивает быстрое сокращение. Напротив, тонические мышцы иннервируются тонкими нервными волокнами, проводящими нервные импульсы с более медленной скоростью от 2 до 8 м/с. Расслабление тонических мышц протекает в 50 раз медленнее, чем фазических (Проссер, 1977; Hochachka, Somero, 2002).

Особенности мускулатуры различных животных

Существенный интерес представляет анализ морфофункциональных и метаболических характеристик мышц животных, обладающих уникальными характеристиками двигательной активности и энергетического обмена. Такие особенности свойственны головоногим моллюскам и летающим насекомым, для которых характерен самый высокий среди беспозвоночных уровень энергетического метаболизма (Дольник, 1968, Зотин, Зотин, 1988). Кроме того, важные функциональные и метаболические особенности присущи мускулатуре других беспозвоночных и позвоночных: гладким мышцам-аддукторам, смыкающим створки раковин, мышцам-аддукторам клешни ракообразных, а также мышцам прыгающих животных (клопы, саранча, жуки-щелкуны, галаго – представители полуобезьян и некоторые другие животные).

Головоногие моллюски. У головоногих моллюсков отмечен самый высокий среди водных беспозвоночных уровень энергетического метаболизма. В частности, уровень интенсивности дыхания кальмаров столь же высокий, как у быстроплавающих лососей. Большинство

головоногих моллюсков способны выполнять длительные мышечные нагрузки большой интенсивности. Они могут совершать и быстрые кратковременные передвижения и совершать длительные нерестовые миграции (несколько тысяч километров), используя для этого своеобразный для животных реактивный тип плавания. Мышечная система этих животных, а также их энергетический обмен обладают рядом существенных особенностей.

Мускулатура мантии кальмара имеет своеобразное строение: с метаболической точки зрения она подобна слоеному пирогу (Mommssen et al., 1981). В наружном и внутреннем мышечных слоях мантии преобладают процессы аэробного энергетического метаболизма, а для внутреннего слоя характерно доминирование анаэробного метаболизма. В качестве субстрата анаэробного энергетического обмена используется гликоген, концентрация которого в мантийной мускулатуре сравнима с его запасами у позвоночных животных. В качестве субстрата аэробного метаболизма в мышцах головоногих моллюсков используются белки и большой пул свободных аминокислот, среди которых важная роль отводится пролину (Mommssen et al., 1981; Хочачка, Сомеро, 1988).

Использование мантийной мускулатурой кальмаров свободных аминокислот и белка в качестве источника энергии для дальних миграций напоминает ситуацию с энергообеспечением анадромных нерестовых миграций лососевых рыб. Однако, у лососевых доминирующая роль в использовании свободных аминокислот как энергетических субстратов отводится не пролину, а аланину (Hochachka, Fields, 1983; Hochachka, Somero, 2002). В мышцах головоногих моллюсков фосфагеном служит аргининфосфат, образование которого катализируется аргининфосфокиназой.

Следует отметить, что гладкая мускулатура мантии осьминогов и кальмаров, обеспечивающая реактивное движение в воде, сокращается необычайно быстро: от 0,1 до 0,2 с. Для гладких мышц это очень быстрое сокращение, необходимое, по-видимому, для реактивного движения данных животных. Столь быстрое сокращение мышц головоногих моллюсков требует больших энергозатрат. Гладкие мышцы беспозвоночных и, в частности, головоногих моллюсков несколько отличаются по составу от гладкой мускулатуры позвоночных. В гладких мышцах этих животных содержится тропмиозин А — белок, который больше нигде не встречается

(Шмидт-Ниельсен, 1982). Модификации тропомиозина, участвующего в регуляции мышечного сокращения, связаны, по-видимому, со спецификой сократительного акта у этих животных. Таким образом, комплекс морфологических, физиологических и метаболических особенностей мускулатуры головоногих моллюсков обеспечивает им своеобразный тип плавания и необычайно высокий уровень энергетического обмена.

Двустворчатые моллюски. Двустворчатые моллюски, в отличие от головоногих, обладают низкой двигательной активностью и, как следствие, уровень энергетического метаболизма у них невысокий. При этом многие группы гладких мышц двустворчатых моллюсков способностью к медленному длительному сокращению. К такому типу относятся мышцы-аддукторы, смыкающие створки раковин данных животных. Следует отметить, что у этих видов моллюсков, помимо гладких мышечных волокон, содержатся и поперечнополосатые, необходимые для быстрого сокращения. Однако длительное сокращение, при помощи которого створки раковины удерживаются закрытыми, обеспечивается гладкими мышцами.

При медленном и длительном сокращении, которое может продолжаться многие часы, мышцы потребляют мало энергии. Предполагается, что замыкательные мышцы после укорочения переходят в состояние «зацепления», означающее, что состояние сокращения в дальнейшем поддерживается за счет небольших энергозатрат. Фаза расслабления мышц-аддукторов у двустворчатых моллюсков очень растянута и может длиться часами (Шмидт-Ниельсен, 1982).

У некоторых моллюсков (например, мидии *Mytilus edulis*) низкие энергозатраты на сокращение мышц-замыкателя связаны также с анаэробными условиями, в которые часто попадают эти животные. Литоральные моллюски, как отмечалось выше, в определенных условиях (при анаэробнозе) способны к переключению аэробного энергетического метаболизма на анаэробный (Хочачка, Сомеро, 1988; Hochachka, Somero, 2002) и низкие энергозатраты делают такое переключение менее рискованным.

Ракообразные. Для мышц ракообразных также характерны некоторые важные особенности, связанные с их строением и функционированием, прежде всего, с силой сокращения. В наибольшей

степени это относится к мышцам-аддукторам клешни, которые могут развивать значительную силу. Мышечным волокнам клешни краба или омара свойственно перистое расположение. В этом случае мышечные волокна идут не параллельно направлению создаваемой ими внешней силы, а под углом. Данная особенность дает мышцам краба большое механическое преимущество: перистая мышца в объеме клешни имеет более короткие волокна и большее их количество по сравнению с параллельно расположенными волокнами. Такое строение аддуктора клешни позволяет развивать силу примерно в два раза большую, чем при параллельном расположении мышечных волокон.

Еще одно важное свойство мускулатуры ракообразных связано с особенностями их иннервации. У этих животных вся мышца иннервируется лишь несколькими или даже одним аксоном, благодаря чему она функционирует как единое целое, а градация ответов создается при помощи изменения частоты нервных импульсов. По этой причине одна и та же мышца может функционировать и как медленная, и как быстрая, в зависимости от получаемой импульсации (Шмидт-Ниельсен, 1982).

Насекомые. Мускулатура насекомых имеют ряд существенных особенностей, связанных с их функциями при различных способах передвижения. Скелетные мышцы у насекомых разделяются на два основных типа: летательные и мышцы конечностей. Между этими типами мышц нет значительных различий, хотя их функционирование заметно отличается. Основные различия между ними определяются метаболическими особенностями, прежде всего, спецификой энергетического обмена. В частности, в мышцах конечностей насекомых, совершающих прыжки, энергообеспечение в очень большой степени зависит от гидролиза фосфагенов (аргининфосфата), а также анаэробного гликолиза. Концентрация аргининфосфата в мышцах насекомых, в частности, в мускулатуре конечностей очень высокая (Яковлев, 1983) (табл. 25).

В отличие от мышц конечностей, летательная мускулатура насекомых приспособлена к эффективному функционированию в аэробных условиях. В связи с этой особенностью, у некоторых насекомых лактатдегидрогеназа в летательных мышцах практически полностью выключена из метаболических процессов, а окислительно-

ТАБЛИЦА 25. Содержание аргининфосфата в мышцах некоторых беспозвоночных (Яковлев, 1983)

Животное	Мышцы	Аргининфосфат
Речной рак	Клешни	13,7
	Брюшка	16,0
Кузнечик	Конечностей	37,4
	Крыльев	24,3
Саранча	Конечностей	21,0
	Крыльев	20,0
Полевой скакун	Торакса	39,0

восстановительный баланс во время аэробного функционирования мышц поддерживается за счет активности а-глицерофосфат-дегидрогеназы (Хочачка, Сомеро, 1988).

Важные особенности энергообеспечения летательных мышц насекомых связаны также с продолжительностью полета. При недолгом полете (около одного часа) некоторых насекомых (например, ос, пчел) источником энергии служат углеводы: трегалоза или гликоген. Кроме того, у этих насекомых функционирует механизм усиления цикла трикарбоновых кислот за счет высокой активности пируваткарбоксилазы в мышцах, которая дополнительно обеспечивает в конечном счете субстратами этот метаболический цикл. У насекомых, адаптированных к длительному полету, в качестве энергетического субстрата используется смесь углеводов и жиров, или только жиры. Каждый из этих механизмов может использоваться у одного и того же животного в зависимости от длительности полета, как это имеет место, например, у саранчи.

В отношении полета насекомых следует отметить, что если у многих из них (бабочек, стрекоз, саранчи) частота взмахов крыльев небольшая и каждое сокращение происходит в ответ на нервный импульс, то у мелких насекомых (мух, ос, пчел, жуков, комаров, некоторых клопов) крылья совершают от 100 до 1000 взмахов в секунду (Шмидт-Ниельсен, 1982). Такая частота слишком высокая для прохождения отдельного нервного импульса, контролирующего каждое мышечное сокращение. Поэтому у мелких насекомых нервные импульсы приходят к мышцам с меньшей частотой, чем происходит сокращение. Было показано, что в некоторых слу-

чаях на каждый нервный импульс насекомое совершало до 40 взмахов крыльев. Очевидно, что такая частота мышечных сокращений требует огромных энергозатрат. Следует отметить важнейшую особенность летательных мышц насекомых — их сокращение происходит в ответ на растяжение.

У этих насекомых мышцы груди прикрепляются не к крыльям, а к стенке груди. Эти мышцы образуют вертикальную и горизонтальную группы, которые, сокращаясь, меняют форму груди, что вызывает растяжение определенной группы летательных мышц. Таким образом, у насекомых сокращение летательных мышц начинается с изменения формы груди. Поэтому эластичную грудь летящего насекомого сравнивают с механическим осциллятором, который функционирует благодаря постоянному притоку энергии. Основная часть мышечной работы во время полета связана с преодолением сопротивления взмахам крыльев, которые обеспечивают движение в воздухе.

Перечисленные особенности строения, физиологической регуляции и метаболизма мышечной системы насекомых обеспечили им наиболее высокую среди наземных беспозвоночных интенсивность энергетического обмена. Необычайно высокий уровень энергетического метаболизма дает насекомым очень много преимуществ в природных условиях, что может служить одной из причин их огромного видового разнообразия и колоссальной численности.

Прыгающие животные

Мышечная система многих прыгающих животных обладает рядом уникальных особенностей, поражающих своей эффективностью в отношении параметров прыжков, прежде всего, их высоты. В каждом случае речь идет о специфических чертах строения и функционирования мускулатуры, которые обеспечивают этим животным необычайные способности к прыжкам. Наиболее удивительные примеры морфофункциональных и метаболических адаптаций отмечены среди прыгающих насекомых: блох, жуков-щелкунов, саранчи.

Блохи. Блохи и кузнечики способны совершать прыжки, превышающие часто в 50 раз длину их тела. Наиболее поразительным выглядит сравнение высоты прыжка у некоторых насекомых и у человека. Не менее удивительны различия и в отношении таких

параметров прыжка как ускорение, путь ускорения, скорость при отрыве от субстрата и др. (Шмидт-Ниельсен, 1982) (табл. 26).

ТАБЛИЦА 26. Механические характеристики прыжков с места у насекомых и человека (Шмидт-Ниельсен, 1982)

	Блоха (<i>Pulex</i>)	Жук-щелкун (<i>Athous</i>)	Саранча (<i>Schistocerca</i>)	Человек
Масса тела	0,49 мг	40 мг	3 г	70 кг
Высота прыжка, см	20	30	59	60
Путь ускорения, см	0,075	0,077	4	40
Скорость при отрыве, см/с	190	240	340	343
Время ускорения (время до отрыва), с	0,00079	0,00064	0,00235	0,233
Ускорение, см/с ²	241000	374000	14500	1471
Ускорение относи- тельно ускорения силы тяжести, g	245	382	15	1,5

Из табл. 26 следует, что для животного такой массы, как блоха, время отрыва составляет меньше 1 мс, путь ускорения составляет лишь 0,75 мм, а среднее ускорение в момент отрыва превышает 2000 м/с², что соответствует примерно 200g. Однако мышцы не способны сокращаться так быстро и, следовательно, блоха, исходя их приведенных табл. 26 характеристик, не может прыгать так, как это имеет место в действительности.

Оказалось, что это насекомое для прыжка использует принцип катапульты: запасает энергию в упругой белковой структуре (названной *резилином*), по своим механическим характеристикам напоминающей каучук. Эта структура расположена у основания задних ног. Сжатие резилина осуществляется при помощи относительно медленных мышц, а его растяжение происходит очень быстро с к.п.д. близким к 100%. Упругая отдача в этом случае выполняет роль катапульты и сообщает животному очень большое ускорение, необходимое для прыжка.

Жук-щелкун. Мышечная система жука-щелкуна также имеет ряд специфических особенностей, обеспечивающих этим насеко-

мым способность к уникальным прыжкам. Жуки-щелкуны, лежа на спине, без участия ног могут подпрыгивать на высоту до 30 см. При этом в момент отрыва от субстрата ускорение может достигать почти 400g. Такие прыжки возможны благодаря особенностям строения грудных сегментов: наличию специального выступа на первом грудном сегменте, который ограничивает сокращение крупной прыгательной мышцы, что приводит к увеличению ее напряжения и в итоге она функционирует как пружина. При соскальзывании выступа, ограничивающего сокращение прыгательной мышцы, тело жука сгибается со щелчком и накопленная в этой мышце энергия создает мгновенную силу, необходимую для отрыва насекомого от субстрата. Установлено, что в момент щелчка центр тяжести жука поднимается примерно на 0,6 мм всего за 0,5 мс.

Этого времени недостаточно для сокращения прыгательной мышцы. Очевидно, что размеры жука-щелкуна (как и блохи) слишком малы для того, чтобы его мускулатура могла придать телу необходимое ускорение за столь короткий промежуток времени. Выход из этой ситуации обеспечивается механизмом в виде накопления энергии в прыгательной мышце жука-щелкуна, а для блохи – в виде эластичной белковой структуры резилина.

Галаго. Среди позвоночных и, в частности, среди млекопитающих также есть виды, способные на очень высокие прыжки. В частности, представитель приматов малый галаго – принадлежащий к полуобезьянам, обладает рекордными прыжками. Это небольшое тропическое животное массой около 250 г, способно прыгать с места на 2,25 м, что в три раза выше прыжка с места у человека. Такая способность галаго связана с их крупными прыгательными мышцами, которые составляют почти 10% от массы тела, что почти в два раза больше, чем у человека, а также с высокоспециализированным в отношении прыжков строением тела, прежде всего конечностей.

Следовательно, различные способы прыжков у тех или иных животных обеспечиваются комбинацией разных механизмов: от конструктивных особенностей строения тела прыгающих организмов, особенностей мышечной системы и ее метаболизма до конкретных специфических для каждой группы животных адаптаций,

связанных с аккумуляцией и тратами энергии в мышцах, а также физиологической регуляцией энергетического обмена. Очевидно, что способность этих приматов к столь мощным прыжкам служит важной поведенческой особенностью, создающей определенные преимущества для обитателей тропических джунглей.

Быстрые и медленные мышцы позвоночных животных

Дифференцировка мускулатуры на быстрые (белые) и медленные (красные) мышечные волокна наиболее отчетливо представлена у позвоночных. Очевидно, что сочетание эти двух типов мышц, обеспечивающее варьирование силы и продолжительности их сокращения, позволяет животным осуществлять различные типы движений. У большинства позвоночных эти два типа мышечных волокон смешаны в составе мышц в различных соотношениях, а у рыб они локализованы практически раздельно (Проссер, 1977; Шмидт-Ниельсен, 1982; Озернюк, 1992, 2003).

Медленные скелетные мышцы, обладающие аэробным типом энергетического обмена, способны переносить длительные нагрузки при невысокой скорости сокращения. Эти мышцы обильно васкуляризованы, для них характерна высокая концентрация митохондрий и, следовательно, активность окислительных ферментов, а также содержание цитохромов. Красный цвет медленных мышечных волокон связан с высокой концентрацией в них миоглобина, запасующего кислород. У животных, совершающих дальние миграции, например тунцов — первоклассных крейсерских пловцов на огромные расстояния, содержание быстрых мышечных волокон значительно выше, чем у других рыб. Для обеспечения того или иного способа двигательной активности животного существенное значение имеет также локализация этого типа мышц. Например, у рыб медленные мышечные волокна локализованы в районе боковой линии и простираются вдоль всего тела, что позволяет этим мышцам с наибольшей эффективностью участвовать в локомоции.

Для быстрых скелетных мышц характерен анаэробный тип метаболизма с преобладанием углеводного обмена в качестве источника энергии. Однако, медленные и быстрые мышечные волокна отличаются не только типом энергетического метаболизма, но и характером сократительной активности, поскольку главное отличие связано с особенностями сокращения этих мышц. Легкие цепи мио-

зина у этих двух типов мышечных волокон, также как и тяжелые цепи, кодируются разными генами, а это означает, что данные белки имеют разную первичную, а следовательно, и пространственную структуру. Эти отличия служат основой различного характера сокращения двух типов мышц.

Быстрые мышечные волокна обладают высокой скоростью сокращения и быстрой утомляемостью. Эти мышцы играют решающую роль в выполнении резких мышечных сокращений, характерных для броскового плавания у рыб или прыжков у наземных животных. Таким образом, тот или иной способ передвижения, в частности, способ плавания у рыб, связан с соотношением и локализацией быстрых и медленных мышечных волокон.

Таким образом, двигательная активность животных, будучи одним из важнейших факторов, оказывающих влияние на уровень энергетического метаболизма, существенно дополняет наши представления о потенциальной мощности организма животных в различных условиях и состояниях. Энергетическая стоимость различных видов подвижности и изменения уровня активного обмена в тех или иных экологических условиях свидетельствуют о значительной потенциальной мощности системы энергообеспечения у различных животных, независимо от их таксономического статуса. Существенной особенностью активного обмена животных следует считать его корреляцию с уровнем стандартного метаболизма. Различный уровень энергетического обмена у тех или иных животных коррелирует с особенностями строения и метаболизма их мышечной системы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Экологическая биоэнергетика как раздел экологической биохимии, анализирует особенности энергетического метаболизма животных, обитающих в различных экологических условиях и испытывающих влияние как комплекса природных факторов, так и отдельных меняющихся компонентов среды. Способность энергетического метаболизма адаптироваться к различным типам природной среды или к воздействиям того или иного фактора удивительна. Различные экологические факторы вызывают изменения не только скорости метаболических процессов, но и их направленности и характера.

В адаптациях организмов к тем или иным факторам среды или к комплексу природных факторов участвуют практически все метаболические системы. При этом меняется характер экспрессии генов, скорость биохимических реакций, количество и активность ферментов, катализирующих отдельные звенья метаболизма, состояние мембранных структур, гормональный контроль метаболических процессов, особенности физиологической регуляции энергетического обмена. Главная особенность адаптаций энергетического метаболизма животных к различным условиям среды – компенсаторная направленность изменений тех или иных параметров. Эта особенность позволяет сглаживать резкие воздействия отдельных экологических факторов на энергетический обмен, что способствует в конечном счете выживаемости особей в более широком диапазоне внешних условий.

Две основных стратегии энергетического обмена, свойственные пойкилотермным и гомойотермным животным, предопределили комплекс адаптационных метаболических механизмов, которые позволяют этим организмам существовать в большом диапазоне внешних условий. Если макромолекулы (в первую очередь белки) пойкилотермных способны значительно варьировать свою структуру (включая и первичную структуру) под воздействием тех или иных факторов среды, то у гомойотермных основной адаптационный механизм, связанный с очень большими энерготратами, направлен на поддержание постоянства температуры тела.

Важнейшим разделом экологической биоэнергетики является переключение метаболических путей под воздействием факторов среды. Регуляция такого типа осуществляется обычно при радикальных изменениях внешних условий, например, при переходе животных из аэробных условий в анаэробные, что влечет за собой переключение окислительного типа метаболизма на анаэробный путь расщепления углеводов. Этот пример демонстрирует удивительную пластичность метаболических путей живых существ.

Широкий спектр вариаций метаболических ответов животных на меняющиеся условия среды лишний раз подчеркивает идею пластичности обмена веществ. Таким образом, метаболические адаптации к различным условиям среды и, прежде всего, адаптации энергетического обмена, позволяют организмам существовать в самых разнообразных условиях среды, часто несовместимых с жизнью. Основные закономерности энергетического обмена животных в различных экологических условиях позволяют глубже понять особенности метаболической пластичности, свойственной живым существам.

- Александров В.Я.* 1975. Клетки, макромолекулы и температура. Л.: Наука. 253 с.
- Александров В.Я.* 1985. Реактивность клеток и белки. Л.: Наука. 317 с.
- Алексеева Т.А.* 1987. Влияние температуры на потребление кислорода зародышами радужной форели // Онтогенез. Т. 18. С. 308–312.
- Алексеева Т.А., Озернюк Н.Д.* 1987. Энергетический обмен и обмен и температурный оптимум развития вьюна // Журн. общ. биологии. Т. 48. С. 525–531.
- Алимов А.Ф.* 1975. Интенсивность обмена у пресноводных двустворчатых моллюсков // Экология. Т. 1. С. 10–20.
- Антипчук Ю.П., Соболева А.Д.* 1976. Эволюция респираторных систем. Новосибирск: Наука. 207 с.
- Аррениус С.* 1925. Количественные законы в биологической химии. М.: Л.: Госиздат. 123 с.
- Барбашова З.И.* 1960. Акклиматизация к гипоксии и ее физиологический механизм. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 216 с.
- Барбашова З.И.* 1970. Динамика повышения резистентности организма и адаптивных реакций на клеточном уровне в процессе адаптации к гипоксии // Успехи физиол. наук. Т. 1. С. 70–88.
- Баркрофт Д.* 1937. Основные черты архитектуры физиологических функций. М.-Л.: Наука.
- Беклемишев В.Н.* 1944. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М.: Сов. наука. 492 с.
- Бергельсон Л.Д.* 1975. Биологические мембраны. Гипотезы и факты. М.: Наука.
- Бергер В.Я.* 1986. Адаптации морских моллюсков к изменениям солености среды. Л.: Наука. 214 с.
- Большаков В.Н.* 1972. Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. М.: Наука. 200 с.
- Вант-Гофф Я.Г.* Очерки по химической динамике. Л.: Химтеориздат. 178 с.
- Винберг Г.Г.* 1950. Интенсивность обмена и температурная адаптация // Журн. общ. биологии Т. 11. С. 367–380.
- Винберг Г.Г.* 1956. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск: Изд-во Белорус. ун-та. 256 с.
- Винберг Г.Г.* 1961. Новые данные об интенсивности обмена у рыб // Вопр. ихтиол. Т. 1. С. 157–165.
- Винберг Г.Г.* 1983. Температурный коэффициент Ван-Гоффа и уравнение Аррениуса в биологии // Журн. общ. биологии. Т. 44. С. 31–42.

- Владимирова И.Г., Зотин А.А.* 1985. Зависимость скорости дыхания простейших от температуры и веса тела // Журн. общ. биологии. Т. 46. С. 165–173.
- Владимирова И.Г., Зотин А.А.* 1994. Стандартный обмен в классе амфибий / Изв. РАН. Сер. биол. Т. 1. С. 81–92.
- Гаврилов В.М., Дольник В.Р.* 1983. Расход энергии в полете в зависимости от веса тела птиц // Сообщ. прибалт. ком. по изуч. миграции птиц. № 15. С. 66–82.
- Галанцев В.П.* 1977. Эволюция адаптаций ныряющих животных. Л.: Наука. 190 с.
- Гиляров М.С.* 1970. Закономерности приспособлений членистоногих к жизни на суше. М.: Наука. 276 с.
- Демин В.И., Андросова И.М., Озернюк Н.Д.* 1989. Адаптации энергетического обмена у рыб: влияние скорости плавания температуры на цитохромную систему скелетных мышц // Докл. АН СССР. Т. 308. С. 241–246.
- Демин В.И., Андросова И.М., Озернюк Н.Д.* 1990. Возрастные изменения цитохромной системы и особенности ее строения у рыб // Докл. АН СССР. Т. 315. С.1492–1497.
- Детлаф Т.А.* 2001. Температурно-временные закономерности развития пойкилотермных животных. М.: Наука. 211 с.
- Детлаф Т.А., Детлаф А.А.* 1960. О безразмерных характеристиках продолжительности развития в эмбриологии // Докл. АН СССР. Т. 134. С. 199–202.
- Догель В.А.* 1938. Сравнительная анатомия беспозвоночных. М.: Сов. наука. 600 с.
- Дольник В.Р.* 1968. Энергетический обмен и эволюция животных // Успехи соврем. биологии. Т. 66. С. 276–293.
- Дольник В.Р.* 1978. Энергетический метаболизм и размеры животных: Физиологические основы соотношения между ними // Журн. общ. биологии. Т. 39. С. 805–815.
- Дольник В.Р.* 1981. Биоэнергетика современных животных и происхождение гомеотермии // Журн. общ. биологии. Т. 42. С. 60–74.
- Донцова Г.В., Зотин А.А.* 1980. Зависимость максимального дыхания от веса тела и уровня стандартного обмена // Термодинамика и кинетика биологических процессов. М.: Наука. С. 282–294.
- Евгеньев М.Б., Шейнкер В.Ш., Левин А.В., Брауде-Золотарева Т.И., Шупте Н.Г., Караев К.К., Ульмасов Х.А.* 1987. Молекулярные механизмы адаптации к гипертермии у высших организмов. 1. Синтез белков теплового шока в клетках культуры различных видов шелкопряда и в гусеницах // Молекуляр. биология. Т. 21. С. 484–494.
- Жеденов В.Н.* 1961. Легкие и сердце животных и человека. М.: Высшая школа. 178 с.

- Зиничев В.В., Зотин А.И. 1988а. Зависимость суммарного потребления кислорода от температуры на разных стадиях развития тихоокеанской кеты // Онтогенез. Т. 19. С. 217–220.
- Зиничев В.В., Зотин А.И. 1988б. Избираемая температура и оптимум развития у предличинок и личинок кеты *Oncorhynchus keta* // Вопр. ихтиологии. Т. 28. С. 164–166.
- Зотин А.И. 1999. Термодинамическая основа реакций организмов на внешние и внутренние факторы. М.: Наука. 1988. 272 с.
- Зотин А.И., Зотин А.А. 1999. Направление, скорость и механизмы прогрессивной эволюции. М.: Наука. 320 с.
- Зотин А.И., Криволицкий Д.А. 1982. Скорость и направление эволюционного процесса организмов // Журн. общ. биологии. Т. 43. С. 3–13.
- Зотин А.И., Озернюк Н.Д. 1966. Влияние температуры на дыхание и уровень АТФ в период дробления яиц выюна // ДАН СССР. Т. 171. С. 1002–1004.
- Зотин А.А., Озернюк Н.Д. 2002. Температурная компенсация дыхания у легочных моллюсков (Pulmonata) родов *Arion* и *Deroceros*, обитающих в Заполярье и в умеренной климатической зоне // Известия РАН. Серия биол. № 5. С. 576–580.
- Зотин А.А., Озернюк Н.Д. 2004. Особенности роста миили обыкновенной *Mytilus edulis* Белого моря // Известия РАН. Серия биол. № 4. С. 459–464.
- Зотин А.А., Озернюк Н.Д. 2004. Возрастные изменения потребления кислорода мидией обыкновенной *Mytilus edulis* Белого моря // Известия РАН. Серия биол. № 5. С. 566–569.
- Иванов К.П. 1972. Биоэнергетика и температурный гомеостазис. Л.: Наука. 172 с.
- Иванов К.П. 1990. Основы энергетики организма. Т. 1. Общая энергетика, теплообмен и терморегуляция. Л.: Наука. 307 с.
- Иванов К.П. 2001. Основы энергетики организма. Т. 3. СПб.: Наука. 275 с.
- Иванов К.П. 2004. Основы энергетики организма. Т. 4. Энергоресурсы организма и физиология выживания. СПб.: Наука. 254 с.
- Ивлев В.С. 1959. Опыт оценки эволюционного значения уровней энергетического обмена // Журн. общ. биологии. Т. 20. С. 94–103.
- Ивлева И.В. 1972. Влияние температуры на скорость метаболизма пойкилотермных животных // Успехи совр. биологии. Т. 73. С. 134–155.
- Ивлева И.В. 1981. Температура среды и скорость энергетического обмена у водных животных. Киев: Наукова Думка. 232 с.
- Камлюк Л.В. 1974. Энергетический обмен у свободноживущих плоских и кольчатых червей и факторы, его определяющие // Журн. общ. биологии. Т. 35. С. 874–885.
- Клячко О.С., Озернюк Н.Д. 1991. Температурные адаптации метаболизма: влияние температуры на кинетические свойства лактатдегидрогеназы (Км) во время развития разных видов рыб // Докл. АН СССР. Т. 319. С.

- Клячко О.С., Озернюк Н.Д. 1995. Биохимические механизмы адаптации зародышей разных видов рыб // Докл. Академии наук. Т. 345. С. 427–430.
- Кляшторин Л.Б. 1982. Водное дыхание и кислородные потребности рыб. М.: Легпищепром. 168 с.
- Крепс Е.М. Липиды клеточных мембран. Л.: Наука. 1981. 340 с.
- Кривошеев В.Г., Бурмакин В.Н. 1971. Изменчивость адаптивных морфофизиологических признаков полевок с широкими и узкими ареалами // Биологические проблемы Севера. Магадан. С. 5–36.
- Лозовская Е.Р., Левин А.В., Евгеньев М.Б. 1982. Тепловой шок у дрозофилы и регуляция активности генома // Генетика. Т. 18. С. 1749–1762.
- Ломов И.А. 1975. О законе поверхности Рубнера. Количественные аспекты роста организмов. М.: Наука. С. 181–184.
- Матюхин В.А. 1973. Биоэнергетика и физиология плавания рыб. Новосибирск: Наука. 154 с.
- Матюхин В.А., Нешумова Т.В., Черепанова В.А. 1988. Энергетика мышечной деятельности млекопитающих. Новосибирск: Наука. 158 с.
- Медников Б.М. 1977. Температура как фактор развития // Внешняя среда и развивающийся организм. М.: Наука. С. 7–52.
- Меерсон Ф.З. 1981. Адаптация, стресс и профилактика. М.: Наука. 274 с.
- Озернюк Н.Д. 1978. Рост и воспроизведение митохондрий. М.: Наука. 263 с.
- Озернюк Н.Д. 1989. Принцип минимума энергии в онтогенезе и канализованность процессов развития // Онтогенез. Т. 20. С. 117–127.
- Озернюк Н.Д. 1992. Механизмы адаптаций. М.: Наука. 272 с.
- Озернюк Н.Д. 1993. Принципы минимизации метаболизма и оптимальные условия развития видов // Известия РАН. Серия биол. № 1. С. 8–15.
- Озернюк Н.Д. 2000а. Температурные адаптации. М.: Изд-во МГУ. 205 с.
- Озернюк Н.Д. 2000б. Биоэнергетика онтогенеза. М.: Изд-во МГУ. 264 с.
- Озернюк Н.Д. 2003. Феноменология и механизмы адаптационных процессов. М.: Изд-во МГУ. 215 с.
- Озернюк Н.Д. 2004. Онтогенетические температурные адаптации ферментов пойкилотермных животных // Успехи совр. биологии. Т. 124. С. 534–541.
- Озернюк Н.Д., Булгакова Ю.В. 1997. Стандартный метаболизм у рыб и круглоротых: эволюционные и экологические закономерности // Известия АН. Сер. биол. № 5. 571–579.
- Озернюк Н.Д., Лелянова В.Г. 1985. Особенности энергетического обмена в раннем онтогенезе рыб и амфибий // Журн. общ. биол. Т. 46. С. 778–785.
- Озернюк Н.Д., Лелянова В.Г. 1987. Факторы, определяющие изменение уровня интенсивности дыхания в раннем онтогенезе радужной форели // Докл. АН СССР. Т. 292. С. 1510–1512.
- Озернюк Н.Д., Прокофьев Е.А. 1989. Влияние температуры на энергетичес-

- кий обмен тилипий в связи с определением температурного оптимума у эктотермных животных // Докл. АН СССР. Т. 306. С. 1512–1514.
- Озернюк Н.Д., Клячко О.С., Полосухина Е.С., Ермолаева Л.П., Овсянникова О.Е.* 1994. Температурные адаптации метаболизма у пойкилотермных животных на разных этапах онтогенеза на примере ферментов углеводного обмена // Изв. Акад. Наук. Серия биол. № 4. С. 519–527.
- Озернюк Н.Д., Булгакова Ю.В., Демин В.И., Андросова И.М., Стельмащук Е.В.* 1993. Механизмы эволюционных и онтогенетических температурных адаптаций метаболизма у пойкилотермных // Изв. РАН. Сер. биол. № 5. С. 703–713.
- Озернюк Н.Д., Цветков В.И., Прокофьев Е.А.* 1988. Определение энерготрат на поддержание гидростатического равновесия у гуппи. (К оценке энергетической значимости ароморфоза) // Доклады АН СССР. Т. 301. С. 241–243.
- Пастухов Ю.Ф., Максимов А.Л., Хаскин В.В.* 2003. Адаптация к холоду и условиям Субарктики. Магадан. Т.1. 373 с.
- Проссер Л.* 1977. Сравнительная физиология животных. М.: Мир. Т. 1. 608 с.; Т. 2. 571 с.
- Проссер Л., Браун Ф.* 1967. Сравнительная физиология животных. М.: Мир. 766 с.
- Руттенбург С.О.* 1953. Химическая терморегуляция у некоторых видов крыс в связи с их географическим распространением // Опыт изучения регуляции физиологических функций. М.-Л.: Изд-во АН СССР. Т. 2. С. 35–45.
- Савина М.В.* 1992. Механизмы адаптации тканевого дыхания в эволюции позвоночных. СПб.: Наука. 200 с.
- Савина М.В., Маслова Г.М., Бакланова С.М., Демин В.И.* 1981. Исследование цитохромов в соматической и сердечной мышцах миноги // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. Т. 17. С. 246–252.
- Северцов А.Н.* 1939. Морфологические закономерности эволюции. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 610 с.
- Северцов А.С., Соколов В.Е.* 1972. Дыхание бесхвостых амфибий и его роль в эволюции низших наземных позвоночных // Зоол. журн. Т. 51. С. 1361–1369.
- Северцов А.С., Соколов В.Е.* 1974. Соотношение дыхательных поверхностей в газообмене хвостатых амфибий и его значение в эволюции группы // Зоол. журн. Т. 53. С. 402–411.
- Сидоров В.С.* 1983. Экологическая биохимия рыб: Липиды. Л.: Наука. 240 с.
- Слоним А.Д.* 1952. Животная теплота и ее регуляция в организме млекопитающих. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 325 с.
- Слоним А.Д.* 1961. Основы общей экологической физиологии млекопитающих. М.-Л.: Изд-во АН СССР.

- Слоним А.Д. 1971. Экологическая физиология животных. М.: Высшая школа. 448 с.
- Слоним А.Д. 1982. Термические адаптации и температурная компенсация у гомойотермных организмов // Экологическая физиология животных / Слоним А.Д. и др. (ред.) Л.: Наука. Т. 3. С. 41–47.
- Слоним А.Д. 1986. Эволюция терморегуляции. Л.: Наука. 76 с.
- Слоним А.Д. Температура среды обитания и эволюция температурного гомеостаза // Физиология терморегуляции. Л.: Наука. 1984. С. 378–440.
- Строганов Н.С. 1962. Экологическая физиология рыб. М.: Изд-во МГУ. 444 с.
- Суценья Л.М. 1962. Интенсивность дыхания ракообразных. Киев: Наук. Думка. 196 с.
- Уэст Дж. 1988. Физиология дыхания. М.: Мир. 200 с.
- Хаскин В.В. 1975. Энергетика теплообразования и адаптация к холоду. Новосибирск: Наука. 200 с.
- Хочачка П., Сомеро Дж. 1977. Стратегия биохимической адаптации. М.: Мир. 398 с.
- Хочачка П., Сомеро Дж. 1988. Биохимическая адаптация. М.: Мир. 567 с.
- Хлебович В.В. 1981. Акклимация животных организмов. Л.: Наука. 135 с.
- Шилов И.А. 1985. Физиологическая экология животных. М.: Высшая школа. 328 с.
- Шмальгаузен И.И. 1939. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 386 с.
- Шмальгаузен И.И. 1964. Происхождение наземных позвоночных. М.: Наука. 271 с.
- Шмидт-Ниельсен К. 1976. Как работает организм животного. М.: Мир. 140 с.
- Шмидт-Ниельсен К. 1982. Физиология животных: Приспособление к среде. М.: Мир. 414 с.
- Шмидт-Ниельсен К. 1987. Размеры животных: почему они так важны? М.: Мир. 259 с.
- Якименко М.А. 1984. Длительная адаптация организма человека и животных к холоду // Физиология терморегуляции. Л.: Наука. С. 223–236.
- Яковлев Н.Н. 1983. Химия движения. Л.: Наука. 189 с.
- Adams C., Rinne R.W. 1982. Stress protein formation: gene expression and environmental interaction with evolutionary significance // Intern. Rev. Cytol. Vol. 79. P. 305–315.
- Argos P., Rossmann M.G., Gray U.M. et al. 1979. Thermal stability and protein structure // Biochemistry. Vol. 18. P. 5698–5703.
- Arrigo A.-P. 1980. Investigation of the function of the heat shock proteins in *Drosophila melanogaster* tissue culture cells // Mol. Gen. Genet. Vol. 176. P. 517–524.
- Ashburner M., Bonner J.J. 1979. The induction of gene activity in *Drosophila* by heat shock // Cell. Vol. 17. P. 241–254.

- Bakker R.T. 1972. Locomotor energetics of lizards and mammals compared // *Physiologist*. Vol. 15. P. 76.
- Bakker R.T. 1975. Experimental and fossil evidence for the evolution of tetrapod bioenergetics // *Perspectives in biophysical ecology* / D.M.Gates, R.B. Schmerl (eds.) Heidelberg: Springer. P. 365–399.
- Bartholomew G.A., Casey T.M. 1978. Oxygen consumption of moths during rest, preflight warm-up, and flight in relation to body size and wing morphology // *J. Exp. Biol.* Vol. 76. P. 11–25.
- Baudinette R.V., Nagle K.A., Scott R.A.D. 1976a. Locomotory energetics in dasyurid marsupials // *J. Comp. Physiol.* Vol. 109. P. 149–168.
- Baudinette R.V., Nagle K.A., Scott R.A.D. 1976b. Locomotory energetics in a marsupial (*Antechinomys spenceri*) and a rodent (*Notomys alexis*) // *Experimentia*. Vol. 32. P. 583–585.
- Beamish F.W. 1978. Swimming capacity. *Fish Physiology* / W.S. Hoar, D.J. Randall (eds.). New York Academy press. Vol. 7. P. 101–187.
- Bennett J.A. 1960. A comparison of selective methods and a test of the pre-adaptation hypothesis // *Heredity*. Vol. 15. P. 65–77.
- Bennett A.F. 1982. The energetics of reptilian activity // *Biology of the reptilia*. Ed. C. Gans. L.: Acad. press. Vol. 13: Physiological ecology. Coed. F.H. Pough. P. 155–199.
- Bennett A.F., Dawson W.R. 1976. Metabolism // *Biology of the reptilia* / C.Gans, W. Dawson (eds.). L.: Acad. press. P. 127–223.
- Berger M., Hart J.S. 1971. Physiology and energetics of flight // *Avian biology*. D.S. Faner, J.R. King (eds.). N.Y.: Acad. press. Vol. 4. P. 415–477.
- Berger M., Hart J.S., Roy O.Z. 1970. Respiration, oxygen consumption and heart rate in some birds during rest and flight // *Ztschr. vergl. Physiol.* Bd. 66. P. 201–214.
- Bernstein M.H., Thomas S.P., Schmidt-Nielsen K. 1973. Power input during flight of the fish crow, *Corvus ossidifragus* // *J. Exp. Biol.* Vol. 58. P. 401–410.
- Bieseker G., Harris J.I., Therry J.C., Walker J.E., Wonacott A.J. 1977. Sequence and structure of D-glyceraldehyde 3-phosphate dehydrogenase from *Bacillus stearothermophilis* // *Nature*. Vol. 266. P. 328–333.
- Bloch I et al. 1997. *Pyrolobus fumarii*, gen and sp. nov., represents a novel group of archaea, extending the upper temperature limit for life to 113 °C // *Extremophiles*. Vol. 1. P. 14–21.
- Bonaventura J., Bonaventura C. 1980. Hemocyanins: relationships in their structure, function and assembly // *Amer. Zool.* Vol. 20. P. 7–17.
- Bonaventura J., Wood S.C. 1980. Respiratory pigments: overview // *Amer. Zool.* Vol. 20. P. 5–6.
- Brackenbury J.H., Avety P., Gleeson M. 1981. Respiration in exercising fowl. 1. Oxygen consumption, respiratory rate and respired gases // *J. Exp. Biol.* Vol. 93. P. 317–325.

- Brett J.R. 1965. The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon // J. Fish. Res. Board Canada. Vol. 22. P. 1183–1226.
- Brett J.R. 1965. The relation of size to rate of oxygen consumption and sustained swimming speed of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // J. Fish. Res. Board Canada. Vol. 22. P. 1491–1501.
- Brett J.R. 1972. The metabolic demand for oxygen in fish, particularly salmonids, and a comparison with other vertebrates // Respirat. Physiol. Vol. 14. P. 151–170.
- Brett J.R., Groves T.D.D. 1979. Physiological energetics // Fish Physiology / W.A. Hoar, D.J. Randall, J.R. Brett (eds.). New York Academic Press. 7. P. 279–352.
- Brett J.R., Sutherland D.B. 1965. Respiratory metabolism of pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) in relation to swimming speed // J. Fish. Res. Board Canada. Vol. 22. P. 495–499.
- Brody S. 1945. Bioenergetics and growth. N.Y.: Reinhold. 1023 p.
- Brown I.R., Cosgrover J.M., Clark B.D. 1982. Physiologically relevant increases in body temperature induce the synthesis of a heat shock protein in mammalian brain and other organs. Heat shock from bacteria to man / M.J. Scholander, M. Ashdurner, A. Tissiers (eds.). N.Y.: Cold Spring Harbor Lab. P. 361–367.
- Buck J. 1962. Physical aspects of insects respiration // Annu. Rav. Entomol. Vol. 7. P. 27–56.
- Bullock T.H. 1955. Compensation for temperature in the metabolism and activity of poikilotherms // Biol. Rev. Vol. 30. P. 311–342.
- Calder W.A. 1974. The consequences of body size for avian energetics // Avian energetics / R.A. Paynter (ed.). Cambridge Mass.: Nuttall Ornithol. Club. Publ. 15. P. 86–157.
- Calder W.A. 1984. Size, function and life history. Cambridge: Harvard Univ. press. 431 p.
- Calder W.A., Schmidt-Nielsen K. 1967. Temperature regulation and evaporation in the pigeon and roadrunner // J. Physiol. Vol. 213. P. 883–889.
- Campbell R.S., Devies P.S. 1975. Thermal acclimation in the teleost, *Blennius pholis* (L.) // Comp. Biochem. and Physiol. Vol. 52. P. 147–151.
- Carlisle D.B., Cloudsley-Thompson J.L. 1968. Respiratory function and thermal acclimation in tropical invertebrates // Nature. Vol. 218. P. 684–687.
- Casey T.M. 1976. Flight energetics in sphinx moth: Heat production and heat loss in *Hyles lineata* during free flight // J. Exp. Biol. Vol. 64. P. 545–560.
- Claridge P.N., Potter I.C. 1973. Oxygen consumption, ventilatory frequency and heart rate of lampreys (*Lampetra*). Vol. 44. P. 1129–1140.
- Colosi G. 1928. L'aqua, medium, respiratorio // Bol. Soc. natur. Napoli. 37 p.
- Colosi G. 1934. Die organismen in ihrer beziehung zum wasser und luft der umwelt // Wienn. klin. Woch.-Schr. Vol. 15. P. 1–12.
- Cossins A.R., Prosser C.L. 1978. Evolutionary adaptation of membranes to temperature // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. Vol. 75. P. 2040–2043.

- Coppes Z.L., Somero G.N.* 1990. Temperature-adaptive differences between the M4-lactate dehydrogenases of stenothermal and eurythermal sciaenid fishes // *J. Exp. Zool.* Vol. 254. P. 127–131.
- Crozier W.* 1926. On the curves of growth, especially in relation to temperature // *J. Gen. Physiol.* Vol. 10. P. 53–60.
- Currie R.W., White F.P.* 1983. Characterization of the synthesis and accumulation of a 71-kilodalton protein induced in rat tissues after hyperthermia // *Canad. J. Biochem. Cell. Biol.* Vol. 61. P. 438–446.
- Dawson W.R., Hudson J.W.* 1970. Birds // *Comparative physiology of thermo-regulation* / G.C. Whittow (ed.). N.Y.: Acad. Press. Vol. 1. P. 224–310.
- Dehnell P.A.* 1960. Effect of temperature and salinity on the oxygen consumption of two intertidal crabs // *Biol. Bull.* Vol. 118. P. 215–249.
- Denny M.* 1980. Locomotion: The cost of gastropod crawling // *Science.* Vol. 208. P. 1288–1290.
- de Vries A.L.* 1980. Biological antifreeze and survival in freezing environments // *Animals and Environmental Fitness* / R. Gilles (ed.). N.Y.: Pergamon Press. P. 583–607.
- de Vries A.L.* 1982. Biological antifreeze in coldwater fishes // *Comp. Biochem. Physiol.* Vol. 73. P. 627–640.
- de Zwaan A.* 1983. Carbohydrate catabolism in bivalves. The Mollusca // P.W. Hochachka (ed.). Vol. 1. New York Acad. press. P. 138–175.
- Duman J.G., De Vries A.L.* 1976. Isolation, Characterization, and physical properties of protein antifreezes from the winter flounder, *Pseudopleuronectes americanus* // *Comp. Biochem. Physiol.* Vol. 54B. P. 375–380.
- Duman J.G.* 1977. The role of macromolecular antifreeze in the darkling beetle, *Meracantha contracta* // *J. Comp. Physiol.* Vol. 115. P. 279–286.
- Duman J.G.* 1979. Subzero temperature tolerance in spiders: The role of thermal-hysteresis-factors // *J. Comp. Physiol.* Vol. 131. P. 347–352.
- Duman J.G.* 1980. Factors involved in overwintering survival of the freeze-tolerant beetle, *Dendroides canadensis* // *J. Comp. Physiol.* Vol. 136. P. 53–59.
- Duman J.G., De Vries A.L.* 1973. Freezing behavior of aqueous solutions of glycoproteins from the blood of an Antarctic fish // *Cryobiology.* Vol. 9. P. 469–472.
- Duman J.G., De Vries A.L.* 1974. The effects of temperature and photoperiod on antifreeze production in cold-water fishes // *J. Exp. Zool.* Vol. 190. P. 89–98.
- Duman J.G., De Vries A.L.* 1976. Isolation, characterization, and physical properties of protein antifreezes from the winter flounder, *Pseudopleuronectes americanus* // *Comp. Biochem. Physiol.* Vol. 54B. P. 375–380.
- Dunn J.F.* 1988. Low-temperature adaptation of oxidative energy production in cold-water fishes // *Canad. J. Zool.* Vol. 66. P. 1098–1104.
- Edney E.B.* 1964. Acclimation to temperature in terrestrial isopods. II. Heart rate and standard metabolic rate // *Physiol. Zool.* Vol. 37. P. 378–394.

- Farmer G.J., Beamish F.W.H. 1969. Oxygen consumption of *Tilapia nilotica* in relation to swimming speed and salinity // J. Fish Res. Board Canada. Vol. 26. P. 2807–2821.
- Fedak M.A., Pindhow B., Schmidt-Nielsen K. 1974. Energy cost of bipedal running // Amer. J. Physiol. Vol. 227. P. 1038–1044.
- Fedak M.A., Seeherman H.J. 1979. Reappraisal of energetics of energetics of locomotion show identical cost in bipeds and quadrupeds including ostrich and horse // Nature. Vol. 282. P. 713–716.
- Feder M.E., Hofmann G.E. 1999. Heat-shock proteins, molecular chaperones, and stress response: evolutionary and ecological physiology // Ann. Rev. Physiol. Vol. 61. P. 243–282.
- Fields P.A., Somero G.N. 1998. Hot spots in cold adaptation: Localized increases in conformational flexibility in lactate dehydrogenase A4 orthologs of Antarctic notothenioid fishes // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. Vol. 98. P. 11476–11481.
- Fitzpatrick L.C., Brown A.V. 1975. Metabolic compensation to temperature in the salamander *Desmognathus ochrophaeus* from a high elevation population // Comp. Biochem. Physiol. Vol. 50. P. 733–737.
- Full R.J., Herreid C.F. 1984. Fiddler crab exercise: The energetic cost of running sideways // J. Exp. Biol. Vol. 109. P. 141–161.
- Full R.J., Prawel D.A., Herreid C.F. 1979. Effect of temperature on the energetic cost of locomotion in the cockroach // Amer. Zool. Vol. 19. P. 898.
- Gavrilov V.M., Dolnik V.R. 1985. Basal metabolic rate, thermoregulation and existence energy of birds: World data // Acta 18th Congr. Int. Ornithol. / V.D. Ilychev, V.M. Gavrilov (eds.). Moscow: Nauka. P. 421–466.
- Gleeson T.T. 1979. Foraging and transport costs in the Galapagos marine iguana, *Amblyrhynchus cristatus* // Physiol. Zool. Vol. 52. P. 549–557.
- Graves J.E., Somero G.N. 1982. Electrophoretic and functional enzymoc evolution in four species of eastern Pacific barracudas from different thermal environments // Evolution. Vol. 36. P. 97–106.
- Hart J.S. 1964. Insulative and metabolic adaptation to cold in vertebrates // Symp. Soc. Exp. Biol. Vol. 18. P. 31–48.
- Heath J.E., Hanegan J.L., Wilkin P.J., Heath M.S. 1971. Adaptation of the thermal responses of insects // Amer. Zool. Vol. 11. P. 145–156.
- Hemmingsen A.R. 1960. Energy metabolism as related to body size and respiratory surface and its evolution // Rep. Steno Mem. Nord. Insulinlab. Vol. 9. P. 7–110.
- Herreid C.F., Full R.J., Prawel D.A. 1981. Energetics of cockroach locomotion // J. Exp. Biol. Vol. 94. P. 189–202.
- Herreid C.F., O'Mahoney P.M., Full R.J. 1983. Locomotion in land crabs: Respiratory and cardiac response of *Gecarcinus lateralis* // Comp. Biochem. and Physiol. A. Vol. 74. P. 117–124.
- Hew C.L., Fletcher G.L. 1979. The role of pituitary in regulating antifreeze protein synthesis in the winter flounder // FEBS Letters. Vol. 99. P. 337–339.

- Hill B.J., Potter I.C. 1970. Oxygen consumption in ammocoetes of the lamprey *Ichthyomyzon hubbsi* Raney // J. Exp. Biol. Vol. 53. P. 47–57.
- Hochachka P.W. 1982. Anaerobic metabolism: living without oxygen. Companion to animal Physiology / C.R. Taylor, K. Johansen, L. Bolis (eds.). Cambridge. Cambridge Univ. Press. P. 138–150.
- Hochachka P.W., Fields J.H.A. 1983. Arginine, glutamate, and proline as substrates for oxidation and for glycogenesis in cephalopod tissues // Pacific Science. Vol. 36. P. 325–336.
- Hochachka P.W., Somero G.N. 2002. Biochemical adaptation. Mechanism and process in physiological evolution. Oxford Univ. Press. 466 p.
- Holeton G.F. 1974. Metabolic cold adaptation of polar fish: fact or artefact // Physiol. Zool. Vol. 74. P. 137.
- Holland L.Z., McFall-Ngai M., Somero G.N. 1997. Evolution of lactate dehydrogenase-A homologs of barracuda fishes (Genus *Sphryaena*) from different thermal environments: differences in kinetic properties and thermal stability are due to amino acid substitutions outside the active site // Biochemistry. Vol. 36. P. 3206–3215.
- Hudson D.M., Bernstein M.H. 1983. Gas exchange and energy cost of flight in the white-necked raven, *Corvus cryptoleucus* // J. Exp. Biol. Vol. 103. P. 121–130.
- Hughes G.M. 1966. The dimensions of fish gills in relation to their function // J. Exp. Biol. Vol. 45. P. 177–195.
- Hughes G.M. 1966. Dimensions and the respiration of lower vertebrates // Scale effects in animal locomotion / T.G. Pedley (ed.). L. etc.: Acad. press. P. 57–81.
- Hughes G.M. 1984. General anatomy of the gills // Fish physiology / W.S. Hoar, D.J. Randall (eds.). N.Y.: Acad. press. P. 1–72.
- Irving L. 1969. Temperature regulation in marine mammals // The biology of marine mammals / H.T. Andersen, (ed.). New York: Academic Press. P. 147–174.
- Janicke R. 1991. Protein stability and protein foldibng // Ciba Foundation Symposium 161: Protein confirmation. Chichester. John Wiley.
- Jaenicke R. 1991. Protein stability and molecular adaptation to extreme conditions // Europ. J. Biochem. Vol. 202. P. 15–28.
- Jensen T.F., Holm-Jensen I. 1980. Energetic cost of running in workers of three ant species, *Formica fusca* L., *Formica rufa* L., and *Camponotus herculeanus* L. (Hymenoptera, Formicidae) // J. Comp. Physiol. Vol. 137. P. 151–156.
- Johansen K., Lenfant C., Hanson D. 1973. Gas exchange in the lamprey, *Entosphenus tirdentatus* // Comp. Biochem. Physiol. Vol. 44. P. 107–119.
- Johnston I.A., Walesby N.J. 1977. Molecular mechanisms of temperature adaptation in fish myofibrillar adenosine triphosphatases // J. Fish Biol. Vol. 119. P. 195–206.
- Kanwisher J. 1955. Freezing in intertidal animals // Biol. Bull. Vol. 109. P. 56–63.
- Kleiber M. 1961. The fire of life: An intriduction to animal energetics. N.Y.: Wiley. 454 p.

- Klyachko O.S., Ozernyuk N.D.* 1994. The effect of temperature on the kinetic properties of lactate dehydrogenase from various fish species // *Comp. Biochem. Physiol.* Vol. 107B. P. 593–595.
- Klyachko O.S., Ozernyuk N.D.* 1998. Functional and structural properties of lactate dehydrogenase from embryos of different fishes // *Comp. Biochem. Physiol.* Vol. 119B. P. 77–80.
- Krogh A.* 1916. The respiratory exchange of animal and man. London: Longman, Green. 173 p.
- Krogh A.* 1941. The comparative physiology of respiration mechanisms. Philadelphia: Univ. Press. 172 p.
- Krogh A., Weis-Fogh T.* 1951. The respiratory exchange of the desert locust (*Schistocerca gregaria*) before, during and after flight // *J. Exp. Biol.* Vol. 28. P. 344–357.
- Kunzer W.* 1957. Human hemoglobin // *Nature.* Vol. 179. P. 477–478.
- Langman V.A., Baudinette R.V., Taylor C.R.* 1981. Maximum aerobic capacity of wild and domestic canids compared // *Fed. Proc.* Vol. 40. P. 432.
- Lasiewski R.C., Dawson W.R.* 1967. A re-examination of the relation between standard metabolic rate and body weight in birds // *Condor.* Vol. 69. P. 13–23.
- Lasiewski R.C., Calder W.A. (Jr.).* 1971. A preliminary allometric analysis of respiratory variables in resting birds // *Respirat. Physiol.* Vol. 11. P. 152–166.
- Laurent P.* 1984. Gill internal morphology // *Fish physiology / W.S. Hoar, D.J. Randall (eds.).* N.Y.: Acad. press. P. 73–183.
- Leach W.J.* 1946. Oxygen consumption of lampreys, with special reference to metamorphosis and phylogenetic position // *Physiol. Zool.* Vol. 19. P. 465–474.
- Lechner A.J.* 1978. The scaling maximal oxygen consumption and pulmonary dimensions in small mammals // *Respirat. Physiol.* Vol. 34. P. 29–44.
- Lin Y.* 1979. Environmental regulation of gene expression: In vitro translation of winter flounder antifreeze messenger RNA // *J. Biol. Chem.* Vol. 254. P. 1422–1426.
- Lin Y., Long D.J.* 1980. Purification and characterization of winter flounder antifreeze peptide messenger ribonucleic acid // *Biochemistry.* Vol. 19. P. 1111–1116.
- Lindquist S.* 1986. The heat shock response // *Ann. Rev. Biochem.* Vol. 55. P. 1151–1191.
- Loomis W.F., Wheller S.* 1980. Heat shock response of *Dictyostelium* // *Develop. Biol.* Vol. 79. P. 399–408.
- Low P.S., Somero G.N.* 1976. Adaptation of muscle pyruvate kinases to environmental temperatures and pressure // *J. Exp. Zool.* Vol. 198. P. 1–12.
- Macedo-Ribeiro S., Darimont B., Sterner R., Huber R.* 1996. Small structural changes account for the high thermostability of l [4Fe-4S] ferredoxin from the hyperthermophilic bacterium *Thermotoga maritima* // *Structure* Vol.4. P. 1291–1301.

- Marcus H. 1937. Über die entstehung des bronches und den spiralbau der lunge // Morphol. Jb. 58.
- Margaria R., Cerretelli P., Aghemo P., Sassi G. 1963. Energy cost of running // J. Appl. Physiol. Vol. 18. P. 367–370.
- Mommsen T.P., Ballantyne J., MacDonald D., Gosline J., Hochachka P.W. 1981. Analogues of red and white muscle in squid mantle // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. Vol. 78. P. 3274–3278
- Muir B.S. 1969. Gill dimensions as a function of fish size // J. Fish Res. Board Canada. Vol. 26. P. 165–170.
- Muir B.S., Hughes G.M. 1969. Gill dimensions of three species of tunny // J. Exp. Biol. Vol. 51. P. 271–285.
- MuirHead H. et al. 1957. Structure of hemoglobin // J. Molec. Biol. Vol. 28. P. 117–157.
- Munz F.W., Morris R.W. 1965. Metabolic rate of the hagfish *Eptatretus stoutii* (Lockington) 1878 // Comp. Biochem. Physiol. Vol. 16. P. 1–6.
- Ohe M., Kajita A. 1980. Changes in pKa values of individual histidine residues of human hemoglobin upon reaction with carbon monoxide // Biochemistry. Vol. 19. P. 4443–4450.
- Oshima T. 1979. Molecular basis for unusual thermostabilities of cell constituents from an extreme thermophile, *Thermus thermophilus* // Strategies of microbial life in extreme environments / M. Shilo (ed.). Berlin, Dahlem Konferenzen. P. 455–469.
- Paladino F.V., King J.R. 1979. Energetic cost of terrestrial locomotion: biped and quadriped runners compared // Rev. Can. Biol. Vol. 38. P. 321–323.
- Pasquis P., Lacaille A., Dejours P. 1970. Maximal oxygen uptake in four species of small mammals // Respirat. Physiol. Vol. 9. P. 298–309.
- Patterson J.L., Duman J.G. 1979. Composition of a protein antifreeze from larvae of the Beetle, *Tenebrio molitor* // J. Exp. Zool. Vol. 210. P. 361–367.
- Perutz M. 1970. Stereochemistry of cooperative effects in haemoglobin // Nature. Vol. 228. P. 726–734.
- Pinshow B., Fedak M.A., Schmidt-Nielsen K. 1977. Terrestrial locomotion in penguins: It costs more to waddle // Science. Vol. 195. P. 592–594.
- Potter I.C., Hill B.J., Gentlman S. 1970. Survival and behaviour of ammocoetes at low oxygen tensions // J. Exp. Biol. Vol. 53. P. 59–73.
- Powers D.A., Leuerman T., Crawford D., DiMichele L. 1991. Genetic mechanisms for adaptation to a changing environment // Ann. Rev. Genet. Vol. 25. P. 629–659.
- Powers D.A., Smith M., Gonzalez-Vilasenor I., Crawford D., Bernardi G., Lauerman T. 1993. Oxford surveys in evolutionary biology. Vol. 9. P. 43–107.
- Prange H.D., Schmidt-Nielsen K. 1970. The metabolic cost of swimming in ducks // J. Exp. Biol. Vol. 53. P. 763–777.
- Privalov P.L. 1979. Stability of proteins. Small globular proteins // Adv. Protein Chem. Vol. 33. P. 167–241.

- Privalov P.L.* 1982. Stability of proteins: proteins which do not present a single cooperative system // *Adv. Protein Chem.* Vol. 35. P. 1–104.
- Privalov P.L., Tiktopulo E.T., Tischenko V.M.* Stability and mobility of a collagen structure // *J. Mol. Biol.* 1979. V. 127. P. 203–216.
- Raab J.L., Eng P., Waschler R.A.* 1976. Metabolic cost of grade running in dogs // *J. Appl. Physiol.* Vol. 41. P. 532–535.
- Ramsay J.A.* 1964. The rectal complex of the mealworm, *Tenebrio molitor* L. (Coleoptera, Tenebrionidae) // *Phil. Trans. Royal Soc. London. Ser. B.* Vol. 248. P. 279–314.
- Randall D.J.* 1972. Respiration // *The biology of lampreys* / M.W. Hardisty (ed.). L., N.Y.: Acad. press. P. 287–306.
- Raymond J.A., DeVries A.L.* 1977. Adsorption inhibition as a mechanism of freezing resistance in polar fishes // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* Vol. 74. P. 2589–2593.
- Ritossa F.* 1962. A new puffing pattern induced by heat shock and DNP in *Drosophila* // *Experientia.* Vol. 18. P. 571.
- Rome L.C.* 1982. Energetic cost of running with different muscle temperatures in savannah monitor lizards // *J. Exp. Biol.* Vol. 99. P. 269–277.
- Rothschild L. J., Mancinelli R.L.* 2001. Life in extreme environments // *Nature.* Vol. 409. P. 1092–1101.
- Schmidt-Nielsen K.* 1972. Locomotion: Energy cost of swimming, flying and running // *Science.* Vol. 177. P. 222–228.
- Scholander P.F., Hock R., Walters V., Johnson F., Irving L.* 1950. Heat regulation in some arctic and tropical mammals and birds // *Biol. Bull.* Vol. 99. P. 237–258.
- Scholander P.F., Flagg W., Hoch R.J., Irving L.* 1953. Studies on the physiology of frozen plants and animals in the Arctic // *J. Cell. Comp. Physiol. Suppl.* Vol. 1. P. 1–56.
- Schumann D., Piiper J.* 1966. Der sauerstoffbedarf der atmung bei fischen nach messungen an der narkotisieren schleie (*Tinca tinca*) // *Pflüger's Arch. ges. Physiol.* Vol. 288. P. 15–26.
- Shelton G.* 1970. The regulation of breathing // *Fish physiology.* N.Y.: Acad. press. Vol. 4. P. 293–259.
- Sinensky M.* 1974. Homeoviscous adaptation – a homeostatic process that regulates the viscosity of membrane lipids in *Escherichia coli* // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* Vol. 71. P. 522–525.
- Somero G.N.* 1995. Proteins and temperature // *Ann. Rev. Physiol.* Vol. 57. P. 41–68.
- Somero, G.N., Siebenaller J.F.* 1979. Inefficient lactate dehydrogenase of deep-sea fishes // *Nature.* Vol. 282. P. 100–102.
- Storey K.B., Baust J.G., Storey J.M.* 1981. Intermediary metabolism during low temperature acclimation in the overwintering gall fly larva, *Eurosta solidaginis* // *J. Comp. Physiol.* Vol. 144. P. 183–190.
- Taylor C.R., Schmidt-Nielsen K., Raab J.* 1970. Scaling of the energetic cost of running to body size in mammals // *Amer. J. Physiol.* Vol. 219. P. 1104–1107.

- Taylor C.R., Dmi'el R., Fedak M., Schmidt-Nielsen K. 1971. Energetic cost of running and heat balance in a large bird, the rhea // Amer. J. Physiol. Vol. 221. P. 597–601.
- Taylor C.R., Weibel E.R. 1980. Design of mammalian respiratory system. I. Problem and strategy // Respirat. Physiol. Vol. 44. P. 1–10.
- Taylor C.R., Heglund N.C., Maloiy G.M.O. 1982. Energetics and mechanics of terrestrial locomotion. I. Metabolic energy consumption as a function of speed and body size in birds and mammals // J. Exp. Biol. Vol. 97. P. 1–21.
- Thomas S.P. 1975. Metabolism during flight in two species of bats, *Phyllostomus hastatus* and *Pteropus goualdii* // J. Exp. Biol. Vol. 63. P. 273–293.
- Thomas S.P., Suthers R.A. 1972. The physiology and energetics of bat flight // J. Exp. Biol. Vol. 57. P. 317–335.
- Tucker V.A. 1968. Respiratory exchange and evaporative water loss in the flying budgerigar // J. Exp. Biol. Vol. 48. P. 67–87.
- Tucker V.A. 1970. Energetic cost of locomotion in animals // Comp. Biochem. and Physiol. Vol. 34. P. 841–846.
- Tucker V.A. 1972. Metabolism during flight in the laughing gull, *Larus atricilla* // Amer. J. Physiol. Vol. 222. P. 237–245.
- Tucker V.A. 1973. Bird metabolism during flight: evaluation of a theory // J. Exp. Biol. Vol. 58. P. 689–709.
- Tucker V.A., Schmidt-Koenig K. 1971. Flight speeds of birds in relation to energetics and wind directions // Auk. Vol. 88. P. 97–107.
- Tyler S., Sidell B.D. 1984. Changes in mitochondrial distribution and diffusion distance in muscle of goldfish upon acclimation to warm and cold temperatures // J. Exp. Zool. Vol. 232. P. 1–9.
- Van den Tihillart G. 1982. Adaptations of fish energy metabolism to hypoxia and anoxia // Molec. Physiol. Vol. 2. P. 49–62.
- Van Kampen M. 1976. Activity and energy expenditure in laying hens. 2. The energy cost of exercise // J. Agr. Sci. Vol. 87. P. 81–84.
- Van Voorhies W.V., Raymond J.A., De Vries A.L. 1978. Glycoproteins as biological antifreeze agents in the cod, *Gadus ogas* (Richardson) // Physiol. Zool. Vol. 51. P. 347–353.
- Walker J.E., Wonacott A.J., Harris J.I. 1980. Heat stability of a tetrameric enzyme, d-glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase // Europ. J. Biochem. Vol. 108. P. 581–586.
- Wallace J.C. 1973. Observation on the relationship between the food consumption and metabolic rate of *Blennius pholis* L. // Comp. Biochem. Physiol. Vol. 45. P. 293–306.
- Weber R.E., Jensen T.H., Malte H. et al. 1993. Mutant hemoglobins (alpha 119-Ala and beta 55-Ser): functions related to high-altitude respiration in geese // J. Appl. Physiol. Vol. 75. P. 2646–2655.
- Weis-Fogh T. 1964. Biology and physics of locust flight. VIII. Life and metabolic rate of flying locusts // J. Exp. Biol. Vol. 41. P. 257–271.

- Weis-Fogh T.* 1972. Energetics of hovering flight in himmingbirds and in *Drosophila* // J. Exp. Biol. Vol. 56. P. 79–104.
- Wikgren B.J.* 1953. Osmotic regulation in some aquatic animals with special reference to the influence of temperature // Acta Zool. Fenn. Vol. 71. P. 1–102.
- Wilkie D.R.* 1959. The work output of animals: Flight by birds and manpower // Nature. Vol. 183. P. 1515–1516.
- Williams T.M.* 1983a. Locomotion in the north American mink, a semi-aquatic mammals. I. Swimming energetics and body drag // J. Exp. Biol. Vol. 103. P. 155–168.
- Williams T.M.* 1983b. Locomotion in the north American mink, a semi-aquatic mammals. II. The effect of an elongate body on running energetics and gait patterns // J. Exp. Biol. Vol. 105. P. 283–295.
- Wohlschlag D.E.* 1963. An antarctic fish with unusually low metabolism // Ecology. Vol. 44. P. 557–564.
- Woskoboinkoff M.M.* 1932. Der apparat der kiemenanatmung bei den fischen // Zool. Jahrb. (Anat.). P. 55.
- Zar J.H.* 1968. Standard metabolism comparsons between orders of birds // Condor. Vol. 70. P. 278–279.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
ГЛАВА I. Кислород, органы дыхания, уровень энергетического метаболизма	5
1. Концентрация кислорода в различных типах природной среды	9
2. Органы дыхания и уровень энергетического метаболизма у животных в различных средах	13
3. Гипоксия	48
4. Аноксия	54
ГЛАВА II. Транспорт кислорода: кислородная емкость крови, дыхательные белки	56
1. Кислородная емкость крови	56
2. Дыхательные белки	60
ГЛАВА III. Энергетический метаболизм и температура среды	69
1. Основные биохимические механизмы приспособления организмов к температуре среды	69
2. Уровень дыхания и температура среды у пойкилотермных	73
3. Особенности ферментов у рыб, обитающих в разных температурных условиях	80
ГЛАВА IV. Широкая зависимость энергетического метаболизма	86
1. Интенсивность дыхания	86
2. Широкая зависимость структурных и функциональных свойств ферментов у пойкилотермных	103
3. Широкая зависимость генных частот	105
ГЛАВА V. Метаболизм организмов, обитающих в экстремальных условиях	107
1. Адаптации к отрицательным температурам	108
2. Адаптации к высоким температурам	114
ГЛАВА VI. Двигательная активность, энергетическая стоимость движения, активный обмен	118
1. Энергетическая стоимость движения	118
2. Максимальный энергетический обмен	133
3. Метаболический диапазон	135
4. Биоэнергетика мышц, обеспечивающих различные виды движения	136
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	141
ЛИТЕРАТУРА	143