

ЛЕКЦІЯ №14
з курсу «Фізіологічна екологія»
на тему: «Енергетичний обмін
у процесі адаптації»

Викладач курсу: доцент кафедри
фізіології, імунології і біохімії
з курсом цивільного захисту
та медицини
Григорова Наталя Володимирівна

ПЛАН



Фактори, що визначають рівень енергетичного обміну.....●



Енергетичний обмін у пойкилотермних тварин.....●



Енергетичний обмін у гомойотермних тварин.....●



Потік енергії в організмі.....●

РЕКОМЕНДОВАНА ЛІТЕРАТУРА

1. Гончаренко М. С., Бойчук Ю. Д. Екологія людини : підручник. Суми : Університетська книга. 2023. 400 с.
2. Екологічна фізіологія людини : навч. посіб. для студентів спеціальності 091 Біологія, освітньо-професійних програм Біологія, Лабораторна діагностика / укладачі : Т. Ф. Поручинська, І. Ф. Пасичнюк, А. І. Поручинський. Луцьк : ВНУ імені Лесі Українки, 2021. 272 с.
3. Мазуркевич А. Й., Карповський В. І., Камбург М. Д., Федорук І. С. Фізіологія тварин. Вінниця : Нова книга, 2012. 424 с.
4. Медична фізіологія за Гайтоном і Голлом [Текст = Guyton and Hall. Textbook of Medical Physiology : підруч.: пер. з англ. 14-го вид. : у 2 т. / Дж. Е. Голл, М. Е. Голл ; наук. ред. пер.: К. Тарасова, І. Міщенко. Київ : ВСВ Медицина, 2022. Т. 1. 634 с.
5. Пашко К. О., Кашуба М. О., Лотоцька О. В. Гігієна та екологія : підручник. Терновіль : Укрмедкнига, 2022. 528 с.
6. Фізіологія : підруч. для студ. вищ. мед. навч. закл. IV рівня акредитації / за ред. В. Г. Шевчука. 5-те вид. Вінниця : Нова книга, 2021. 448 с.

1. Фактори, що визначають рівень енергетичного обміну

Численні фактори, що визначають рівень енергетичного обміну в різних тварин, можна умовно поділити на три категорії.

До **генетичних, або конститутивних, особливостей** інтенсивності метаболізму відносять систематичну і видову приналежність, стадії розвитку в онтогенезі, розміри (маса, поверхня) і характерні риси будови тіла, а також генетично детерміновані властивості обміну, пов'язані з рівнем тканинного дихання, типом харчування, особливостями біології і т.п.

До **екологічних факторів** інтенсивності метаболізму належать властивості середовища мешкання, природно-кліматичні умови, добовий і сезонний періодизм, характер взаємовідносин з іншими особинами того самого виду, біоценотичні зв'язки, модифікаційна адаптація до змінених умов існування. Накінець, **імпульсні фактори** включають відносно короткочасні впливи на вхідні та вихідні параметри потоку енергії: зміни активності, температури, концентрації O_2 в середовищі, специфічна динамічна дія їжі, а також хімічні та фармацевтичні впливи на рівень обміну.

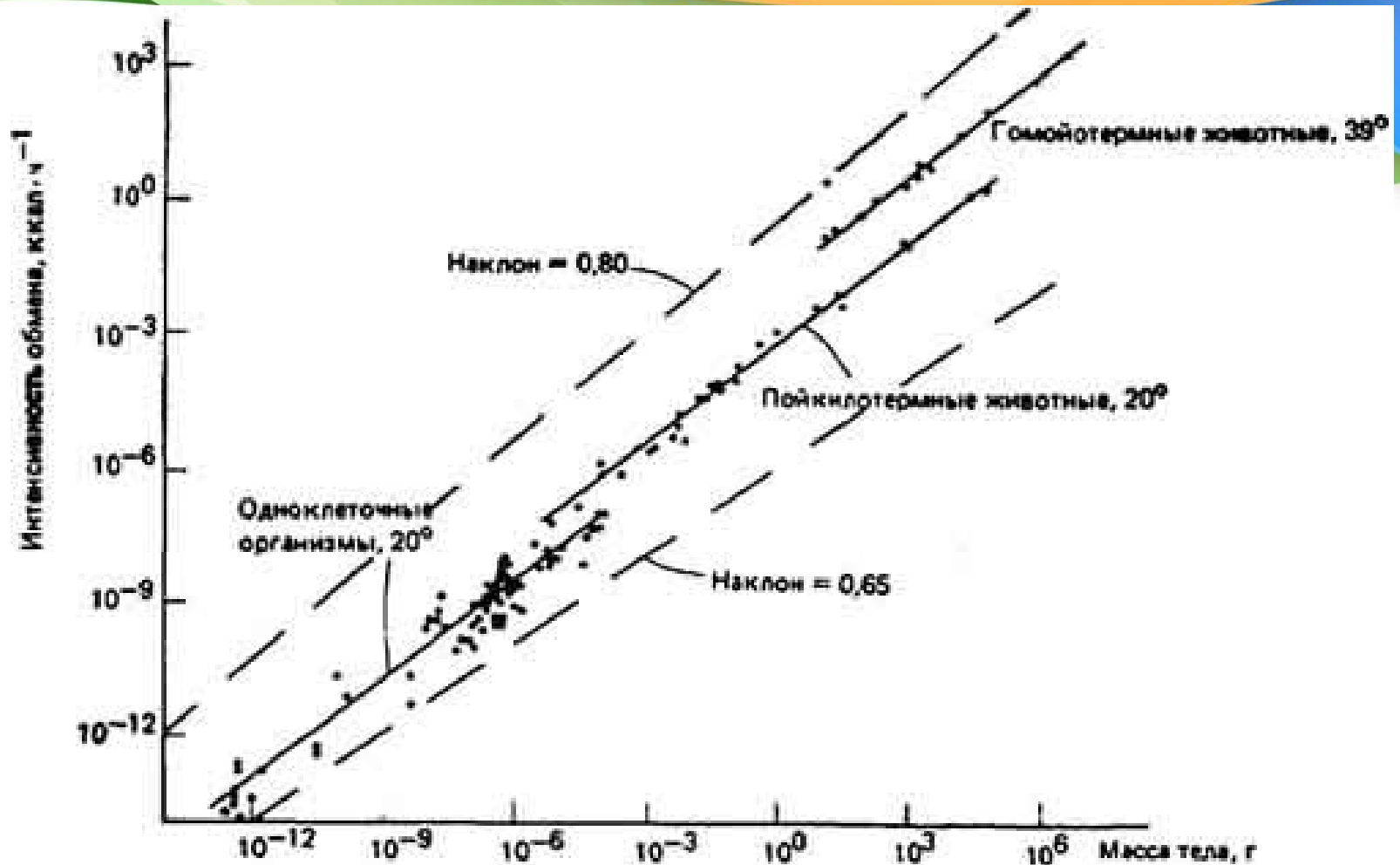
2. Енергетичний обмін у пойкилотермних тварин

Найбільш загальна залежність, яка спостерігається у пойкилотермних тварин, - це **правило поверхні тіла**, встановлене вперше для гомойотермних організмів і потім широко досліджене для пойкилотермних. В основі цього правила (закону) лежить той факт, що між вагою тіла й рівнем енергетичного обміну є логарифмічна залежність. Так як поверхня тіла являє собою експоненціальну функцію ваги тіла, то при зображенні такої кривої у логарифмічному масштабі можна спостерігати пряму, нахил якої залежить від зростання рівня обміну в зв'язку з вагою тіла. **Збільшення розмірів (ваги) організму призводить до відносного зниження загального обміну речовин.** Це спостерігається на бактеріях, джгутиконосцях, амебах, інфузоріях і яйцях морських тварин і комах. Пояснення цьому звичайно бачать у здібності кисню проникати в середину клітини, що вільно живе. Але у багатоклітинних інтенсивність обміну вже залежить від поверхні.

Поява органів дихання ще більш ускладнює положення. При зябровому диханні молюсків, ракоподібних споживання кисню залежить від поверхні тіла. У комах, які дихають через трахеї, окислювальні процеси в більшому ступені залежать від ваги тіла. Тим не менше для пойкилотермних організмів, як і для гомойотермних, обмін речовин у спокої може бути розрахований за формулою:

$$M = KW^b,$$

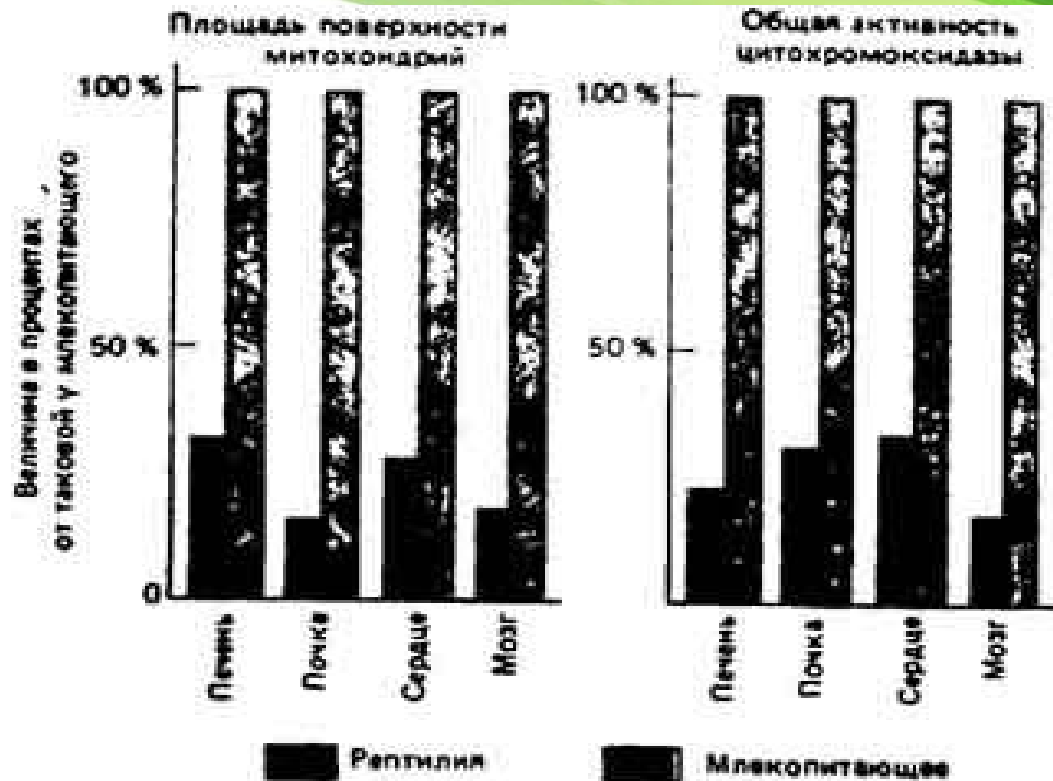
де M - загальний обмін речовин (кал), W - вага тіла, b - константа, що відрізняє нахил кривої, отриманої в експерименті, від кривої співвідношення ваги (по вісі абсцис) і теоретичного споживання кисню (по вісі ординат) у логарифмічних вираженнях. Константа K демонструє рівень окислювальних процесів, на якому ведеться відлік. Для ссавців вона дорівнює приблизно 10. Величина b звичайно менше 1,0 і у ссавців дорівнює 0,70. У пойкилотермних величина b також менше 1,0. Так, для амфібій вона дорівнює 0,738, для молюсків і рівноногих раків близько 0,66, для комах близько 1,0, що означає, що закон поверхні тіла для них практично відсутній. У більш крупних ракоподібних значення b знижується, тобто виявляється правило поверхні тіла.



Мінімальні величини інтенсивності обміну у одноклітинних організмів, пойкилотермів і гомойотермів пов'язані з вагою тіла приблизно однаковою статичною залежністю. Нахил всіх суцільних ліній відповідає показнику ступеня, рівному 0,75. Вертикальні координати кожної групи точок на графіку залежать від коефіцієнта a в рівнянні.

В останній час виявлена залежність між інтенсивністю дихання та вмістом азоту в тілі тварин. Зі збільшенням вмісту азоту інтенсивність газообміну знижується. Це добре виявлено у риб, ракоподібних і комах. Спостерігається чітка залежність між кількістю мітохондрій на вагу тканини та загальним обміном речовин. Це ж відноситься й до вмісту деяких окислювальних ферментів (сукцинооксидази, дегідрогенази).

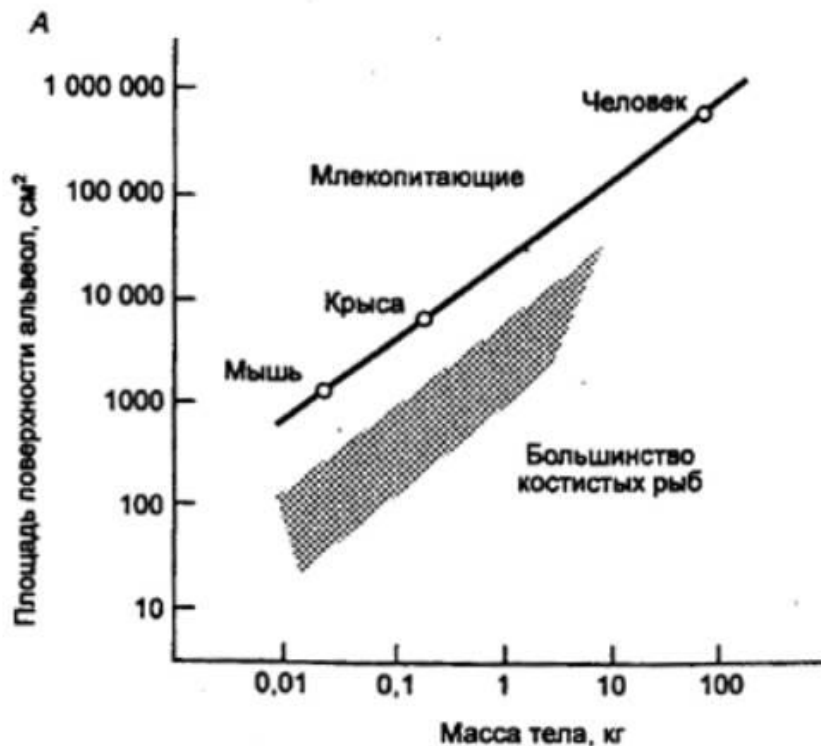
Таким чином, у пойкилотермних організмів така сама тенденція до залежності рівня обміну від поверхні тіла, як і у гомойотермних. Однак дуже велике значення набуває механізм дихання - постачання киснем окремих тканин, що набуває особливого значення і в зв'язку з тим, що більшість пойкилотермних організмів підкоряє рівень окислювальних процесів вмісту кисню в довкіллі (**конформація дихання**), тобто споживання кисню залежить від його постачання. Особливо ярко це виражено у безхребетних, які не мають дихальних пігментів. Проте, у багатьох форм пігмент насичується в залежності від вмісту кисню в середовищі й тому тип дихання стає залежним (**конформованим**).



Залежність інтенсивності основного обміну від ваги тіла.

А. Інтенсивність основного обміну в залежності від маси тіла у особин одного виду, але різних розмірів (морських свинок). Нахил лінії графіка говорить про те, що у тварин з ізометричними масштабними співвідношеннями ІВС пропорційна масі тіла, яка була зведена в ступінь 0.67 (Wilkie, 1977).

Б. Інтенсивність основного обміну в залежності від маси тіла у різних видів тварин. Чорна лінія має нахил, відповідний показнику ступеня, рівному 0,75 (Kleiber 1932).



Залежність площі дихальної поверхні від маси тіла для деяких хребетних тварин (А), а також зв'язок між площею поверхні альвеол і споживанням кисню у ссавців (в спокої) (Б)

3. Енергетичний обмін у гомойотермних тварин

Загальна величина енергетичних витрат організму складається з витрат енергії у повному спокої, додаткової витрати енергії на травлення, всмоктування, асиміляцію, додаткової витрати на терморегуляцію, витрати на підтримання положення тіла, опору потоку води і т.п. Витрати енергії у повному спокої – **основний обмін**. Поняття про основний обмін, розроблене головним чином для людини, лише з великим трудом може бути застосовано до тварин й особливо до тих форм, у яких процеси травлення та всмоктування йдуть безперервно. Саме для цих тварин стан голодування (стан “натщесерце”) не є фізіологічним і досягається вже внаслідок справжнього голодування з розкладанням власних тканин тіла. Так відбувається, наприклад, у всіх копитних. Деякі гризуни (кролі, зайці) при позбавленні їх їжі також дуже довго зберігають у шлунку харчові маси. Можливо, це стосується й багатьох інших травоядних ссавців. Вивчення основного обміну у всіх цих тварин можливо тільки на якійсь стадії травлення та всмоктування та, отже, порівнювати їх з хижими, мавпами й людиною як з організмами з фазовим типом травлення та всмоктування дуже важко.

Іншим боком цього питання є м'язова діяльність.

Для багатьох дрібних видів ссавців і птахів викреслити рухову діяльність практично неможливо. Багато хто з мишоподібних гризунів, деякі хижі дрібного розміру (хорьки, ласки, виверові), гороб'їнні птахи дуже рідко залишаються в стані спокою, та за винятком м'язової діяльності у них значно знижується температура тіла. Вчення про загальний обмін – результат робіт дерптських фізіологів середини 19 століття Біддера та Шмідта, що установили у собаки дивно постійний рівень метаболізму щодня.

Ці факти були підтверджені великою кількістю дослідників.

Під **основним обміном** завжди розуміють величину енергетичних витрат (в одиницю часу), віднесену до ваги тіла тварин.

Таким чином, величини основного обміну завжди відображають інтенсивність тканинних окислювальних перетворень.

Загальновідомо, що **рівень обміну речовин, розрахований на одиницю ваги тіла, різко падає зі збільшенням ваги тіла тварини, зі зменшенням його відносної поверхні.**

Оскільки остання є важливим фактором, який визначає величину тепловіддачі тварин, виник важливіший біологічний принцип, котрий отримав назву закону поверхні тіла. Вперше положення про значення поверхні тіла для рівня обміну речовин було сформульовано Саррю та Рамю, 1837, 1838; Саррю та Рамю, 1838, 1839. Ці дослідники вперше зробили висновок, що рівень тепловіддачі залежить від величини “вільної поверхні тварини”, а споживання кисню пропорційно кількості повітря під час вдиху. Звідси був зроблений висновок, що **споживання кисню пропорційно втраті тепла і, отже, залежить від співвідношень ваги та поверхні тіла**. Ці автори долучили до числа факторів, які визначають поверхню тіла, ще й загальну поверхню легень і кількість дихань. Саррю та Рамю представили взаємовідношення зростання ваги тіла та зниження при цьому числа пульсових ударів і частоти дихання, продукції і втрати тепла за формулою:

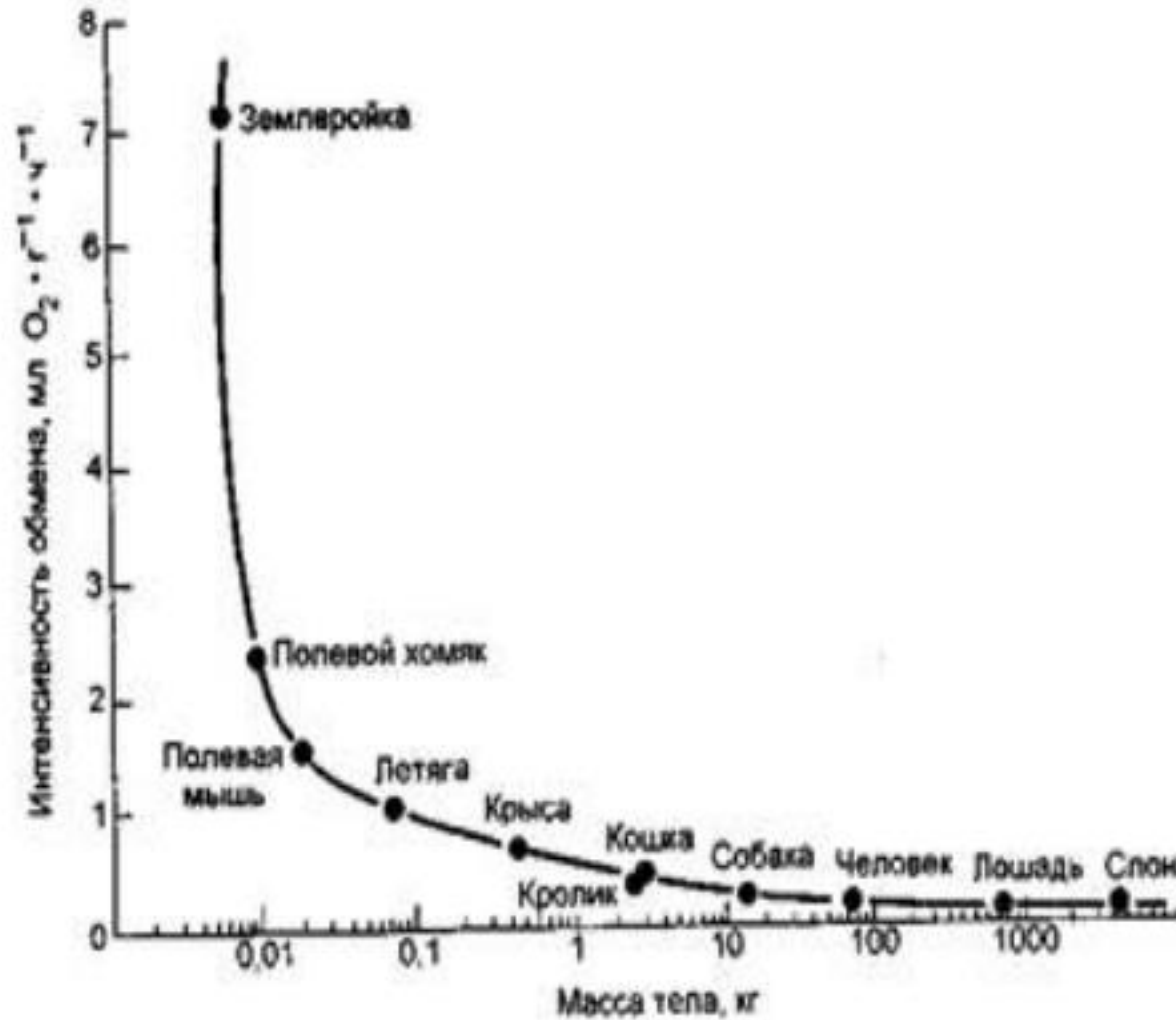
$$Y = aW^{2/3},$$

де Y - величини перелічених фізіологічних функцій, a - константа для кожної тварини, W - вага тіла (г).

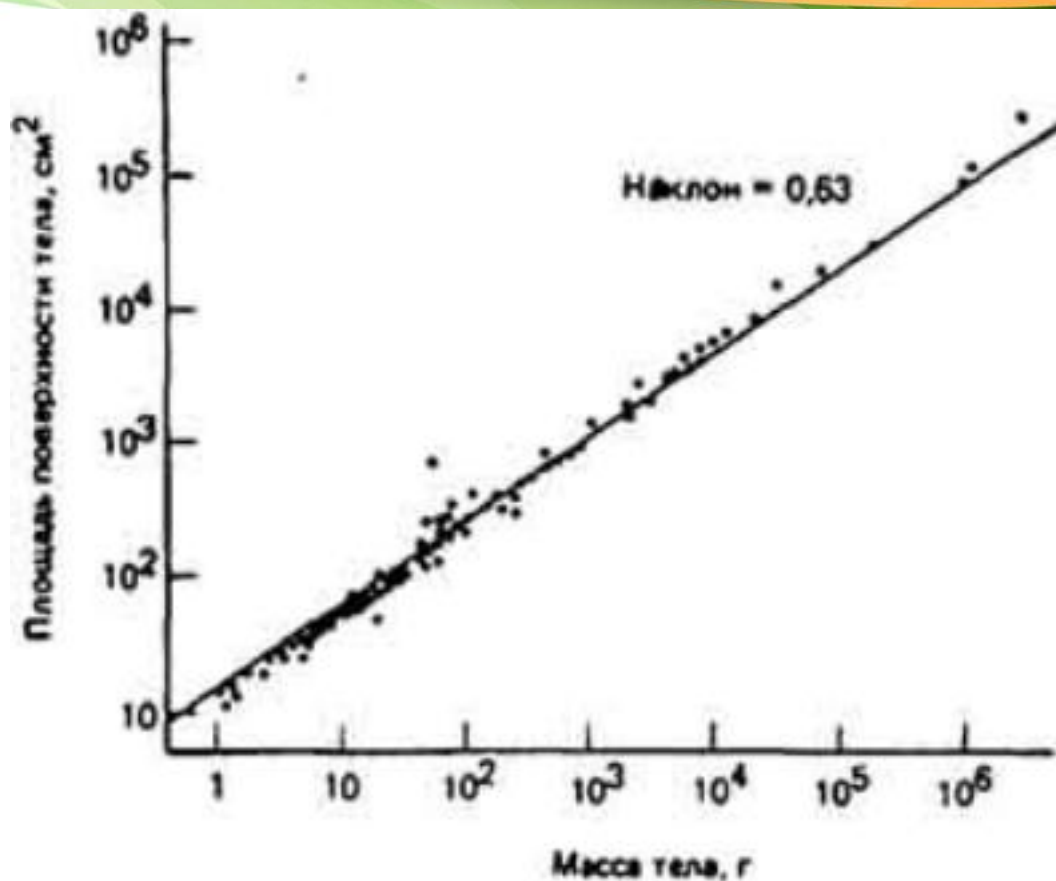
Таким чином, перші положення про закон поверхні пов'язувались з рівнем основних фізіологічних функцій тварин. Подальші дослідження ряду фізіологів підтвердили ці положення про зв'язок величин обміну речовин і величин, які характеризують легеневе дихання та кровообіг.

Формулювання закону поверхні тіла належить Рубнеру. Він обґрунтував закон поверхні тіла тим, що при розрахунку на одиницю поверхні тіла речовин собаки залишається майже сталим, тоді як згідно розрахунку на одиницю ваги він різко змінюється. Положення ґрунтувалося на дослідженні теплопродукції у повному спокої та у голодному стані в 7 собак вагою від 3 до 31 кг. Такі ж явища спостерігалися і при зіставленні теплопродукції у тварин різних видів.

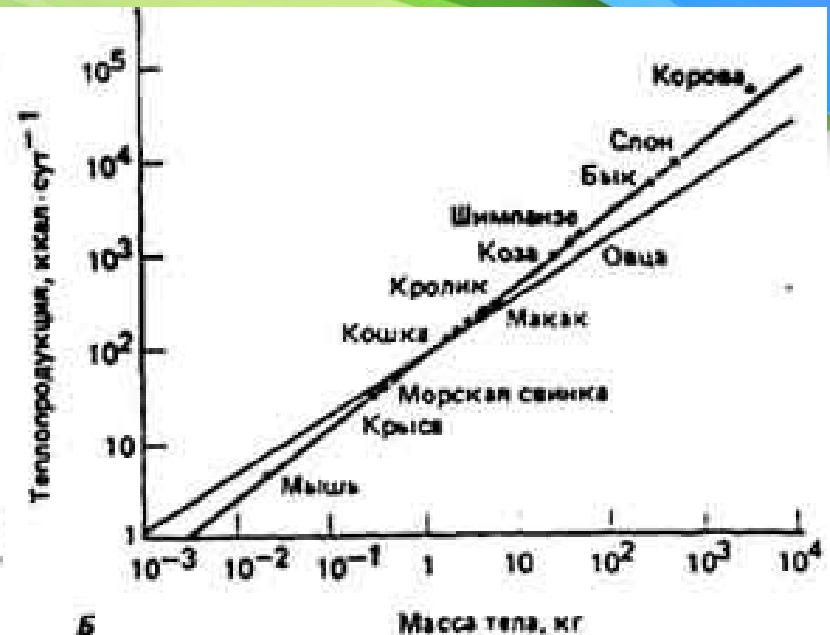
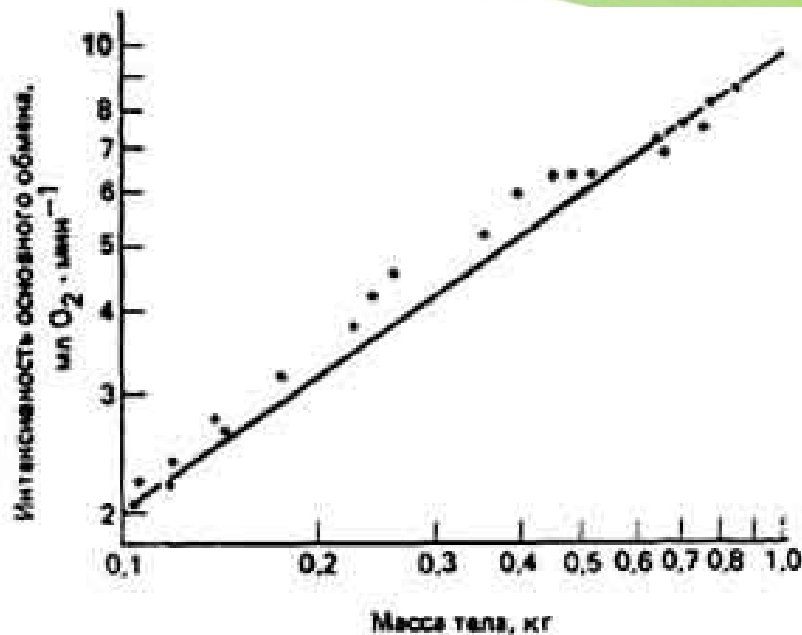
Обмін речовин, розрахований на одиницю поверхні тіла, зростає дуже повільно від найменших тварин (миша, горобець і т.п.) до середніх (до 100 кг), але потім у великих тварин (копитних - поні, першерона, бика, слона) - дуже різко. Отже, відносно дуже мала поверхня тіла не є фактором, який знижує рівень окислювальних процесів. Для протікання життєвих процесів гомойотермного організму існує якийсь мінімум, пов'язаний, можливо, з можливостями ферментативних реакцій і з процесами збудження, нижче якого в нормальних умовах життя обмін речовин знижуватися не може. Тому дуже великі гомойотермні тварини в умовах наземного існування являють значну рідкість (інша справа - водні організми, в яких тепловіддача в воді значно більш інтенсивна), а рівень обміну речовин у них, розрахований на поверхню тіла, виявляється в значній мірі зниженим порівняно з тваринами середньої ваги, які представляють переважну більшість існуючих видів. Разом з тим відношення рівня основного обміну та частоти пульсу в гомойотермних організмів є сталими й нанесені на логарифмічну шкалу (по вазі тіла) являють таку саму пряму залежність, як і величина тіла й споживання кисню у пойкилотермних.



Закон поверхні тіла Рубнера



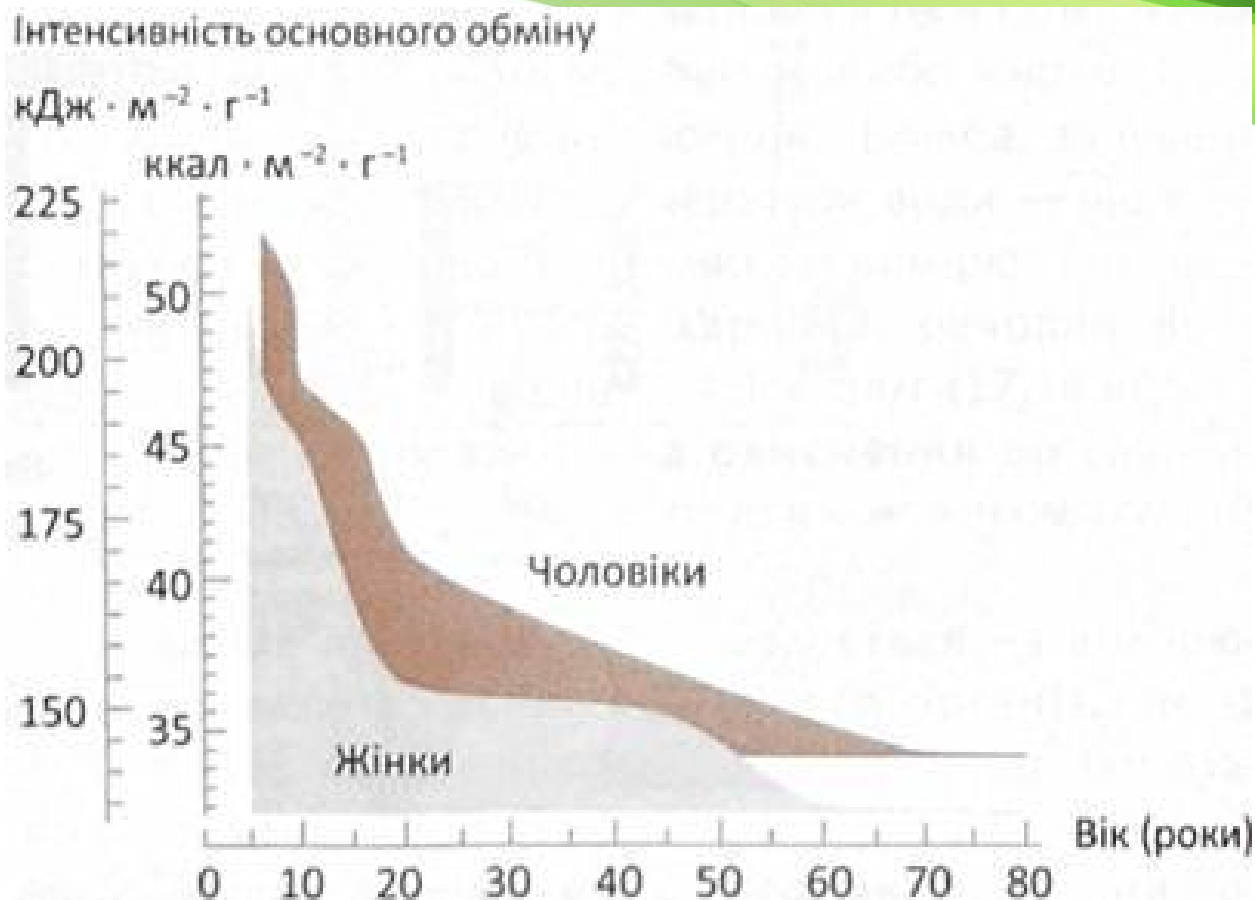
Залежність площі поверхні тіла у різних ссавців (від миші до слона) від ваги тіла. Нахил лінії залежності відповідає показнику ступеня 0,63. а не прогнозованого на основі уявлення про ізометричних (пропорційних) масштабних співвідношеннях показником ступеня 0,67 (McMahon, 1973). Алометричні (непропорційні) масштабні співвідношення виникають через те, що зі збільшенням розміру тварин даного виду у них стають щодо більш масивними кістки, м'язи і ін. частини тіла.



Залежність інтенсивності основного обміну від ваги тіла.

А. Інтенсивність основного обміну в залежності від маси тіла у особин одного виду, але різних розмірів (морських свинок). Нахил лінії графіка говорить про те, що у тварин з ізометричними масштабними співвідношеннями ІВС пропорційна масі тіла, яка була зведена в ступінь 0.67.

Б. Інтенсивність основного обміну в залежності від маси тіла у різних видів тварин. Чорна лінія має нахил, відповідний показнику ступеня, рівному 0,75.



Зміни рівня основного обміну чоловіків і жінок у різні вікові періоди. По вертикалі – інтенсивність основного обміну, по горизонталі – вік.

4. Потік енергії в організмі

Розглянуті закономірності відбувають рівень так званого **базального метаболізму (основного обміну)**, тобто обміну речовин у тварин, які знаходяться в повному спокої, у термонеутральній зоні та не перетравлюють їжу. Визначення основного обміну технічно складно. Так, багато хто з ссавців (наприклад, жуйні) практично не мають перерви у травленні їжі, що завжди пов'язано з додатковими витратами енергії і виділенням тепла. Дуже дрібні форми (наприклад, землерийки) також увесь час харчуються, причому це супроводжується підсиленою м'язовою діяльністю. Крім того, встановлено, що й рівень основного обміну не залишається сталим. Показано, наприклад, що основний обмін у птахів має добові коливання: у фазі нічного спокою він у середньому на 20% (у дрібних птахів до 40%) нижче, ніж у фазі активності. Існують і сезонні коливання. Так, у птахів виявлені достовірні сезонні зсуви рівня основного обміну при зберіганні практично незмінної залежності його від розмірів тіла.

Величина основного обміну не спряжена з витратами енергії на терморегуляцію, годі як у гомойотермних тварин поза зони термічної нейтральності рівень обміну зростає. Обмін речовин тварини в спокої з урахуванням терморегуляторних витрат звуть **стандартним обміном**. При вивченні енергетики птахів частіше усього в якості параметрів стандартного обміну використовують рівень метаболізму при 0 і 30°C. Різні форми діяльності підвищують витрати енергії. Тому для характеристики енергетичного обміну часто використовують величину так званої **енергії існування** – кількість енергії, яка щодобово витрачається та засвоюється при зберіганні нульового балансу ваги тіла та відсутності додаткових витрат на продуктивні процеси (линька, статева активність та ін.) У відсутність витрат на терморегуляцію енергія існування являє собою суму величин основного обміну та витрат енергії на повсякденну активність (у клітці, так як такі досліди можливі тільки в неволі). Ця величина, як і стандартний обмін, залежить від температури та розраховується звичайно при 0 та 30°C.

Загальний енергетичний баланс організму складається з суми енергії, отриманої з їжею («велика енергія»), і різних форм енерговитрат. Ефективність засвоєння їжі ніколи не досягає 100% і залежить від складу корму, температури, сезону та ряду інших факторів. Так, у дрібних гризунів перетравлюваність концентрованих кормів досягала 84-94%; додавання зелених кормів знижувало цей показник до 81-85%. Засвоєна енергія з відрахуванням енергії, яка міститься в екскрементах (фекалії, сеча), складає **метаболізовану енергію**. Частина метаболізованої енергії виділяється у вигляді тепла в процесі перетравлення їжі (**специфічна динамічна дія їжі**) та або розсіюється, або використовується на терморегуляцію. Енергія, що залишилася, поділяється на **енергію існування**, що витрачається негайно, або використовується на **продуктивну енергію**, що акумулюється (хоча б тимчасово) в організмі у вигляді енергетичних запасів, маси зростаючих тканин, статевих продуктів і т.п.



Дякую за увагу!