

АВТОР: В.И. Ефремов

Удельная скорость и формы роста

НА ОСНОВАНИИ СОБСТВЕННЫХ НАБЛЮДЕНИЙ И МНОГОЧИСЛЕННЫХ ДАННЫХ
ДРУГИХ ИССЛЕДОВАТЕЛЕЙ И.И. ШМАЛЬГАУЗЕН ПО ДИНАМИКЕ УДЕЛЬНОЙ СКОРОСТИ
ВЫДЕЛИЛ ДВЕ ФОРМЫ РОСТА : *ЭКСПОНЕНЦИАЛЬНЫЙ РОСТ* И *ПАРАБОЛИЧЕСКИЙ*
РОСТ

Скорость в том или ином выражении является важнейшей характеристикой любого процесса. В качестве основного параметра она входит во все уравнения роста. На предыдущей лекции вы могли убедиться в несомненном превосходстве параметра *относительной* скорости над абсолютным приростом, превосходстве, аргументированно доказанном Чарльзом Майнотом. Однако, вскоре выяснилось, что относительная скорость может, сама по себе, стать причиной принципиальной ошибки. Важные последующие уточнения в выражение истинной скорости (интенсивности) роста сделал наш соотечественник известный морфолог, анатом и эмбриолог Иван Иванович Шмальгаузен.

Иван Иванович Шмальгаузен



(1884 – 1963)

Иван Иванович Шмальгаузен, выдающийся биолог XX века и крупнейший советский теоретик-эволюционист. Его научная деятельность характеризуется необычайно широким диапазоном интересов от сравнительной анатомии и эволюционной морфологии до проблем роста и формообразования

В частности, он обратил внимание на то, что в общепринятой формуле относительной скорости роста учитывается «*причисление процентов к капиталу*» через определённые (часто значительные) промежутки времени. В этом, по мнению Шмальгаузена, и заключена известная неточность, которая в некоторых случаях может стать источником значительной ошибки. Поскольку причисление процентов при этом совершается через конечные промежутки времени, а в этих интервалах тоже могут происходить изменения скорости роста. Проистекающая отсюда ошибка будет тем значительнее, чем продолжительнее промежутки времени между последовательными промерами. Напротив, с уменьшением значения $tn - (tn-1)$ относительная скорость роста всё более будет приближаться к истинной скорости. Тождество становится достижимым при приращениях изучаемого параметра, например (Δv) , в бесконечно малые промежутки времени (Δt) . Такое приращение во времени обозначается как $(\Delta v / \Delta t)$. **Это производная уравнения роста.** Если отнести её к объёму, массе или длине в данный момент времени, $Cv = \frac{\Delta v}{\Delta t} \cdot \frac{1}{v}$, то мы получим величину, которую И.И. Шмальгаузен назвал ***удельной скоростью роста.***

Таким образом, по мнению Шмальгаузена, удельная скорость роста – это истинная скорость роста данной размерности. Для того, чтобы получить удельную скорость роста, нужно знать уравнение роста и его продифференцировать, так как производная этого уравнения входит в формулу удельной скорости. При определении скорости роста по двум последовательным измерениям за время $t = t_2 - t_1$ (где t_1 и t_2 - возрасты организма в начале и в конце промеров) формула принимает вид:

$$Cv = \frac{\log v_2 - \log v_1}{(t_2 - t_1) \log e} = \frac{\log v_2 - \log v_1}{(t_2 - t_1) 0,4343}$$

где 0,4343 – логарифм основания натуральных логарифмов.

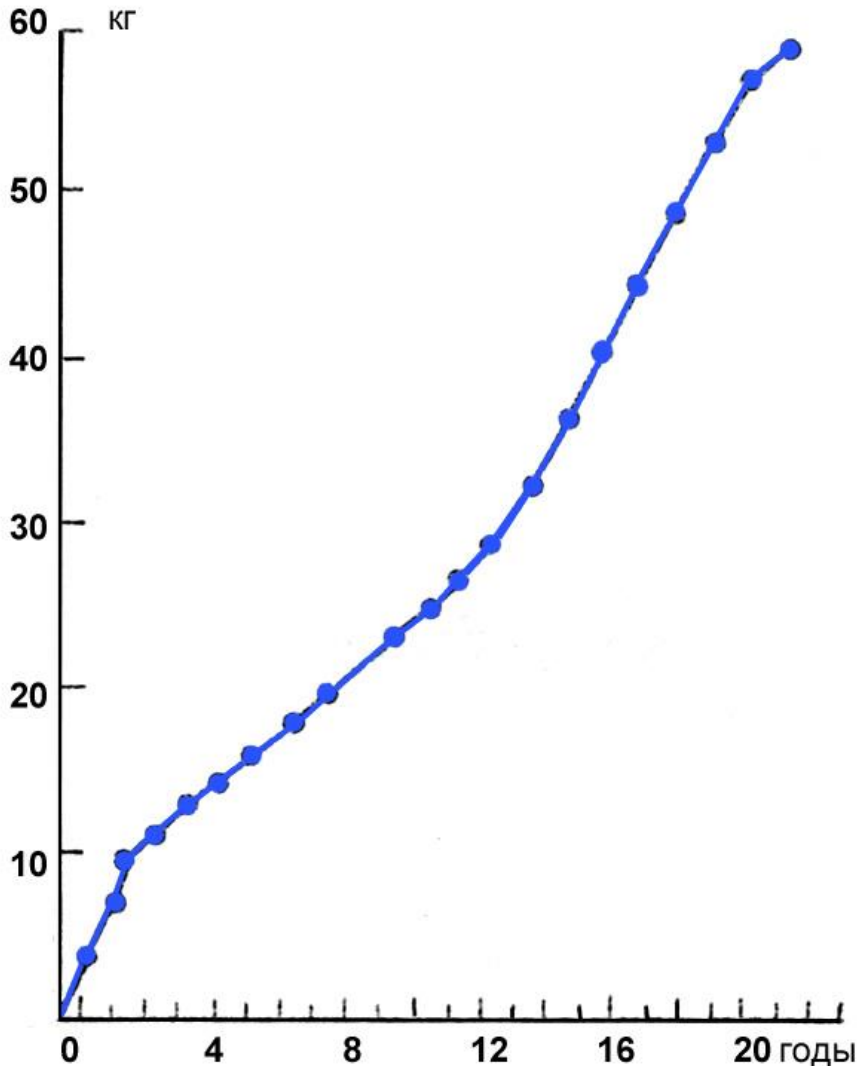
Если анализируется рост объёма, то в простейшем случае экспоненциального роста объём V будет равен в каждый момент времени исходному объёму v_0 (величина постоянная), умноженному на основание натуральных логарифмов e в степени ct , т.е. постоянной умноженной на время: $v = v_0 e^{ct}$,

Определив удельную скорость роста у отдельных частей тела и у зародыша в целом, Шмальгаузен установил, что этот показатель роста падает строго закономерно в обратной пропорции к возрасту зародыша, так что произведение скорости роста на время оказывается величиной постоянной: $C_v \cdot t = constant$ или k . Причём для позвоночных животных эта постоянная по расчётам Шмальгаузена оказалась близкой к 3.

Эту закономерность Шмальгаузен рассматривал как **“закон роста”** и придавал ей большое значение, полагая, что она является выражением возрастных изменений любого организма. Характерно, что, не зная об этом выводе И.И. Шмальгаузена, американские исследователи Мёррей, изучавший рост зародышей цыплёнка, и Мак Довелль, работавший на эмбрионах мыши (1927), пришли к той же формуле, руководствуясь совершенно другими принципами анализа, что лишний раз доказывает её общий характер.

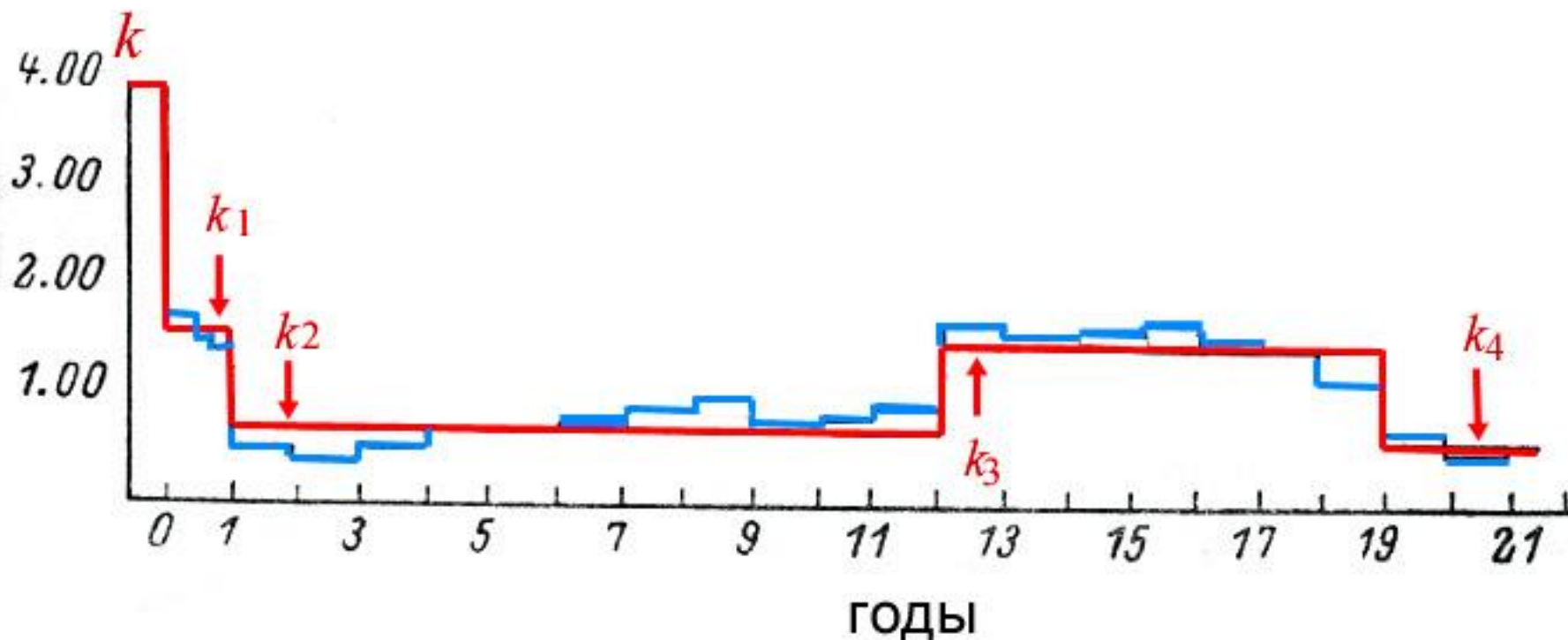
Итак, для каждого периода жизни, как эмбриональной, так и постэмбриональной, можно определить константу роста k , понимая под ней произведение удельной скорости роста на возраст объекта.

Периодичность роста и константа k



Кривая неравномерного роста организма в абсолютном выражении, может не выражать признаков периодичности. Например, график увеличения веса человека по годам напоминает S-образную кривую, имеющую небольшие неровности, относительно которых трудно решить, отражают ли они ошибки измерения, или являются результатом изменения интенсивности роста.

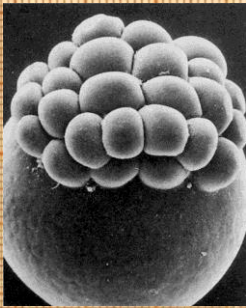
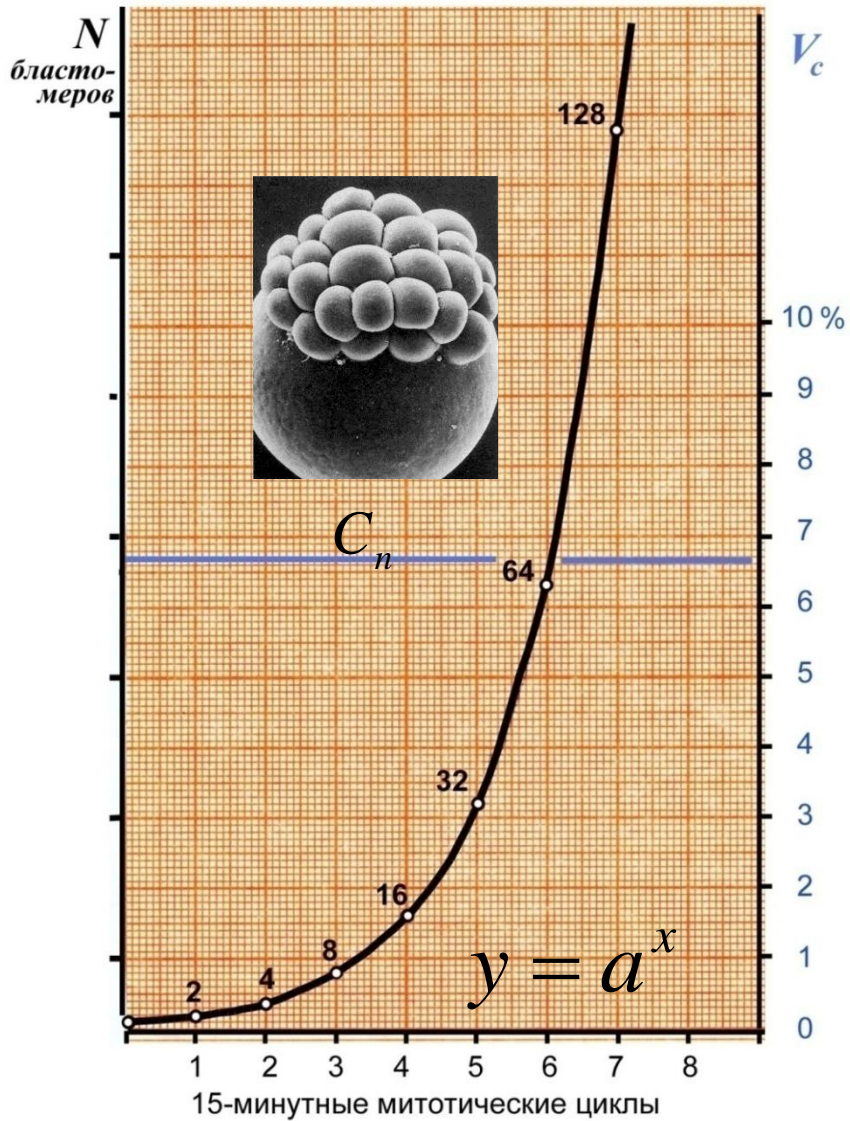
Константа роста у человека (мальчики)



Средние значения константы обозначены красными линиями. Константы: k_1 - периода лактации, k_2 - отроческого возраста, k_3 - периода полового созревания, k_4 - периода падения роста перед его окончанием. Стрелками показана направленность динамики роста.

На основании целого ряда собственных наблюдений и обширных данных литературы по этому вопросу, И.И. Шмальгаузен считал возможным установить два типа роста: ***экспоненциальный*** и ***параболический***.

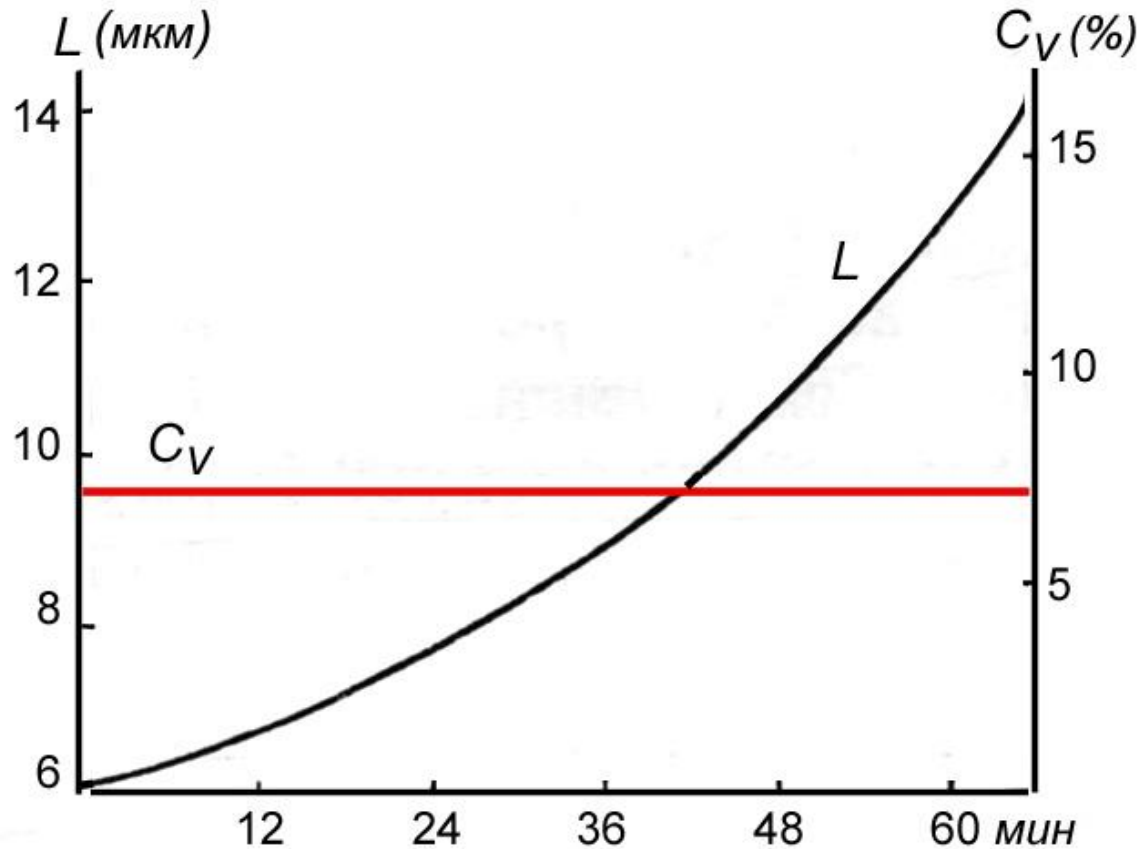
Синхронное
дробление зиготы
Danio rerio



Экспоненциальный рост

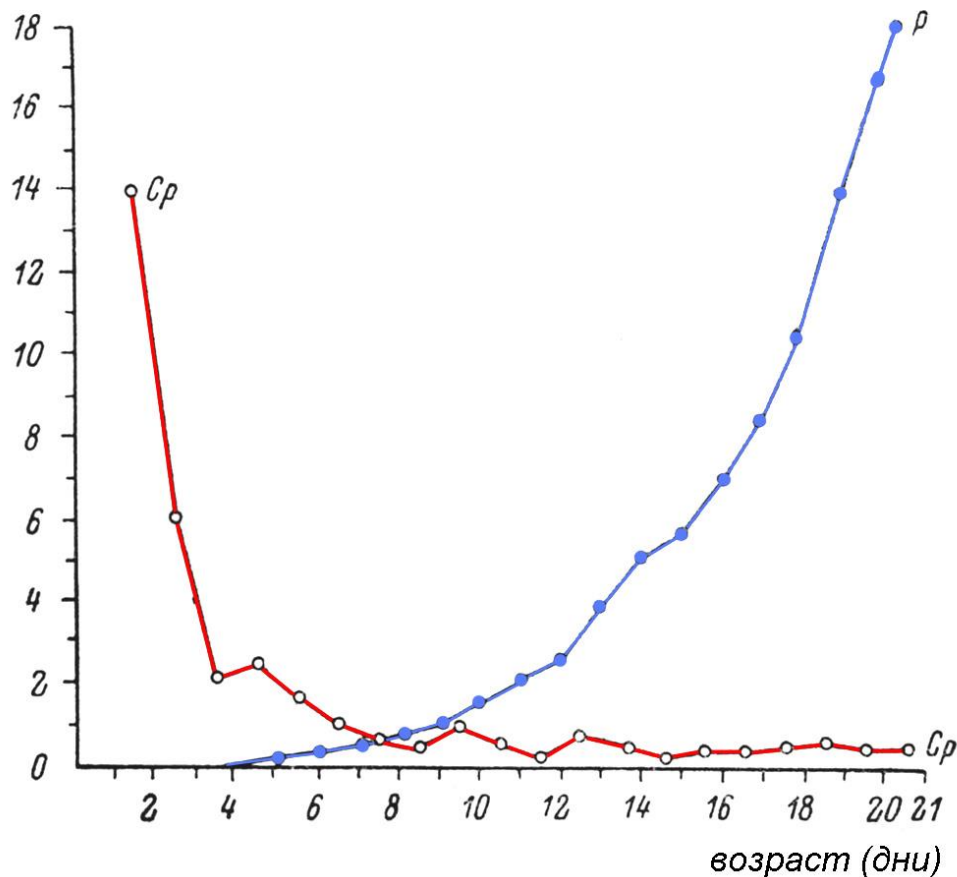
Экспоненциальный рост – это рост с постоянной относительной скоростью (C_n). При этом увеличение любых размеров (длины и веса тела, количества клеток в ткани или количества особей в популяциях животных) происходит в *геометрической прогрессии*. Таким образом, в простейшем виде ЭР является типичной *показательной функцией*. Экспоненциальный рост характерен для некоторых микроорганизмов (например, для бацилл), простейших, личинок насекомых. По закону экспоненциальности увеличиваются в числе клетки в культуре *in vitro* и при дроблении. Так растут популяции саранчи и тутового шелкопряда, и т.п.

Экспоненциальный рост некоторых микроорганизмов



кривая роста в длину (L) и относительной скорости роста (C_V) особей *Bacillus megatherium* (по Шмальгаузен, 1935).

Скорость роста зародыша цыплёнка



Несколько позднее открытия Робертсона при изучении развития зародыша цыплёнка И. И. Шмальгаузен также обнаружил своеобразный тип роста, обобщённому анализу особенностей которого и объяснению его значения были посвящены несколько важных публикаций. Впоследствии этот тип роста был описан у зародышей других позвоночных и беспозвоночных животных

• P — кривая нарастания веса; C_p — динамика относительной скорости весового прироста

Параболический рост

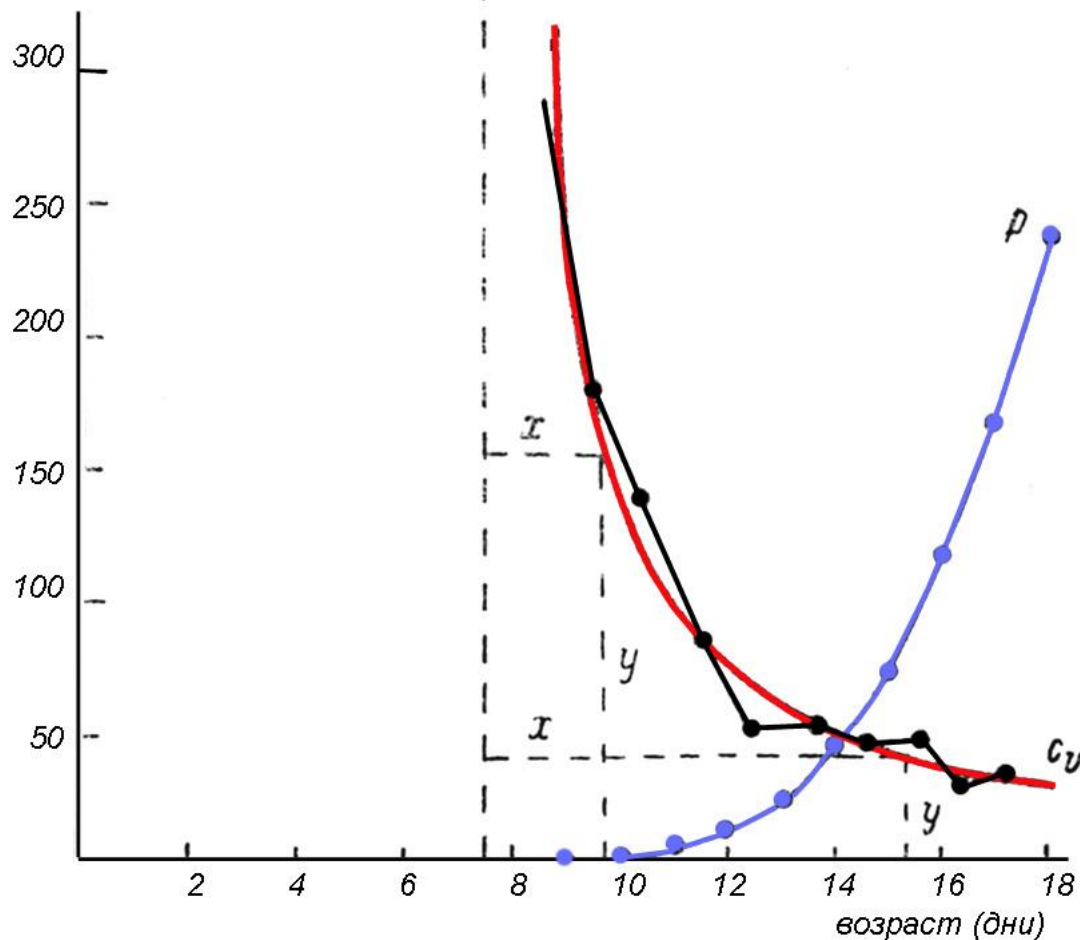
Изучая рост эмбрионов человека, Робертсон (Robertson, 1908) впервые обратил внимание на то, что здесь не полностью соблюдается или вовсе не соблюдается главное условие экспоненциальности; как выяснилось, *скорость роста зародышей не постоянна*. Рассматривая разные варианты эмпирических формул для удовлетворительного описания конкретного случая, он остановил свой выбор на уравнении параболы. Почти в неизменном виде ее применял также Меррей для зародыша цыпленка. Однако полный, обстоятельный анализ этого типа роста и объяснение его специфики впервые были предложены И.И. Шмальгаузенем на основании собственных данных, полученных при изучении роста эмбрионов цыпленка и других позвоночных и беспозвоночных.



Торнберн Робертсон (Thornburn Brailsford Robertson) – известный австралийский биохимик и физиолог – родился 4 марта 1884 года в Эдинбурге (Шотландия) и в возрасте 8 лет вместе с родителями переехал в Австралию, закончил университет в Аделаиде и переехал в США, где в лаборатории знаменитого Жака Лёба продолжил свою работу как биохимик. В 1919 году Робертсон вернулся в Австралию. С крупнейшими научными учреждениями этой страны связана вся основная исследовательская деятельность этого большого ученого. Умер Робертсон в январе 1930 года.

Параболический рост

вес и
прирост (%)



На рисунке показаны: кривая возрастания веса эмбрионов мыши (синяя, P) и кривая удельной скорости роста (красная, Cv).

Кривая параболического роста по своей форме почти не отличается от экспоненциальных кривых. Однако, зависимость здесь совершенно иная:

$$V_t = V_0 \cdot t^k$$

В данном уравнении время (t — возраст) — независимая переменная — не входит в показатель степени.

По Шмальгаузену (1926)
из Светлова (1978)

Особенность параболического роста определяется своеобразием динамики удельной скорости этого типа роста. Эта динамика описывается **равносторонней гиперболой**. Для такого вида гиперболы характерно примечательное свойство: если из любой точки этой кривой провести перпендикуляры на обе оси координат, то произведение длин обоих перпендикуляров (т.е. площадь прямоугольников между ними) будет всегда величиной постоянной $[(xy)=(x'y')]$.

Таким образом здесь графически представлена важная закономерность $C_v t = k$. k – это константа роста.

Уравнение можно представить и в виде дроби $C_v = \frac{k}{t}$. Из этого выражения вытекает, что **удельная скорость обратно пропорциональна возрасту (t) и прямо зависит от некоей константы (k)**.

Учитывая сказанное, для того, чтобы решить, является ли та или иная эмпирическая ростовая зависимость параболической, следует определить динамику удельной скорости. И если окажется, что эта динамика на графике изменяется по гиперболе с характерным постоянством произведения (xv), то мы имеем дело с параболическим ростом.

Концепция параболического роста Шмальгаузена всегда вызывала большой интерес у специалистов ростологии. Наряду с всеобщим признанием её основных положений, касающихся роста эмбрионов, некоторые исходные позиции этой концепции вызывали споры и часто обоснованную критику. Так, Г.Г. Винберг (1966) считал, что идеи Шмальгаузена **«не могут быть приняты за основу теории биологического роста, в связи с тем, что Шмальгаузен рассматривает удельную скорость роста как функцию времени, а не функцию достигнутой величины растущего организма»**.

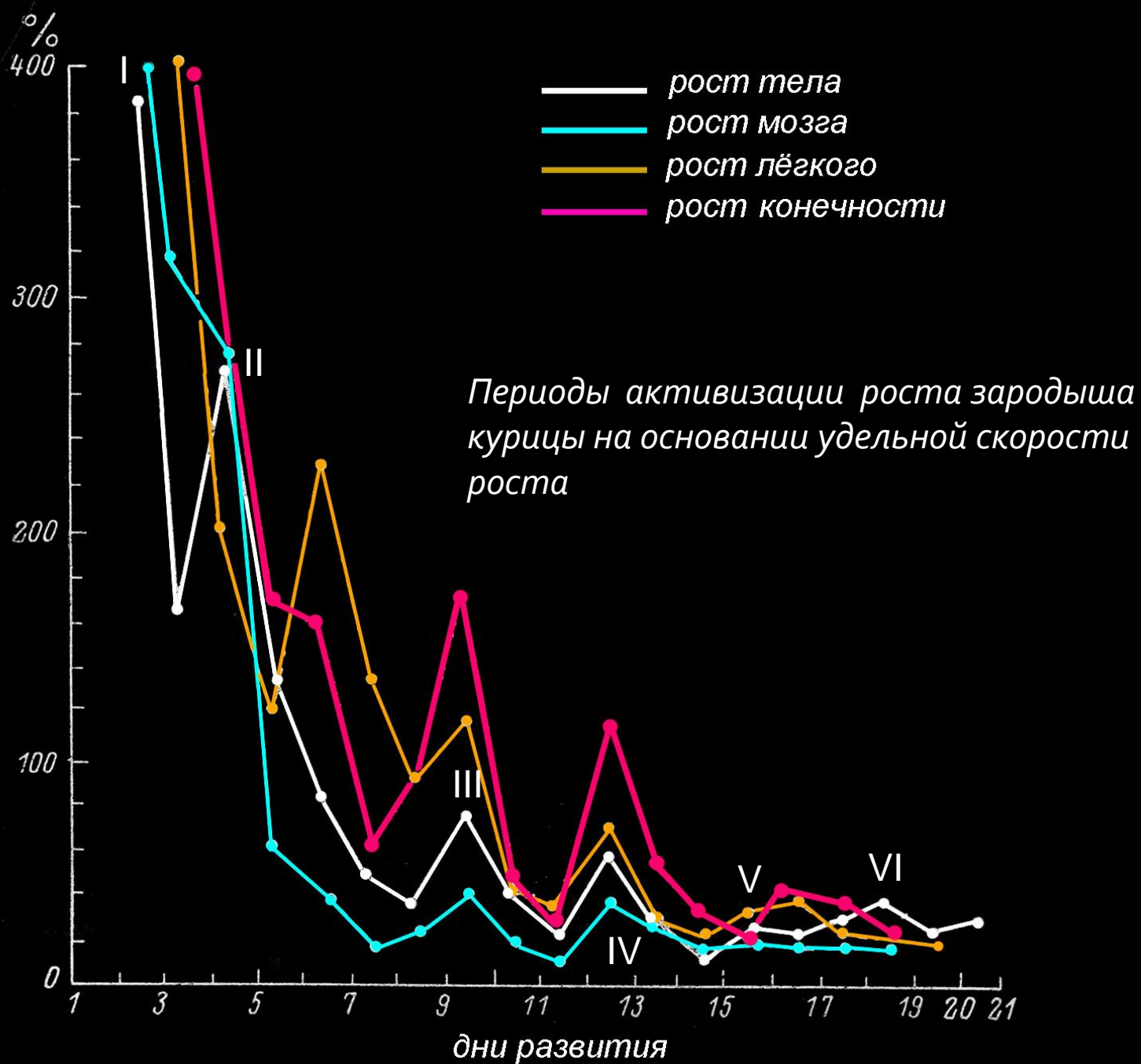
На этот же недостаток отправных моментов концепции Шмальгаузена указывал и С. Броди, полагая, что уравнения параболического роста **«нелогичны, поскольку они представляют явные функции времени, а не функции состояния самой системы»**. Под «состоянием системы» Броди понимал величину веса (массы) организма. По мнению **Броди**, кривая роста (по весу) может быть разделена на два отрезка: **до** и **после** перегиба. Первый отрезок кривой соответствует **“самоускоряющемуся росту”**, второй - **“самозамедляющемуся росту”**. Изучая в основном сельскохозяйственных млекопитающих, Броди пришёл к выводу, что **точка перегиба кривой приходится на время полового созревания**. Исходя из этого, рост на каждом из двух этапах Броди предлагал описывать разными кривыми.

Периодический рост развивающегося организма

Развитие представлений о росте как о прерывистом процессе, характеризующимся на разных этапах онтогенеза разными закономерностями, связано с именами двух выдающихся биологов: Ивана Ивановича Шмальгаузена и Самуэля Броди

Периодичность роста зародышей ПТИЦ

На примере зародыша курицы



Пояснение к предыдущему слайду «*б периодов активизации роста зародыша курицы на основании удельной скорости роста*»

График из работы И.И. Шмальгаузена, отражающий динамику удельной скорости роста тела эмбриона и отдельных органов как функции от времени развития.

Если проследить за тем, каким стадиям развития соответствуют точки заметного снижения скорости роста, то нетрудно убедиться, что эти точки совпадают с моментами наиболее выраженного процесса дифференциации. В эти моменты совершаются главные события формирования как зародыша в целом, так и его частей (органов).

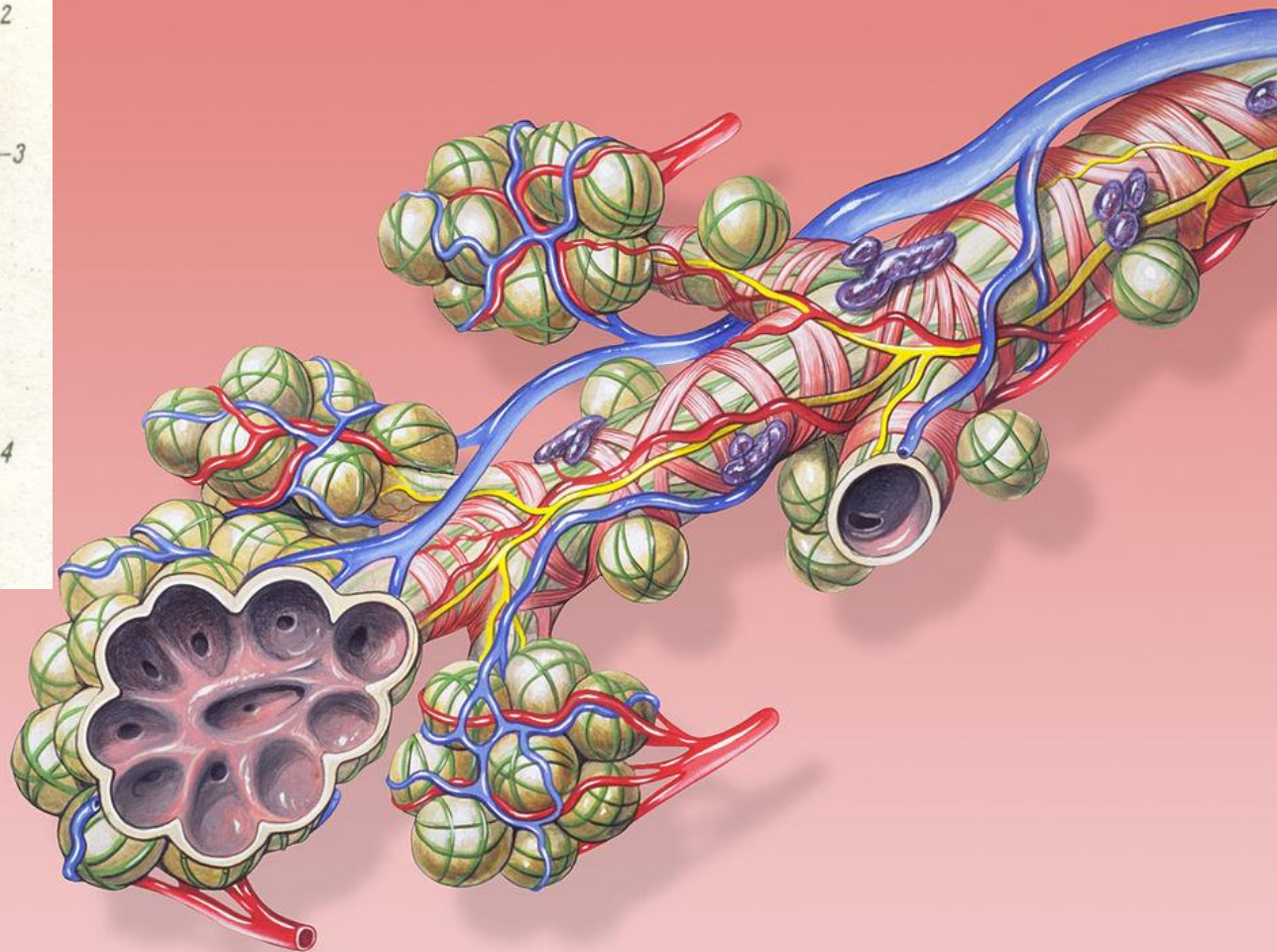
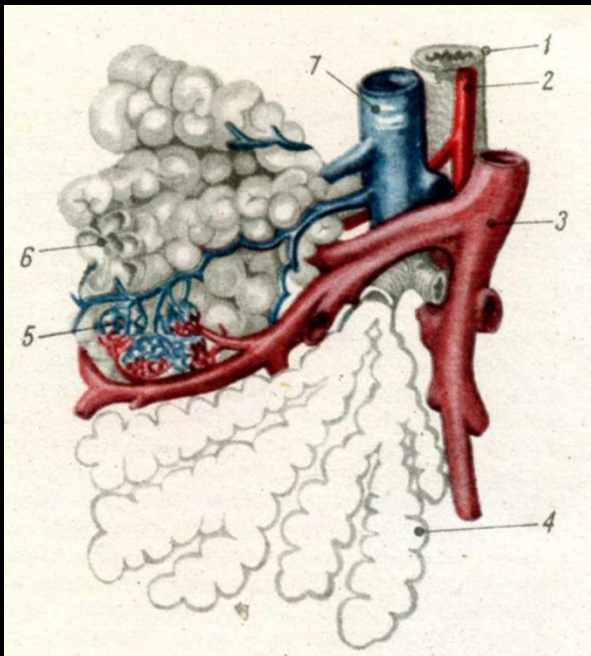
Так, в развитии «легкого» во время I-го падения появляются *бронхиолы*; затем легкое растёт; во время II-го резкого падения С – становятся видимыми *вторичные бронхиолы*; во время III-го падения (на 10-11 день инкубации) в легком возникают *зачатки альвеол и анастомозы*

Вывод: Рост и дифференцировка тесно связаны и взаимно обуславливают друг друга. И в то же время они являются в известном смысле антагонистами .

Наиболее обстоятельно и детально был проанализирован рост эмбрионов цыплёнка. В предыдущих разделах мы неоднократно рассматривали данные, полученные И.И. Шмальгаузенем. Обратимся вновь к рисунку (Рис. 77). Здесь на графике представлена динамика удельной скорости роста тела эмбриона и отдельных органов и систем как функция от времени инкубации. *В выровненной форме все эти зависимости представляют собой гиперболы.* Такой ход кривых отражает общую тенденцию снижения интенсивности роста зародыша с возрастом. Однако, на графике хорошо видно, что снижение скорости роста происходит неравномерно, что имеют место моменты подъёма интенсивности, которые сменяются этапами резкого падения её. Так, кривая удельной скорости роста тела зародыша содержит, по крайней мере, шесть подъёмов (два последних менее выражены). Более того, нельзя не отметить отчетливое совпадение характера кривых для разных органов и тела зародыша в целом. Полученные данные позволили Шмальгаузену констатировать наличие в эмбриональном развитии цыплёнка нескольких **периодов активного роста**. Но, с другой стороны, представленную динамику можно рассматривать и как последовательность периодических, резких падений скорости роста. Сопоставление точек наиболее выраженного падения скорости роста с напряженностью других явлений, сопутствующих развитию, показало, что этим моментам соответствуют процессы особенно выраженных морфогенетических преобразований как в зародыше в целом, так и в отдельных зачатках и развивающихся органах. Так, во время первого падения скорости роста в лёгком в нём начинают появляться *бронхиолы*. Затем орган растёт. Далее во время второго замедления роста образуются вторичные бронхиолы. Во время третьей ростовой паузы на 10-11 день развития цыплёнка в лёгком обнаруживаются зачатки альвеол и анастомозы. Т.е. каждое структурное усложнение

органа сопровождается падением скорости роста, тем более резкое, чем более значительные преобразования претерпевает тот или иной зачаток. Подобные взаимоотношения между количественной и качественной составляющей процесса развития Шмальгаузен считает закономерными, отражающими динамику уменьшения количества недифференцированных клеток в развивающемся зародыше.

Оконечность бронхиолы и расположенные на ней альвеолы



«Оконечность бронхиолы и расположенные на ней альвеолы» (*пояснения к предыдущему слайду*)

Дистальные участки легкого: 1 – бронхиола, 2 – ветвь бронхиальной артерии, 3 – разветвление легочной артерии; 4 – легочная альвеола, 5 – капилляры, 6 – гроздь, 7 – ветвь лёгочной вены

Рост как прерывистый процесс



Samuel Brody
(1890-1956)

Научная деятельность профессора Колумбийского университета Самуэля Броди была направлена на изучении проблем метаболизма и роста сельскохозяйственных животных. Его позиция наиболее полно выражена в монографии «Биоэнергетика и рост» (1945). В отличие от большинства ученых, пытающихся описать рост в ходе жизни организмов единым уравнением, Броди подразделял динамику роста на две составляющие в соответствии с «самоускоряющимся» и «самозамедляющимся» ростом с точкой перегиба, приходящейся на время полового созревания. Т.о. Броди оказался одним из первых исследователей, признававших *прерывистость процесса роста*

КОНЕЦ ПРЕЗЕНТАЦИИ

Спасибо за внимание