

14. Hossack K. F., Bruce R. A. Maximal cardiac function in sedentary normal men and women: comparison of age-related changes.—J. Appl. Physiol. Respirat. Environ. Exercise Physiol., 1982, 53, N 4, p. 799—804.
15. Ivy J. L., Withers R. T., Van Handel R. L. et al. Muscle respiratory capacity and fiber type as determinants of the lactate threshold.—J. Appl. Physiol. Respirat. Environ. Exercise Physiol., 1980, 48, N 3, p. 523—527.
16. Kindermann W., Simon G., Keul J. The significance of the aerobic-anaerobic transition for the determination of work load intensities during endurance training.—Eur. J. Appl. Physiol., 1980, 42, N 1, p. 25—34.
17. Rusko H., Rakkila P., Karvinen E. Anaerobic threshold, skeletal muscle enzymes and fiber composition in young female cross-country skiers.—Acta physiol. scand., 1980, 108, N 3, p. 263—268.
18. Strandell T. Circulatory studies on healthy old men. With special reference to the maximal physical working capacity.—Acta med. scand., 1964, Suppl. 414, p. 1—44.
19. Wasserman K., Whipp B. J., Koyal S. N., Beaver W. L. Anaerobic threshold and respiratory gas exchange during exercise.—J. Appl. Physiol., 1973, 35, N 2, p. 236—243.
20. Yoshida T. The validity of anaerobic threshold determination by a Douglas bag method compared with arterial blood lactate concentration.—Eur. J. Appl. Physiol., 1981, 46, N 4, p. 423—430.

Ин-т геронтологии
АМН СССР, Киев

Поступила 28.06.83

УДК 612.67

А. И. Зотин, Т. А. Алексеева

КОНСТАНТА РУБНЕРА КАК КРИТЕРИЙ ВИДОВОЙ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ ЖИЗНИ

Как известно, одной из важнейших конечных целей геронтологии является разработка способов увеличения видовой продолжительности жизни человека и животных [1]. В настоящее время, однако, даже теоретически вопрос о такой возможности еще не решен, в частности, из-за отсутствия общепринятых критериев продолжительности жизни. Календарное время жизни некоторых животных (в основном грызунов и насекомых) удается экспериментальным путем увеличить на 30—50 % [6, 11, 12]. Но календарное время не может служить достаточным критерием эффективности того или иного воздействия на продолжительность жизни. Например, изменением температуры среды можно значительно изменить длительность жизни как пойкилотермных, так и гомойотермных животных [12]. В частности, есть данные о том [20], что общая продолжительность жизни *Drosophila melanogaster* при 10 °C составляет 177 дней, при 20 °C — 54, при 30 °C — 21. Если принять календарное время в качестве критерия продолжительности жизни, то оказывается, что при 10 °C продолжительность жизни дрозophil возрастет на 230 % по сравнению с контролем при 20 °C, а при 30 °C уменьшается на 40 %. Таким образом, видовая продолжительность жизни не может зависеть от условий среды и этот результат показывает, что календарное время не может служить критерием видовой продолжительности жизни. Подобный критерий должен показывать не только время, которое прожил тот или иной организм, но и как он прожил это время, т. е. включать в себя понятия, характеризующие уровень жизнедеятельности.

Одним из первых удачных в этом отношении критерий полноценного онтогенеза животных предложил знаменитый немецкий физиолог Рубнер [21]. Он считал, что видовую продолжительность жизни животных можно характеризовать количеством энергии, которую использует (или производит) организм за всю жизнь от рождения до смерти. В этом случае произведение интенсивности дыхания животного на календарное время жизни является константой, свойственной

данному виду. Э. Бауэр [2, 17] предложил назвать эту константу «константой Рубнера». Учениками Бауэра была опубликована серия работ [3, 4, 13, 14, 15], в которых определена константа Рубнера для разных видов дрозофил и влияние на эту константу некоторых факторов среды. К сожалению, эти работы были прекращены и не получили надлежащего развития.

В настоящее время, как нам кажется, представления о константе Рубнера можно связать с понятием гомеореза, введенным Уоддингтоном [10] для характеристики стабильности онтогенеза животных, и с современными термодинамическими критериями устойчивости систем и неравновесных процессов.

Проблема устойчивости и надежности возникает не только при рассмотрении живых, но и любых других неравновесных систем. Мы не будем останавливаться на этом подробнее, отметим только, что для физико-химических систем термодинамический критерий устойчивости в конечном счете сводится к утверждению, что в таком состоянии скорость диссипации энергии в системе минимальна. Устойчивое (стационарное) состояние живых систем отличается от сходного состояния простых физико-химических систем. Дело в том, что стационарное состояние простых систем всецело определяется внешними параметрами. В отличие от этого живые системы способны активно противостоять изменениям окружающей среды за счет процессов регуляции и управления, осуществляемых внутри системы [7]. Поэтому для обозначения стационарного состояния организмов используют иное понятие, нежели для характеристики физико-химических систем — понятие гомеостаза. Отличие его от стационарного состояния обычных физико-химических систем состоит в том, что скорость диссипации энергии в этом состоянии всегда выше, чем в стационарном состоянии этой же системы, которое наступило бы, если бы система не была способна к процессам регуляции и управления.

Несмотря на сказанное, устойчивость гомеостаза может быть охарактеризована некоторой минимальной величиной скорости диссипации энергии, т. е. минимальной величиной интенсивности теплопродукции. Для гомойотермных животных такая характеристика гомеостаза представляется удобной и надежной, так как речь идет, фактически, об измерении основного или стандартного обмена. Для пойкилотермных животных дело осложняется тем, что стандартный обмен у них сильно зависит от температуры среды. Эту сложность можно преодолеть, приводя данные об интенсивности дыхания к температуре 20 °C.

Гомеостаз характеризует устойчивое состояние организмов в каждый данный момент времени. Организмы при этом находятся в состоянии непрерывного развития, и этот процесс не может быть охарактеризован понятием гомеостаза. Поэтому для характеристики устойчивости онтогенеза предложено другое понятие [10] — гомеореза, который представляет собой стабилизированный поток изменений в процессе развития организмов. Всякое отклонение от этого устойчивого процесса приводит к возникновению в системе таких изменений, которые возвращают ее к канализированной траектории гомеореза, которую Уоддингтон [10] назвал креодом. Следовательно, гомеорез — термин полностью аналогичный гомеостазу, но отнесенный не к данному состоянию живой системы, а к процессу ее изменения во время развития. Так как организмы в каждый данный момент времени находятся в состоянии гомеостаза, то можно сказать, что гомеорез представляет собой непрерывный ряд гомеостазов.

Гомеостаз, как отмечалось, можно характеризовать минимальной интенсивностью теплопродукции (состояние основного обмена), поэтому гомеорез можно характеризовать минимальной суммарной интенсивностью теплопродукции за весь период онтогенеза.

Схематически представление о гомеорезе можно пояснить моделью, в которой шарик катится вниз по наклонному желобу [7]. В

каждый данный момент времени шарик является полостью желоба соотвешивает интенсивности движения шарика (интенсивности движения шарика).

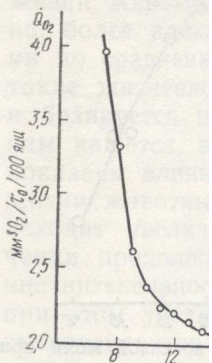


Рис. 1. Количество

Рис. 2. Потребление

процесс будет наиболее требуется минимум

Теперь перейдем к рассмотрению процессов, связанных с потреблением и выделением кислорода на разных температурах. На рис. 1 и 2 приведены данные о потреблении кислорода на каждой из температур (15—20 °C).

На рис. 1 и 2 да за одно деление по оси ординат 28 °C. Как видно из рис. 2, потребление кислорода при температуре 15—20 °C.

Янда и Косовский [18] показали, что скорость стадии куколки мучного червя (Tenebrio molitor) при температуре 18 °C. Как видно из рис. 2, потребление кислорода при температуре 15—20 °C.

Таким образом, можно сказать, что в процессе развития происходит процесс, характеризующийся минимальным периодом развития.

каждый данный момент времени наиболее устойчивым для шарика является положение на дне желоба, а наиболее устойчивой траекторией движения — проходящая по дну желоба. Если считать, что дно желоба соответствует минимальной интенсивности теплопродукции (интенсивности дыхания), то наиболее устойчивым будет такое движение шарика, при котором суммарная интенсивность дыхания за время движения будет минимальной. Очевидно, в этом случае про-

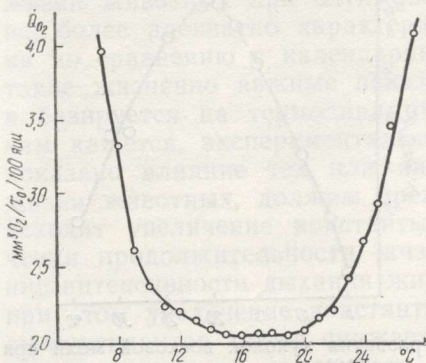


Рис. 1. Количество кислорода, потребляемое за одно деление дробления (τ_0) яйцами вьюна при различных температурах (по [8]).

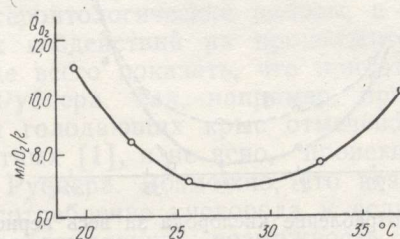


Рис. 2. Потребление кислорода за весь период развития куколок *Tenebrio molitor* при разных температурах (по [19]).

цесс будет наиболее оптимальным, так как на его осуществление потребуется минимальное количество энергии.

Теперь перейдем к рассмотрению экспериментальных данных, показывающих, что креод гомеореза соответствует минимальному потреблению и расходу энергии. В качестве модели выберем влияние температуры на процессы деления дробления яиц и на развитие куколок насекомых. Техника расчетов состоит в следующем: при разных температурах измеряется интенсивность дыхания и продолжительность периода развития, затем вычисляется суммарное потребление кислорода на единицу веса за изучаемый период развития для каждой из температур.

На рис. 1 приведены данные о суммарном потреблении кислорода за одно деление дробления яиц вьюна в зоне температур от 8 до 28 °C. Как видно из этих наблюдений, в зоне оптимальных температур (15—20 °C) наблюдается минимальная величина суммарного потребления кислорода, т. е. минимальная интенсивность теплопродукции.

Янда и Косиан [19] подробно изучили дыхание и продолжительность стадии куколки *Tenebrio molitor* при разных температурах. На рис. 2 приведена зависимость суммарного потребления кислорода куколками мучного хрущака при разных температурах, вычисленная по данным этих авторов. Минимальное количество кислорода, необходимое для развития куколок, наблюдается при 25 °C — температуре, оптимальной для развития этого вида жуков. У других видов насекомых наблюдается сходная закономерность. Так, расчет по данным Кресцителли [18] суммарного потребления кислорода куколками восковой моли при разных температурах показал, что минимальная величина потребления кислорода приходится на 30 °C. При более низких и при более высоких температурах эта величина быстро возрастает (рис. 3).

Таким образом, приведенные экспериментальные наблюдения показывают, что в зоне оптимальных температур развитие организмов происходит при минимальных затратах и расходах энергии: креод характеризуется минимальным суммарным расходом энергии за тот или иной период развития. Наоборот, отклонение от траектории креода

приводит к избыточной и неоправданной трате энергии, что не может не сказаться на результатах онтогенеза в целом. Рассогласование биохимических процессов, выражающееся в избыточной диссипации энергии, в конечном счете приводит к сокращению онтогенеза, сокращению сроков жизни.

Теперь мы можем вернуться к константе Рубнера и рассмотреть ее связь и отличие от понятий гомеореза и креода. По определению,

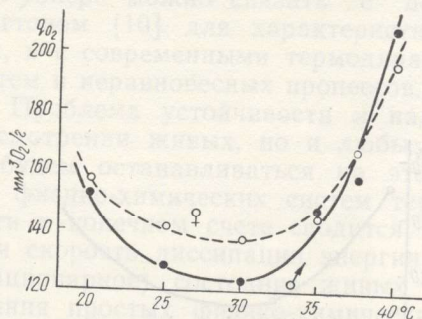


Рис. 3. Потребление кислорода за весь период развития куколок восковой моли при разных температурах (по [18]).

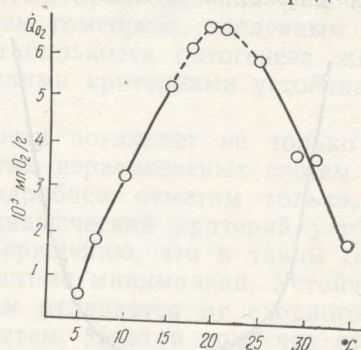


Рис. 4. Потребление кислорода за весь период жизни имаго дрозофил при разных температурах (по [15]).

константа Рубнера характеризует всю продолжительность жизни животного в оптимальных условиях, т. е. соответствует креоду всего онтогенеза. Мы будем определять константу Рубнера именно таким образом, и тогда выявляется существенное отличие этого понятия от понятия креода и гомеореза. Последние могут характеризовать онтогенез на любом его отрезке, на любой стадии развития. При этом креоды отдельных стадий развития соответствуют минимальному суммарному потреблению кислорода. Константа Рубнера характе-

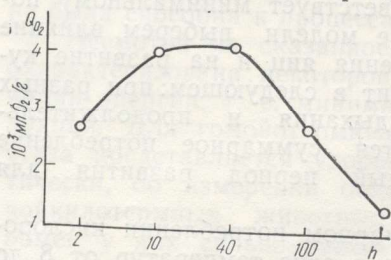


Рис. 5. Потребление кислорода за весь период жизни имаго дрозофил в зависимости от плотности посадки мух в пробирку (по [14]).

ризует весь онтогенез и соответствует максимальному суммарному потреблению кислорода за период жизни. Эти отличия связаны с тем, что, как отметил Войтенко [5], очень трудно определить и морфологически и физиологически ту стадию старения организмов, которая соответствует конечной точке продолжительности жизни. Можно считать поэтому, что при определении константы Рубнера мы выявляем максимальное календарное время достижения этой конечной точки старения организмов. В оптимальных условиях она будет максимальной, поэтому и константа Рубнера будет в этих условиях максимальной.

Высказанные соображения можно подтвердить экспериментальными данными, полученными при изучении продолжительности жизни и интенсивности дыхания дрозофил. Щербаков [15] измерял суммарную продукцию CO_2 на протяжении всей жизни взрослых мух при разной температуре и нашел, что константа Рубнера имеет максимальную величину при 20°C (рис. 4). При более низких и более высоких температурах константа Рубнера значительно падает. Сходные результаты получили Мурадян и Тимченко [9], которые сообщили, что суммарная продукция CO_2 имаго дрозофил имеет оптимум при 20—25°C.

Щербаков [14] изучал также влияние плотности посадки дрозофил в пробирках на интенсивность дыхания мух. Оптимальные усло-

вия жизни в эбирке. Расчет 5) показывает, малым усло автор [14].

Таким обр константы Руб жизни животн но, более адек ни по сравнен такие жизненн и базируется н нам кажется, з показано влия жизни животн исходит увели чении продолж ние интенсивн при этом увели антиоксидантов дет показано, ния продолжит ществ, показан

RUBNER'S

Rubner's cons considered for poss constant is shown counts for such vi with a thermodyn

N. K. Koltsov Instit Academy of Science

1. Аршавский И. . вивающихся в у В кн.: Продлен
2. Бауэр Э. С. Тео
3. Винберг Г. Г. III. Интенсивнос lans.— Арх. биол
4. Винберг Г. Г., I трех видов Dros
5. Войтенко В. П. рения. Л.: Наук
6. Дубина Т. Л., Минск: Наука и
7. Зотин А. И. Тер М.: Наука, 1974.
8. Зотин А. И., Оз период дроблен
9. Мурадян Х. К., I ни, интенсивност фил.— Журн. об
10. Уоддингтон К. I ческой биологии.
11. Фролькис В. В. 1975.—272 с.
12. Фролькис В. В., логические механ
13. Щербаков А. П. I. Вводные замеч 650.

вия жизни в этих опытах соответствовали 20—40 мухам в одной пробирке. Расчет константы Рубнера по наблюдениям Щербакова (рис. 5) показывает, что ее максимальная величина соответствует оптимальным условиям содержания дрозофил. Этот же вывод делает и автор [14].

Таким образом, можно предположить, что максимальная величина константы Рубнера соответствует максимальной продолжительности жизни животных при оптимальных условиях. Эта величина, возможно, более адекватно характеризует видовую продолжительность жизни по сравнению с календарным временем, поскольку она учитывает такие жизненно важные показатели, как энергетический метаболизм, и базируется на термодинамической характеристике гомеореза. Как нам кажется, экспериментально-геронтологические работы, в которых показано влияние тех или иных воздействий на продолжительность жизни животных, должны прежде всего показать, что при этом происходит увеличение константы Рубнера. Так, например, при увеличении продолжительности жизни голодающих крыс отмечено снижение интенсивности дыхания животных [1], и не ясно, происходит ли при этом увеличение константы Рубнера. Возможно, что воздействие антиоксидантов также снижает потребление кислорода и если это будет показано, то становится проблематичной возможность увеличения продолжительности жизни животных под воздействием этих веществ, показанная в некоторых исследованиях [16].

A. I. Zotin, T. A. Alekseeva

RUBNER'S CONSTANT AS A CRITERION OF SPECIES LIFE SPAN

Rubner's constant, equal to the product of respiration intensity by life span, is considered for possibility of application as a criterion of the species life span. This constant is shown to better characterize the life span, than the calendar time as it accounts for such vitally important characters as energy metabolism and is associated with a thermodynamical characteristic of homeorhesis.

N. K. Koltsov Institute of Developmental Biology,
Academy of Sciences USSR, Moscow

Список литературы

1. Аршавский И. А. Механизмы, определяющие продолжительность жизни крыс, развивающихся в условиях ограниченного калоража, в свете негэнтропийной теории. — В кн.: Продление жизни: прогнозы, механизмы, контроль. Киев, 1979, с. 135—141.
2. Бауэр Э. С. Теоретическая биология. — М.; Л.: ВИЭМ, 1935.—206 с.
3. Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и продолжительность жизни *Drosophila*. III. Интенсивность дыхания, размеры и продолжительность жизни *Drosophila simulans*. — Арх. биол. наук, 1935, 38, № 3, с. 657—663.
4. Винберг Г. Г., Щербаков А. П. Интенсивность обмена и продолжительность жизни трех видов *Drosophila*. — Зоол. журн., 1937, 16, № 2, с. 311—323.
5. Войтенко В. П. Биологический возраст. — В кн.: Физиологические механизмы старения. Л.: Наука, 1982, с. 144—156.
6. Дубина Т. Л., Разумович А. Н. Введение в экспериментальную геронтологию. — Минск: Наука и техника, 1975.—168 с.
7. Зотин А. И. Термодинамический подход к проблемам развития, роста и старения. — М.: Наука, 1974.—184 с.
8. Зотин А. И., Озернюк Н. Д. Влияние температуры на дыхание и уровень АТФ в период дробления яиц вьюна. — Докл. АН СССР, 1966, 171, № 4, с. 1002—1004.
9. Мурадян Х. К., Тимченко А. Н. Температурная зависимость продолжительности жизни, интенсивности биосинтеза РНК, белка и выделения углекислого газа у дрозофил. — Журн. общ. биологии, 1982, 43, № 4, с. 560—565.
10. Уоддингтон К. Х. Основные биологические концепции. — В кн.: На пути к теоретической биологии. М.: Мир, 1970, с. 11—38.
11. Фролькис В. В. Старение и биологические возможности организма. — М.: Наука, 1975.—272 с.
12. Фролькис В. В., Мурадян Х. К. Продление жизни в эксперименте. — В кн.: Физиологические механизмы старения. Л.: Наука, 1982, с. 157—186.
13. Щербаков А. П. Интенсивность обмена и продолжительность жизни *Drosophila*. I. Вводные замечания и обзор литературы. — Арх. биол. наук, 1935, 38, № 3, с. 639—650.