УСПЕХИ СОВРЕМЕННОЙ БИОЛОГИИ, 2020, том 140, № 5, с. 443–454

УДК 573.7:599.3/8:574.46:57.087.1

ПИТАНИЕ И ОНТОГЕНЕЗ. ЧАСТЬ 1. ЭНЕРГЕТИЧЕСКАЯ УДЕЛЬНАЯ РАВНОЦЕННОСТЬ ПОСТНАТАЛЬНОГО ОНТОГЕНЕЗА ПЛАЦЕНТАРНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

© 2020 г. В. М. Жминченко*

Федеральный исследовательский центр питания и биотехнологии, Москва, Россия

**e-mail: zhminchenko@ion.ru*

Поступила в редакцию 31.05.2020 г.
После доработки 31.05.2020 г.
Принята к публикации 14.06.2020 г.

Целью исследования было установить параметры удельных затрат энергии за постнатальный онтогенез различных видов плацентарных млекопитающих. Использованы данные литературы о среднесуточных удельных энергозатратах на 1 кг массы тела взрослых индивидуумов для определения потребления энергии за период максимальной продолжительности жизни 88 видов из 8 отрядов: насекомоядных (Insectivora) – 2; грызунов (Rodentia) – 12, хищных (Carnivora) – 43, парнокопытных (Artiodactyla) – 8, непарнокопытных (Perissodactyla) – 2, зайцеобразных (Lagomorpha) – 1, китообразных (Cetacea) – 3 и приматов (Primates) – 17. Среднее значение удельного потребления энергии за постнатальный онтогенез млекопитающих составило 4926.7 ± 162.3 МДж/кг за максимальную продолжительность жизни видов. Эпифеноменальные инварианты онтогенетического развития видов: число сердечных сокращений в течение жизни у млекопитающих, число оборотов молекулярных респираторных комплексов в течение жизни на клетку служат доказательством реального существования энергетической удельной равноценности за постнатальный онтогенез плацентарных млекопитающих. Основываясь на эмпирических фактах ускорения или замедления развития индивидуумов различных видов млекопитающих, в зависимости от количества потребляемой ими пищи можно сделать следующие выводы: постнатальный онтогенез видов плацентарных млекопитающих имеет эквивалентную удельную энергетическую ценность; потребляемая энергия (питание) и продолжительность жизни организма являются мерой онтогенетического развития.

Ключевые слова: плацентарные млекопитающие, онтогенез, интенсивность метаболизма, максимальная продолжительность жизни, удельная энергия постнатального онтогенеза

DOI: 10.31857/S0042132420050105

ВВЕДЕНИЕ

Очевидно – без пищи развитие организма невозможно. Исходя из данной аксиомы, онтогенетическое развитие многоклеточного организма следует воспринимать неразрывно с усвоенным и израсходованным количеством пищевых веществ и энергии за время его жизни.

Пионером в исследованиях потенциальных энергетических возможностей животных в зависимости от их продолжительности жизни (ПЖ) был Макс Рубнер (Rubner, 1908). В 1908 году на 5 видах домашних животных он обнаружил, что удельные расходы энергии на основной обмен в течение жизни этих видов одинаковы, несмотря на различия между ними в ПЖ и массе тела, и составляют, примерно, 800 кДж на г массы тела. Тем самым он предоставил последующим исследователям решать следующие научные задачи: 1) доказать, имеет ли данный феномен право на жизнь и установить, какими энергетическими ресурсами обладает онтогенез видов различных классов; 2) найти причины и раскрыть механизмы лимитирования жизни животных; 3) понять, для чего необходимо лимитирование длительности жизни видов природе. Сам феномен Рубнера – большая интенсивность метаболизма у мелких животных и меньшая – у крупных при равных удельных затратах энергии в течение жизни млекопитающих, послужил основанием для создания гипотезы скорости жизни (rate of living) Раймондом Пирлом (Pearl, 1928).

Результаты исследований последних лет удельного энергетического потенциала онтогенеза представителей различных классов животного мира собраны в табл. 1.

При сравнении представленных данных видно, что каждый класс имеет собственные энергетические параметры. Уровень удельных затрат энергии на онтогенез постепенно увеличивается

Таблица 1. Удельные энергозатраты в течение средней продолжительности жизни (СПЖ) или максимальной продолжительности жизни (МПЖ) видов различных классов животного мира

Классы или отряды	Энергозатраты, МДж/кг/ПЖ	Источник
СПЖ и основной обмен		
Простейшие (Protozoa)	2.0	(Atanasov, 2005)
Рептилии (Reptilia), змеи (Snakes)	146.5	
Членистоногие (Arthropoda), насекомые (Insecta)	165.5	
Членистоногие (Arthropoda), паукообразные, арахниды (Arachnoida)	209.1	
Членистоногие (Amphipoda), Ракообразные (Crustacea)	248.8	
Костные рыбы Osteichthytes (Pisces)	281.1	
Круглые черви или нематоды (Nematoda)	291.2	
Моллюски или мягкотелые (Mollusca)	298.0	
Земноводные или амфибии (Amphibia)	350.0	
Пресмыкающиеся, рептилии (Reptilia)	353.0	
Морские звезды (Asteroidea)	493.1	
Первозвери (Prototheria), сумчатые (Metatheria) и плацентарные (Eutheria) 86 видов	1140.7	(Atanasov, 2006)
Опоссумы (Didelphoidea), хищные сумчатые (Dasyurida), неполнозубые (Xenarthra), панголины (Pholidota), землеройкообразные (Soricomorpha), грызуны (Rodentia)	465.6–580.0	(Atanasov, 2007)
Зайцеобразные (Lagomorpha) и парнокопытные (Artiodactyla)	768.0–836.0	
Хищные (Carnivora), ластоногие (Pinnipeda) и рукокрылые (Chiroptera)	1058.0–1264.0	
Приматы (Primates)	1850.0	
Воробьинообразные (Passeriformes)	4031.0	(Alimov, Kazantseva, 2008)
Неворобьиные (non-passeriformes)	2522.0	
Птицы (Aves) для всех	2686.6	(Atanasov, 2008)
Воробьинообразные (Passeriformes)	3672.8	
Неворобьиные (non-passeriformes)	2519.9	
МПЖ и основной обмен		
Млекопитающие (non-primates)	1022.3 ± 100.0	(Cutler, 1985)
Приматы (Primates)	2194.5 ± 117.6	
Птицы (Aves): курообразные (Gallinaceae), буревестникообразные (Procellariiformes) и ржанкообразные (Charadriiformes)	2200.0 ± 1090.0	(Goede,1993)
Стрижеобразные (Apodiformes)	4710.0 ± 1320.0	
Неприматы (non-primates)	700.0 ± 290.0	
Приматы (Primates)	1580.0 ± 540.0	
МПЖ и нормы физиологических потребностей в пищевых веществах и энергии и/или фактический суточный расход энергии млекопитающими и птицами		
Грызуны (Rodentia)	4605.0 ± 745.0	(Speakman et al., 2002)
Млекопитающие плацентарные (Eutherian (placental) mammals)	5187.0 ± 291.0	(Жминченко, 1988)
Птицы (Aves)	10148.0 ± 1812.0	(Жминченко, 1991)

от простейших к холоднокровным, а затем к эндотермным классам. Данная энергетическая тенденция роста не подтверждает высказанную ранее гипотезу об увеличении удельной энергоемкости онтогенеза классов по мере повышения сложности их организации (Бауэр, 1935), так как понятие усложнения строения видов, классов в ходе эволюции – образное, то есть не количественное, поэтому не может быть доказательным. Как видно из табл. 1, птицы по удельной энергоемкости онтогенеза более чем в 2 раза превосходят млекопитающих, а последние по представлениям большинства ученых находятся на вершине эволюционного дерева. Соответствующие значения удельной энергоемкости на основании значений основного обмена в течение жизни воробьинообразных и неворобьиных видов птиц, полученные тремя авторами (Alimov, Kazantseva, 2008; Atanasov, 2008), практически одинаковы.

Как следует из табл. 1, в классе млекопитающих отряд приматов по энергозатратам на основной обмен в течение средней ПЖ превосходит другие отряды примерно в 2 раза. В то же время, затраты общей удельной энергии на онтогенез за максимальную ПЖ (МПЖ) видов разных отрядов млекопитающих не отличаются между собой и примерно одинаковы (Жминченко, 1988; Speakman et al., 2002). Регистрация только затрат энергии на основной обмен в течение средней ПЖ видов без учета общих удельных расходов энергии на постнатальный онтогенез обедняет показатель энергоемкости онтогенеза млекопитающих и приводит исследователей к ошибочным выводам (Speakman, 2005; Hulbert et al., 2007), к тому же исследований по суточным удельным затратам энергии в течение жизни млекопитающих представлено в табл. 1 всего лишь два.

В настоящей работе поставлена задача установить параметры удельных затрат энергии различных видов плацентарных млекопитающих на их постнатальный период развития с целью последующего использования полученных результатов для решения вопроса о равноценности их онтогенетического развития по энергетическому критерию постнатального онтогенеза.

МАТЕРИАЛЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследователь в биологии имеет дело в основном с приближенными величинами признаков онтогенетического развития, так как они являются варьирующимися, и их измерения не могут быть проведены с абсолютной точностью (Лакин, 1990). К тому же некоторые признаки онтогенеза имеют свои возрастные, половые и другие индивидуальные особенности (колебания).

Понятия: возраст, старение, продолжительность жизни отражают человеческие представления о жизненных процессах пространственно-временного значения, и фактически “нормальной” или “стабильной” средней продолжительности жизни не существует (Давыдовский, 1966). Применительно к предмету исследования – потенциальных энергетических возможностей онтогенеза видов и классов подходят облигатные его признаки – среднесуточные расходы энергии и МПЖ для расчетов общих затрат энергии на постнатальный онтогенез у каждого вида.

Для проведения реальных сравнительных анализов значений этих показателей между видами с различной массой тела и ПЖ необходимо приравнять их расходы энергии к единице массы тела. Многие исследователи используют показатель удельной интенсивности метаболизма – кДж/кг массы тела/сутки (Шмидт–Ниельсен, 1987). Более точные результаты можно получить при использовании величин норм физиологических потребностей или фактического суточного потребления энергии человеком или животными. Усредненные результаты энергетических потребностей минимизируют последующие ошибки, обусловленные несовершенством инструментов измерения и биологической вариабельностью признаков (Пуанкаре, 1990).

В исследования заведомо не включены виды, которые могут периодически находиться в оцепенении в течение суток или впадают в факультативные или непрерывные сезонные спячки, кроме мыши (Ruf, Geiser, 2015). Вследствие этих колебаний метаболизма невозможно достоверно оценить среднегодовые расходы удельной энергии такими животными.

По величинам удельного среднесуточного потребления или расхода энергии, а также по значениям МПЖ изучаемых видов были рассчитаны общие, суммарные количества энергии, пошедшие на постнатальное развитие единицы массы тела. Значения удельных энергетических показателей постнатального онтогенеза вычислены, в первом приближении, без учета половых, возрастных потребностей в энергии и усвояемости пищевых веществ, на основании использования норм физиологических потребностей в энергии, или учета фактического питания животных, или известных суточных удельных затрат энергии взрослых животных в пределах одного вида. Ссылки на авторов приведены в скобках в табл. 2.

В работе использованы данные литературы по среднесуточным удельным расходам энергии взрослых особей и МПЖ видов. В табл. 2 представлены 88 видов плацентарных млекопитающих из 8 отрядов: насекомоядные (Insectivora) – 2; грызуны (Rodentia) – 12, хищные (Carnivora) – 43, парнокопытные (Artiodactyla) – 8, непарнокопытные (Perissodactyla) – 2, зайцеобразные (Lagomorpha) – 1, китообразные (Cetacea) – 3 и прима-

Таблица 2. Виды плацентарных млекопитающих, МПЖ (годы), удельная суточная интенсивность метаболизма (кДж/кг/сутки) и удельные затраты энергии на постнатальный онтогенез вида в течение МПЖ (МДж/кг/МПЖ)

Вид млекопитающего	МПЖ, годы	Интенсивность метаболизма, кДж/кг/сут (источник)	Затраты энергии за МПЖ
Бурозубка обыкновенная (*Sorex araneus*)	1.25	13040.0 (Speakman et al., 2002)	5949.5
Землеройка лесная (*Sorex araneus*)	1.92	7085.0 (Ochocińska, Taylor, 2005)	4965.2
Мышь домовая (*Mus musculus*)	4.0*	3086.7 (Speakman et al., 2002); 3162.5 (Nagy, Morris, личное наблюдение; (Nagy, 1987)), *M* = 3124.6	4561.9
Крыса (*Rattus norvegicus*)	4.6*	2868.0 (Sos, Szelenyi, 1974)	4815.3
Полевка темная, или пашенная (*Microtus agrestis*)	4.8*	2921.6 (Speakman et al., 2002)	5118.6
Полевка обыкновенная (*Microtus arvalis*)	4.8*	4460.0 (Speakman et al., 2002)	7813.9
Полевка рыжая лесная (*Myodes glareolus*)	4.9*	3756.4 (Speakman et al., 2002)	6718.3
Мышь европейская обыкновенная лесная (*Apodemus sylvaticus*)	6.3*	2767.5 (Speakman, 1997)	6363.8
Прыгун мешотчатый длиннохвостый (*Chaetodipus formosus*)	7.1*	2511.0 (Pontzer et al., 2014)	6507.2
Песчанка пушистохвостая (*Sekeetamys calurus*)	7.3*	1068.0 (Speakman, 1997); 1072.0 (Nagy, 1987), *M* = 1070.0	2851.0
Песчанка египетская (*Gerbillus pyramidum*)	8.2*	1421.4 (Nagy, 1994, цит. по (Nagy et al., 1999))	4254.2
Ласка длиннохвостая (*Mustela frenata*)	8.8*	3000.0 (Schaller, 1972, цит. по (van Dorp et al., 2013))	9636.0
Ласка обыкновенная (*Mustela nivalis*)	9.1*	1500.0 (Schaller, 1972, цит. по (van Dorp et al., 2013)); 1959.5 (Moors, 1977, цит. по (Carbone et al., 2007)), *M* = 1729.7	5744.5
Прыгун кенгуровый (*Dipodomys merriami*)	9.7*	1387.7 (Nagy, 1987; Nagy, 1994, цит. по (Nagy et al., 1999))	4913.1
Белка красная (*Tamiasciurus hudsonicus*)	9.8*	1670.6 (Larivee et al., 2010)	5975.7
Хорек обыкновенный (*Mustela putorius*)	11.1*	1165.0 (Carbone et al., 2005, цит. по (van Dorp et al., 2013); 1334.3 (Jedrzejewska B., Jedrzejewski W., 1998, цит. по (Carbone et al., 2007)), *M* = 1249.6	5062.9
Норка американская (*Neovison vison*)	11.4*	1924.0 (van Dorp et al., 2013); 1392.3 (Carbone et al., 2007), *M* = 1608.1	6691.5
Белка капская земляная (*Xerus inauris*)	11.5*	661.8 (Scantlebury et al., 2007)	2777.9
Заяц (*Lepus californicus*)	11.8*	722.0 (Shoemaker et al., 1976, цит. по (Nagy, 1987))	3109.6
Горностай (*Mustela erminea*)	12.5*	1666.5 (Carbone et al., 2007)	7603.4
Шакал полосатый (*Canis adustus*)	13.7*	918.7 (van Dorp et al., 2013); 1202.4 (Carbone et al., 2007), *M* = 1060.5	5303.2

Таблица 2. Продолжение

Вид млекопитающего	МПЖ, годы	Интенсивность метаболизма, кДж/кг/сут (источник)	Затраты энергии за МПЖ
Лисица песчаная (*Vulpes rueppellii*)	14.3*	658.8 (Williams et al., 2002)	3438.6
Лисица американская (*Vulpes macrotis*)	15.8*	797.3 (Girard, 1998, цит. по (Nagy et al., 1999))	4598.0
Лисица прерий (*Vulpes velox*)	15.9*	847.6 (Covell at al., 1996)	4919.0
Собака гиеновидная (*Lycaon pictus*)	17.0*	1141.8 (van Dorp et al., 2013); 1004.8 (Carbone et al., 2007); 611.7 (Gorman et al., 1998), *M* = 919.0	5705.0
Лисица большеухая (*Otocyon megalotis*)	17.0*	442.0 (Carbone et al., 2007)	2742.6
Мунго (*Mungos mungo*)	17.4*	562.0 (Carbone et al., 2007)	3569.3
Косуля европейская (*Capreolus capreolus*)	17.5*	752.9 (Pontzer et al., 2014)	4809.1
Куница лесная (*Martes martes*)	18.2*	1083.3 (van Dorp et al., 2013); 942.8 (Carbone et al., 2007), *M* = 1013.0	6729.3
Шакал обыкновенный (*Canis aureus*)	18.8*	618.2 (Carbone et al., 2007)	4242.1
Кэкомисл калифорнийский (*Bassariscus astutus*)	19.0*	629.7 (Pontzer et al., 2014); 630.0 (Nagy et al., 1999); 627.0 (Chevalier, 1989), *M* = 628.9	4361.4
Спрингбок, или антилопа-прыгун (*Antidorcas marsupialis*)	19.8*	561.2 (Nagy, Knight, 1994, цит. по (Nagy et al., 1999))	4055.8
Песец обыкновенный (*Alopex lagopus*)	20.0*	761.0 (Перельдик и др., 1981)	5555.3
Кот камышовый (*Felis chaus*)	20.0*	346.8 (Carbone et al., 2007)	2531.6
Волк земляной (*Proteles cristata*)	20.0*	507.8 (Williams et al., 1997, цит. по (Carbone et al., 2007))	3706.9
Каракал (степная рысь) (*Felis caracal*)	20.3*	571.6 (van Dorp et al., 2013); 618.2 (Carbone et al., 2007), *M* = 594.9	4407.9
Свинья морская (*Phocoena phocoena*)	20.4*	540.0 (Sigurjynsson, Vnkingsson, 1997)	4020.8
Гепард (*Acinonyx jubatus*)	20.5*	914.1 (van Dorp et al., 2013); 1157.7 (Carbone et al., 2007), *M* = 1035.9	7751.1
Волк обыкновенный (*Canis lupus*)	20.6*	474.8 (Nagy et al., 1999); 993.9 (van Dorp et al., 2013), *M* = 733.9	5518.6
Сурикат (*Suricata suricatta*)	20.6*	996.4 (Pontzer et al., 2014); 671.0 (Scantlebury et al., 2002), *M* = 832.9	6262.5
Коза домашняя (*Capra hircus*)	20.8*	460.0 (Munn et al., 2012)	3492.3
Лисица обыкновенная (*Vulpes vulpes*)	21.3*	384.8 (van Dorp et al., 2013); 388.5 (Carbone et al., 2007), *M* = 386.6	3005.6
Койот, или луговой волк (*Canis latrans*)	21.8*	446.9 (van Dorp et al., 2013); 388.5 (Carbone et al., 2007), *M* = 417.7	3323.6

Таблица 2. Продолжение

Вид млекопитающего	МПЖ, годы	Интенсивность метаболизма, кДж/кг/сут (источник)	Затраты энергии за МПЖ
Олень чернохвостый (*Odocoileus hemionus*)	22.0*	590.9 (Nagy, Jacobsen, личное наблюдение, цит. по (Nagy, 1987))	4744.9
Сервал или кустарниковая кошка (*Leptailurus serval*)	22.4*	551.1 (Geertsema, 1985, цит. по (Carbone et al., 2007))	4504.9
Овца домашняя (*Ovis aries*)	22.8*	*M* = 334.5 (Нормы и рационы кормления ..., 2003)	2783.7
Игрунка обыкновенная, или уистити (*Callithrix jacchus*)	22.8*	474.5 (Pontzer et al., 2014)	3948.8
Рысь (*Lynx lynx*)	23.7*	736.9 (Carbone et al., 2007)	6374.5
Пума, или горный лев (*Puma concolor*)	23.8*	716.6 (van Dorp et al., 2013); 721.9 (Carbone et al., 2007), *M* = 719.2	6248.1
Ревун колумбийский (*Alouatta palliata*)	24.0*	351.8 (Nagy, Milton, 1979, цит. по (Nagy, 1987)); 353.9 (Pontzer et al., 2014), *M* = 352.8	3090.9
Енот (*Bassariscus sumichrasti*)	24.0*	629.3 (Carbone et al., 2007)	5512.9
Лев австралийский морской (*Neophoca cinerea*)	24.1*	473.0 (Nagy et al., 1999)	4160.7
Тигр (*Panthera tigris*)	26.3*	404.3 (Carbone et al., 2007)	3881.0
Рысь канадская (*Lynx canadensis*)	26.8*	631.0 (Williams et al., 1997, цит. по (van Dorp et al., 2013))	6172.4
Лев (*Panthera leo*)	27.0*	649.1 (van Dorp et al., 2013); 537.1 (Carbone et al., 2007), *M* = 593.1	5845.0
Калан (*Enhydra lutris*)	27.0*	585.7 (Yeates et al., 2007)	5772.0
Свинья домашняя (*Sus scrofa*)	27.0*	388.0 (Владимиров, 2008); 419.0 (Nutrient requirements ..., 1998), *M* = 403.5	3976.5
Мартышка черно-зеленая (*Allenopithecus nigroviridis*)	27.0*	277.9 (Pontzer et al., 2014)	2738.7
Лемур венценосный (*Eulemur coronatus*)	27.0*	473.5 (Britt et al., 2015)	4666.3
Выдра канадская (*Lontra canadensis*)	27.0*	604.5 (Dekar et al., 2010)	5957.3
Леопард (*Panthera pardus*)	27.3*	815.9 (van Dorp et al., 2013); 970.0 (Carbone et al., 2007), *M* = 892.9	8897.8
Ягуар (*Panthera onca*)	28.0*	525.7 (van Dorp et al., 2013); 444.3 (Carbone et al., 2007), *M* = 485.0	4956.7
Оцелот (*Felis pardalis*)	28.2*	409.4 (van Dorp et al., 2013); 402.2 (Carbone et al., 2007), *M*= 403.9	4157.8
Макак индийский (*Macaca radiata*)	30.0*	250.2 (Pontzer et al., 2014)	2739.7
Корова (*Bos taurus taurus*)	30.0*	348.0 (Владимиров, 2008)	3810.6
Домашняя кошка (*Felis silvestris catus*)	33.0*	352.0 (Руководство по кормлению ..., 1968)	4239.8

Таблица 2. Окончание

Вид млекопитающего	МПЖ, годы	Интенсивность метаболизма, кДж/кг/сут (источник)	Затраты энергии за МПЖ
Собака (*Canis familiaris)*	34.0*	351.0 (Козляков, 1968); 443.8 (Sos, Szelenyi, 1974), *M* = 397.4	4931.7
Лемур бурый (*Eulemur fulvbus*)	35.5*	331.8 (Simmen, 2010)	4299.3
Лев морской калифорнийский (*Zalophus colifornicus*)	35.7*	457.6 (Costa et al., 1985, цит. по (Nagy, 1987)) 494.8 (Nagy, 1994, цит. по (Nagy et al., 1999)), *M* = 476.2	6205.1
Лемур вари (*Varecia variegata*)	37.0*	477.5 (Britt et al., 2015)	6448.0
Лемур кошачий, или катта (*Lemur catta*)	37.3*	318.0 (Simmen, 2010); 342.0 (Pontzer et al., 2014), *M* = 323.0	4492.7
Гамадрил, или плащеносный павиан (*Papio hamadryas*)	37.5*	385.0 (Stacey, 1986)	5269.7
Лемур рыжий (*Varecia rubra*)	37.5*	334.0 (Britt et al., 2015)	4571.6
Макак-крабоед (*Macaca fascicularis*)	39.0*	418.0 (Cefalu et al., 2004)	5950.2
Верблюд (*Camelus*)	40.0*	190.3 (Нормы и рационы ..., 2003)	2778.4
Макак-резус (*Macaca mulatta*)	40.0*	176.5 (Pontzer et al., 2014)	2576.9
Пятнистая гиена (*Crocuta crocuta*)	41.1*	601.7 (van Dorp et al., 2013); 543.1 (Carbone et al., 2007), *M* = 572.5	8588.3
Нерпа (*Pusa hispida*)	46.0*	287.6 (Ochoa-Acuna et al., 2009	4828.8
Дельфин тихоокеанский (*Lagenorhynchus obliquidens*)	46.0*	340.0 (Rechsteiner et al., 2013)	5708.6
Домашний осел (*Equus asinus asinus*)	47.0*	297.0 (Руководство по кормлению ..., 1968)	5095.0
Тюлень обыкновенный (*Phoca vitulina*)	47.6*	288.0 (Ochoa-Acuna et al., 2009)	5003.7
Шимпанзе карликовый (*Pan paniscus*)	55.0*	194.4 (Pontzer et al., 2014)	3902.5
Орангутаны (*Pongo pygmaeus*)	59.0*	191.0 (Knott, 1998)	4113.2
Шимпанзе обыкновенный (*Pan troglodytes*)	59.4*	174.9 (Pontzer et al., 2014)	3792.0
Горилла западная (*Gorilla gorilla*)	60.1*	107.0 (Pontzer et al., 2014)	2347.2
Лошадь (*Equus ferus caballus*)	57.0*	210.0 (Владимиров, 2008)	4369.0
Косатка (*Orcinus orca*)	90.0*	229.0 (Williams et al., 2004)	7522.0
Человек (*Homo sapiens*)	122.5*	136.3 (Тутельян, 2009)	6096.4
4926.7 ± 162.3 МДж/кг/МПЖ при *n* = 88 видов			

Примечание: * – ссылка на базу AnAge по МПЖ видов млекопитающих; *M* – среднее значение по виду.

ты (Primates) – 17. Такое разнообразие отрядов обеспечивает филогенетическую независимость проведения сравнительных межвидовых исследований (Felsenstein, 1985).

Изложенные здесь доводы использования интегральных признаков постнатального развития видов плацентарных млекопитающих обеспечивают правомочность межвидовой сравнительной методологии оценки энергоемкости онтогенеза данного класса.

Максимальные значения продолжительности жизни исследованных видов млекопитающих получены из базы данных AnAge, ресурсы которой свободно доступны в Интернете (http://genomics.senescence.info/species/), кроме первых двух видов в табл. 2, значения которых принадлежат авторам, заявившим о суточной удельной интенсивности метаболизма этих животных.

Полученные результаты по потенциальным удельным энергозатратам на постнатальный онтогенез изучаемых видов млекопитающих подвергали статистической обработке. Для каждого вида вычисляли среднюю арифметическую величину общих удельных затрат энергии на постнатальный онтогенез (M) и ошибку выборочной средней величины удельных энергозатрат изучаемого класса (m), критерий достоверности (t) и вероятность достоверности между средними величинами (p).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Все данные о потенциальных энергетических возможностях постнатального онтогенеза и максимальной продолжительности жизни 88 видов плацентарных млекопитающих собраны в табл. 2. По каждому исследованному виду приведены данные литературы: о МПЖ, об удельных суточных затратах энергии и об общих удельных энергозатратах на постнатальный онтогенез. В табл. 2 виды расположены в порядке возрастания продолжительности их жизни. Три аспекта этой таблицы заслуживают комментариев. Первой и наиболее очевидной характеристикой базы данных является диапазон длительности жизни видов от минимального значения МПЖ бурозубки – 1.25 г. и до максимально возможной МПЖ – 122.5 г., характеризующей человека, то есть отличия в величине данного показателя составили примерно 2 порядка. Вторая характеристика этой базы данных – интенсивность удельного суточного метаболизма. Диапазон интенсивностей метаболизма исследованных видов уместился в рамки от минимальной в 107 кДж/кг/сут (горилла) до максимального уровня в 13040 кДж/кг/сут (бурозубка), то есть различия в удельных интенсивностях метаболизма у видов превышают 2 порядка. Третья характеристика базы данных включает результаты общих удельных потенциальных затрат энергии на постнатальный период развития исследованных видов.

Средняя величина удельных суммарных затрат удельной энергии на онтогенез млекопитающих составила 4926.7 ± 162.3 МДж/кг/МПЖ и достоверно не отличается от раннее установленного значения в 5187.0 ± 291.0 на примере 20 видов млекопитающих (Жминченко, 1988). Полученные максимальные на 95.6% (ласка длиннохвостая) и минимальные на 47.6% (горилла) отклонения от средней величины удельных суммарных затрат энергии на постнатальный онтогенез млекопитающих обусловлены широкими физиологическими пределами диапазона интенсивностей метаболизма у каждого вида и погрешностями методов определения МПЖ, или суточных интенсивностей метаболизма, или учета фактического питания, или расчетов энергии суточных рационов животных и их возрастных характеристик, или малой выборкой видового показателя.

Первую позицию в табл. 2 занимает бурозубка с наибольшей удельной интенсивностью метаболизма и самой короткой длительностью жизни, а последнюю – человек. Это подтверждает известный факт о том, что высокая интенсивность метаболизма сопровождается короткой продолжительностью жизни (McCoy, Gillooly, 2008), но одновременно обнаруживаются практически одинаковые удельные затраты энергии у этих видов на их постнатальное развитие независимо от продолжительности их жизни. На примере лошади можно показать, что это животное удельно потребляет примерно в 2 раза больше энергии в сутки, чем человек, но суммарные удельные затраты в пищевых веществах на их онтогенез практически равны, при разнице продолжительностей жизни в 2 раза. Из табл. 2 следует, что у 10 видов (жвачных и копытных животных) удельные затраты энергии на постнатальный онтогенез приблизительно на 18.8% меньше по сравнению со средним значением затрат энергии для всех млекопитающих. Причины такого несоответствия могут быть следующими: максимальная продолжительность жизни данных видов до настоящего времени достоверно не известна. Не учитывается то обстоятельство, что в живую массу тела коров вносят вклад пищевые массы желудочно-кишечного тракта, примерно, 29–40% (Алиев, 1997). У копытных 20–25% живого веса тела составляет содержимое желудочно-кишечного тракта (Шмидт-Ниельсен, 1987). Учитывая приведенные особенности физиологии жвачных и копытных животных, можно предположить, что они по удельным затратам энергии на постнатальный онтогенез не отличаются от других изучаемых здесь видов.

К слагаемым процесса интенсивности метаболизма у животных кроме главных атрибутов – суточных расходов энергии следует отнести и другие облигатные признаки осуществления жизнедеятельности, такие как суточное потребление кислорода, доставку его органам и тканям (сердечная активность), интенсивность клеточного обновления тканей, производство тепла и другие. Суммарная интенсивность метаболизма в течение жизни в конечном итоге определяется доставкой кислорода (O_2) и использованием его тканями организма. Относительная величина массы сердца млекопитающих одинакова и составляет примерно 0.6% (Шмидт-Ниельсен, 1987), то есть сердечный выброс крови у видов пропорционален их массе тела, соответственно, и доставка количества кислорода к тканям удельно будет одинаковой. Среди млекопитающих существует обратная полулогарифмическая связь между частотой сердечных сокращений и ожидаемой ПЖ, и инвариантной величиной является число сердечных сокращений в течение жизни видов млекопитающих, которое составляет $7.3 \pm 5.6 \times 10^8$, в расчете на основной обмен (Levine, 1997). Более фундаментальной актуальной универсальной инвариантной величиной является число оборотов за время жизни молекулярных респираторных комплексов, приходящихся на клетку, что составляет, примерно $\sim 1.5 \times 10^{16}$ (West et al., 2002).

В результате изучения масштабных отношений параметров онтогенетического энерговременного развития видов найден ряд наглядных инвариантов при сравнении функции сердца от самой маленькой землеройки до самого большого кита. Общий объем крови, перекачиваемый каждым сердцем в течение жизни составляет приблизительно 200 млн л/кг сердца, и общее количество сердечных сокращений приблизительно равно 1.1 млрд за жизнь. Метаболический потенциал (общее количество O_2, потребляемого в течение жизни взрослого человека на 1 г массы тела) и для этрусской землеройки с массой тела в 2 г, и синего кита с массой в 100000 кг равняется приблизительно 38 л O_2, или 8.5 моль АТФ/г массы тела в течение жизни (Dobson, 2003).

Таким образом, доказательными инвариантами онтогенеза видов можно признать только облигатные, перманентные взаимоотношения количественных факторов в течение онтогенетического развития сравниваемых видов.

Интенсивность метаболизма есть проявление жизнедеятельности клеточных структур. Можно предположить, что жизнь клетки в органах и тканях отождествляет в себе как интенсивности обмена веществ и клеточного обновления, так и длительность их жизни и их производные – скорости онтогенетического развития органов и тканей. Результаты этих процессов видны при экспериментальном исследовании, когда при возрастании в 2 раза потребления энергии и пищевых веществ пропорционально увеличивается скорость клеточного обновления внутренних органов крыс (Жминченко, Соколов, 1990). Поэтому интенсивности метаболизма и клеточного обновления в тканях являются атрибутами единосущного процесса – скорости онтогенетического развития органов и организма в целом. Следовательно, можно говорить о том, что равноценное удельное количество энергии, потраченное на онтогенез каждого вида, условно указывает на то, что клетки различных видов одного из классов проделывают одинаковую удельную работу в течение их физической жизни вне зависимости от интенсивности метаболизма и ПЖ организма. Это согласуется с представлениями (Gillooly et al., 2012) о том, что жизненный энергетический бюджет клетки постоянный, и гипотеза скорости жизни Пирла (Pearl, 1928) может относиться и к отдельным клеткам *in vivo*.

Все приведенные эпифеноменальные инварианты онтогенетического развития видов служат доказательством для реального существования феномена – равнозначных удельных энергозатрат на постнатальный онтогенез плацентарных млекопитающих.

Согласно А.Ф. Алимову, суммарное количество энергии, использованное единицей массы за время жизни индивидуума, лимитирует ПЖ, и эта величина примерно одинакова для животных, стоящих на одной ступени эволюционного развития (Alimov, Kazantseva, 2008). Возможно, виды внутри таких классов, как млекопитающие или птицы имеют схожее онтогенетическое развитие, когда продолжительность их жизни измеряется в единицах энергии, где общая, суммарная удельная энергия не зависит от массы тела. Величина удельного энергетического потенциала жизненного цикла у птиц и млекопитающих постоянна, свойственна для каждого класса в отдельности и не подчиняется времени их физической жизни (Prinzinger, 2005; Hulbert et al., 2007; McCoy, Gillooly, 2008).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обобщая изложенные доказательства реального существования данного феномена в виде лимитированной величины удельных затрат энергии 88 видов плацентарных млекопитающих, вычисленной на основании значений фактических суточных затрат энергии или норм суточных потребностей энергии взрослыми видами, установлен параметр энергетической емкости постнатального онтогенеза плацентарных млекопитающих в 4926.7 ± 162.3 МДж/кг/МПЖ. Онтогенетическое развитие млекопитающих приобрело энергетиче-

скую размерность и энергетическую меру для онтогенеза видов данного класса. В таком случае, приняв весь онтогенез видов за единицу с энергозатратами, примерно равными 5000 МДж/кг/МПЖ, расход энергии в 100 кДж/кг массы тела животного или человека будет мерой, соизмеримой с 1/50000 частью постнатального развития плацентарного млекопитающего.

Наличие энергетической размерности онтогенетического развития плацентарных млекопитающих и удельной энергетической тождественности онтогенеза видов могут послужить в дальнейшем основанием для возможного адекватного переноса на человека получаемых результатов по количественному влиянию пищи на продолжительность жизни видов млекопитающих, сходных с человеком по характеру обмена веществ.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Научно-исследовательская работа по подготовке рукописи проведена при финансировании Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (Госзадание № 0529-2019-0056).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алиев А.А. Обмен веществ у жвачных животных. М.: НИЦ “Инженер”, 1997. 419 с.

Бауэр Э.С. Теоретическая биология. М./Л.: Изд-во ВИЭМ, 1935. 206 с.

Владимиров Н.И. Кормление сельскохозяйственных животных: учебное пособие / Ред. Н.И. Владимиров, Л.Н. Черемнякова, В.Г. Луницын, А.П. Косарев, А.С. Попеляев. Барнаул: Изд-во АГАУ, 2008. 211 с.

Давыдовский И.В. Геронтология. М.: Медицина, 1966. 300 с.

Жминченко В.М. Энерговременная организация постнатального онтогенеза млекопитающих и продолжительность жизни // Пятый Всесоюзн. съезд геронтологов и гериаторов. Тбилиси. 22–25 ноября, 1988 г. / Тез. докл. Киев, 1988. С. 233–234.

Жминченко В.М. Продолжительность жизни, биологический возраст и энерговременная организация онтогенеза млекопитающих и птиц // Продолжительность жизни: механизмы, прогнозы, пути увеличения / Тез. докл. Всесоюзн. конф. 15–17 октября 1991 г. Киев, 1991. С. 41–42.

Жминченко В.М., Соколов А.И. Питание (количество пищи) и скорость онтогенетического развития млекопитающих // Мат. науч. конф. с международным участием “Питание: здоровье и болезнь”. Москва, 20–22 ноября 1990 г. С. 77.

Лакин Г.Ф. Биометрия / Учеб. пособие для биол. спец. вузов, 4-е изд., перераб. и доп. М.: Высш. школа, 1990. 352 с.

Нормы и рационы кормления сельскохозяйственных животных. Справочное пособие. 3-е изд., перераб. и доп. / Ред. А.П. Калашников, В.И. Фисинин, В.В. Щеглов, Н.И. Клейменов. М.: Россельхозакадемия, 2003. 456 с.

Перельдик Н.Ш., Милованов Л.В., Ерин А.Т. Кормление пушных зверей. М.: Колос, 1981. 351 с.

Пуанкаре А. О науке. Пер. с фр. / Ред. Л. С. Понтрягин. 2-е изд., стер. М.: Наука, Гл. ред, физ.-мат. лит., 1990. 736 с.

Руководство по кормлению лабораторных животных, подопытной птицы и продуцентов / Ред. Н.В. Козляков. М.: Всесоюзное конъюктурно- информационное бюро, 1968. 96 с.

Шмидт-Ниельсен К. Размеры животных: почему они так важны? Пер. с англ. М.: Мир, 1987. 259 с.

Тутельян В.А. О нормах физиологических потребностей в энергии и пищевых веществах для различных групп населения Российской Федерации // Вопр. питания. 2009. №1. С. 4–15.

Alimov A.F., Kazantseva T.I. Specific metabolic rate, longevity and “Rubner constant” for birds // Журн. общей биол. 2008. V. 69. № 5. P. 355–363.

Atanasov A.T. The linear alometric relationship between total metabolic energy per life span and body mass of poikilothermic animals // BioSystems. 2005. V. 82. P. 137–142.

Atanasov A.T. Linear allometric relationship between total metabolic energy per life span and body mass of terrestrial mammals in captivity // Bulg. J. Vet. Med. 2006. V. 9. № 3. P. 159–174.

Atanasov A.T. The linear allometric relationship between total metabolic energy per life span and body mass of mammals // BioSystems. 2007. V. 90. P. 224–233.

Atanasov A.T. The near to linear allometric relationship between total metabolic energy per life span and body mass of Aves // J. Anim. Vet. Adv. 2008. V. 7. №4. P. 425–432.

Britt S., Cowlard K., Baker K., Plowman A. Aggression and self-directed behaviour of captive lemurs (*Lemur catta, Varecia variegata, V. rubra* and *Eulemur coronatus*) is reduced by feeding fruit-free diets // J. Zoo Aqua. Res. 2015. V. 3. № 2. P. 52–58.

Carbone C., Teacher A., Rowcliffe J. M. The costs of carnivory // PLoS Biol. 2007. V. 5. № 2. P. e22.

Cefalu W.T., Wang Z.Q., Bell-Farrow A.D. et al. Caloric restriction and cardiovascular aging in cynomolgus monkeys (*Macaca fascicularis*): metabolic, physiologic, and atherosclerotic measures from a 4-year intervention trial // J. Gerontol. A. Biol. Sci. Med. Sci. 2004. V. 59. №10. P. 1007–1014.

Chevalier C.D. Field energetics and water balance of desert dwelling ringtail cats (Carnivora: Procyonidae) // Am. Zool. 1989. V. 29. P. 8A.

Covell D.F., Miller D., Karasov W.H. Cost of locomotion and daily energy expenditure by free-living swift foxes (*Vulpes velox*): a seasonal comparison // Can. J. Zool. 1996. V. 74. P. 283–290.

Cutler R. Peroxide-producing potential of tissues: inverse correlation with longevity of mammalian species // PNAS USA. 1985. V. 82 (14). P. 4798–4802.

Dekar M.P., Magoulick G D.D., Beringer J. Bioenergetics assessment of fish and crayfish consumption by river otter (*Lontra canadensis*): integrating prey availability, diet, and field metabolic rate // Can. Fish Aqua. Sci. 2010. V. 67. P. 1439–1448.

Dobson G.P. On being the right size: heart design, mitochondrial efficiency and lifespan potential // Clin. Exp. Pharmacol. Physiol. 2003. V. 30. № 8. P. 590–597.

Felsenstein J. Phylogenies and the comparative method // Am. Nat. 1985. V. 125. P. 1–15.

Gillooly J.F., Hayward A., Hou C., Burleigh J.G. Explaining differences in the lifespan and replicative capacity of cells: a general model and comparative analysis of vertebrates // Proc. Biol. Sci. 2012. V. 279 (1744). P. 3976–3980.

Goede A.A. Longevity in homeotherms, the high lifespan and lifespan energy potential in Charadriiformes // Ardea. 1993. V. 81. P. 81–88.

Gorman M.L., Mills M.G., Raath J.P., Speakman J.R. High hunting costs make African wild dog vulnerable to kleptoparasitism by hyaenas // Nature. 1998. V. 391. Iss. 66661. P. 479–481.

Hulbert A.J., Pamplona R., Buffenstein R., Buttemer W.A. Life and death: metabolic rate, membrane composition, and life span of animals // Physiol. Rev. 2007. V. 87. P. 1175–1121.

Knott C.D. Changes in orangutan caloric intake, energy balance, and ketones in response to fluctuating fruit availability // Int. J. Primatol. 1998. V. 19. P. 1061–1079.

Larivee M.L., Boutin S., Speakman J. R. et al. Associations between over-winter survival and resting metabolic rate in juvenile North American red squirrels // Funct. Ecol. 2010. V. 24. P. 597–607.

Levine H.J. Rest heart rate and life expectancy // J. Am. Coll. Cardiol. 1997. V. 30. №4. P. 1104–1106.

McCoy M.W., Gillooly J.F. Predicting natural mortality rates of plants and animals // Ecol. Lett. 2008. V. 11. P. 710–716.

Munn A.J., Cooper C.E., Russell B. et al. Energy and water use by invasive goats (*Capra hircus*) in an Australian rangeland, and a caution against using broad-scale allometry to predict species-specific requirements // Comp. Biochem. Physiol. Pt A. Mol. Integr. Physiol. 2012. V. 161. №2. P. 216–229.

Nagy K.A. Field metabolic rate and food requirement scaling in mammals and birds // Ecol. Monogr. 1987. V. 57. P. 111–128.

Nagy K.A., Girard I.A., Brown T.K. Energetics of free-ranging mammals, reptiles, and birds // Annu. Rev. Nutr. 1999. V. 19. P. 247–277.

Nutrient Requirements of Swine: 10th Revised Edition Subcommittee on Swine Nutrition, Committee on Animal Nutrition, National Research Council. ISBN: 0-309-54988-4 Washington DC, USA: National Academies Press, 1998. 210 p. http://www.nap.edu/catalog/6016.html

Ochoa-Acuna H.G., McNab B.K., Miller E.H. Seasonal energetics of northern phocid seals // Comp. Biochem. Physiol. 2009. V. 152. Pt A. P. 341–350.

Ochocińska D., Taylor J.R. Living at the physiological limits: field and maximum metabolic rates of the common shrew (*Sorex araneus*) // Physiol. Biochem. Zool. 2005. V. 78. № 5. P. 808–818.

Pearl R. The rate of living. New York: Knopf, 1928.

Pontzer H., Raichlen D.A., Gordon A.D. et al. Primate energy expenditure and life history // PNAS USA. 2014. V. 111. № 4. P. 1433–1437.

Prinzinger R. Programmed ageing: the theory of maximal metabolic scope. How does the biological clock tick? // EMBO Rep. 2005. V. 6. Suppl. 1. P. S14–S19.

Rechsteiner E.U., Rosen D.A.S., Trites A.W. Energy requirements of Pacific white-sided dolphins (*Lagenorhynchus obliquidens*) as predicted by a bioenergetic model // J. Mammal. 2013. V. 94. P. 820–832.

Rubner M. Das Problem det Lebensdaur und Seiner Beziehunger zum Wachstum und Ernarnhung. Munich: Oldenberg, 1908. 208 S.

Ruf T., Geiser F. Daily torpor and hibernation in birds and mammals // Biol. Rev. Camb. Philos. Soc. 2015. V. 90. № 3. P. 891–926.

Scantlebury M., Russell A.F., Mcllrath G.M. et al. The energetics of lactation in cooperatively breeding meerkats *Suricata suricatta* // Proc. Biol. Sci. 2002. V. 269 (1505). P. 2147–2153.

Scantlebury M., Waterman J.M., Hillegass M. et al. Energetic costs of parasitism in the Cape ground squirrel *Xerus inauris* // Proc. Biol. Sci. 2007. V. 274 (1622). P. 2169–2177.

Sigurjynsson J., Vikingsson G.A. Seasonal abundance of and estimated food consumption by cetaceans in Icelandic and adjacent waters // J. North. Atl. Fish. Sci. 1997. V. 22. P. 271–287.

Simmen B. Total energy expenditure and body composition in two free-living sympatric lemurs // PLoS One. 2010. V. 5. Iss. 3. P. e9860.

Sos J., Szelenyi I. Diets for animal experiments. Budapest: Akademial Kiado, 1974. 108 p.

Speakman J.R. Factors influencing the daily energy expenditure of small mammals // Proc. Nutr. Soc. 1997. V. 56. P. 1119–1136.

Speakman J.R. Correlations between physiology and lifespan – two widely ignored problems with comparative studies // Aging Cell. 2005. V. 4. № 4. P. 167–175.

Speakman J.R, Selman C., McLaren J.S. et al. Living fast, dying when? The link between aging and energetics // J. Nutr. 2002. V. 132 (6). Suppl. 2. P. 1583S–1597S.

Stacey P.B. Group size and foraging efficiency in yellow baboons // Behav. Ecol. Sociobiol. 1986. V. 18. P. 175–187.

van Dorp L., Carbone C., Freeman R. The scaling of hunting time in mammalian carnivores. CoMPLEX MRes: Summer Project. University College London. 2013. 47 p.

West G.B., Woodruff W.H., Brown J.H. Allometric scaling of metabolic rate from molecules and mitochondria to cells and mammals // PNAS USA. 2002. V. 99. Suppl. 1. P. 2473–2478.

Williams J.B., Lenain D., Ostrowski S. et al. Energy expenditure and water flux of Rüppell's foxes in Saudi Arabia // Physiol. Biochem. Zool. 2002. V. 75. № 5. P. 479–488.

Williams T.M., Estes J.A., Doak D.F., Springer A.M. Killer appetites: assessing the role of predators in ecological communities // Ecology. 2004. V. 85. P. 3373–3384.

Yeates L.C., Williams T.M., Fink T.L. Diving and foraging energetics of the smallest marine mammal, the sea otter (*Enhydra lutris*) // J. Experim. Biol. 2007. V. 210. P. 1960–1970.

Nutrition and Ontogenesis. Part 1. Energy Specific Equivalence of Postnatal Ontogeny of Placental Mammals

V. M. Zhminchenko*

Federal Research Centre of Nutrition, Biotechnology and Food Safety, Moscow, Russia

**e-mail: zhminchenko@ion.ru*

The purpose of the study was to establish the parameters of the unit energy costs for the postnatal period of development of various species of placental mammals for their maximum lifespan. Literary data on average daily unit energy consumption of adults individuals in terms of the maximum lifespan of 88 species from 8 orders: insectivorous (Insectivora) – 2; rodents (Rodentia) – 12, carnivorous (Carnivora) – 43, artiodactylas (Artiodactyla) – 8, artiodactyla (Perissodactyla) – 2, hares (Lagomorpha) – 1, cetaceans (Cetacea) – 3 and primates (Primates) – 17. The average value of the unit energy consumption for the postnatal ontogenesis of mammals was 4926.7 ± 162.3 MJ/kg for the maximum lifespan of the species. Epiphenomenal invariants of the ontogenetic development of species: the number of heartbeats during life in mammals, the number of throughout the life of molecular respiratory complexes per cell, are evidence of the real existence of this phenomenon, i.e. equivalent unit energy consumption for postnatal ontogenesis of placental mammals. Based on empirical facts of accelerating or slowing the development of individuals of various mammalian species, depending on the amount of food they consume, the following conclusions can be drawn: postnatal ontogenesis of placental mammals has an equivalent unit energy value; the energy consumed (nutrition) and the life span of an organism are a measure of ontogenetic development.

Keywords: eutherian mammals, ontogenesis, metabolic rate, maximum lifespan, unit energy postnatal ontogenesis