

Министерство науки и высшего образования Российской Федерации

Российская академия наук
Мурманский морской биологический институт



А. И. Карамушко

БИОЭНЕРГЕТИКА И РОСТ МОРСКИХ ВИДОВ РЫБ АРКТИКИ



Министерство науки и высшего образования Российской Федерации

Российская академия наук
Мурманский морской биологический институт



Л. И. Карамушко

БИОЭНЕРГЕТИКА И РОСТ МОРСКИХ ВИДОВ РЫБ АРКТИКИ



Издательство Кольского научного центра
2020

DOI 10.37614/978.5.91137.438.9

УДК 597.5:591.98

К21

К21 **Карамушко Л. И.** Биоэнергетика и рост морских видов рыб Арктики / Л. И. Карамушко; [Отв. ред. О. В. Карамушко]; Мурман. мор. биол. ин-т РАН. – Апатиты: Изд-во ФИЦ КНЦ РАН, 2020. – 110 с.

ISBN 978-5-91137-438-9

Основой для монографии послужили многолетние экспериментальные исследования с привлечением обширного литературного материала, позволившие изучить адаптивные механизмы различных форм метаболических процессов у морских видов рыб Арктики. Выявлены функциональные взаимосвязи между пластическим и энергетическим обменом и показано, что у рыб, обитающих в полярных областях Мирового океана, низкие скорости роста, основного метаболизма и репродуктивного вклада, но высокий уровень адапционных возможностей, направленных на выживание вида. Представлены результаты экспериментальных работ по воздействию различных фракций нефти на метаболизм арктической сайки.

Для экологов, ихтиологов, физиологов, специалистов в области морской биологии.

Библиогр. – 262 назв. Ил. – 25. Табл. – 23.

Отв. редактор О. В. Карамушко

Рецензенты: П. Р. Макаревич, Н. Н. Немова

ISBN 978-5-91137-438-9

© Карамушко Л. И., 2020

© Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Мурманский морской биологический институт РАН, 2020

Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation

Russian Academy of Sciences
Murmansk Marine Biological Institute



L. I. Karamushko

BIOENERGETICS AND GROWTH IN MARINE FISH OF THE ARCTIC

Publishing House of the Kola Science Center
2020

DOI 10.37614/978.5.91137.438.9
UDC 597.5:591.98

Karamushko L. I. Bioenergetics and growth in marine fish of the Arctic / L. I. Karamushko; [Editor-in-chief O. V. Karamushko]; MMBI RAS. – Apatity: Publ. FRC Kola Science Centre RAS, 2020. – 110 p.

ISBN 978-5-91137-438-9

The basis of the monograph is the long-term experimental research with the use of extensive literature material, which allowed to study the adaptive mechanisms of various forms of metabolic processes in Arctic marine fish species. The functional relationships between somatic and energy metabolism were revealed and it was shown that fish living in the polar regions of the World Ocean have low growth rates, basic metabolism and reproductive contribution, but a high level of adaptive capabilities aimed at the survival of the species. The results of experimental studies on the exposure to sub-lethal levels of waterborne petroleum on the metabolism in the Arctic cod *Boreogadus saida* are presented.

The book is supposed for the specialists in ecology, ichthyology, physiology and marine biology.

References – 262. Fig. – 25. Tabl. – 23.

Editor-in-chief O. V. Karamushko

Reviewers: P. R. Makarevich, N. N. Nemova

ISBN 978-5-91137-438-9

© Karamushko L. I., 2020
© Murmansk Marine Biological Institute RAS, 2020

ПРЕДИСЛОВИЕ

... и предал я сердце мое тому, чтобы исследовать и испытать мудростью все, что делается под небом: это тяжелое занятие дал Бог сынам человеческим, чтобы они упражнялись в нем.

Из библейской ветхозаветной книги "Екклесиаст"

При исследовании энергетики пойкилотермных животных на ведущее место среди абиотических факторов несомненно выступает температура. При этом фундаментальное значение имеет ее влияние на скорость биохимических реакций и, следовательно, на величину метаболических потоков, служащих движущей силой для функционирования организмов. Поскольку скорости и направления метаболических потоков всегда согласуются с общими энергетическими затратами организма, то у рыб, обитающих в полярных областях Мирового океана, воздействие низких температур в значительной степени изменяет количественные показатели продукционных процессов.

Несмотря на то, что многочисленные исследования по размерно-возрастному составу популяции, росту морских видов рыб, обитающих в высоких широтах, а также по характеру их питания стали составной частью учения о динамике численности популяций, роль функциональных связей в энергетике роста рыб при низких температурах до конца все еще не выяснена.

И поскольку определяющим моментом при изучении организации арктических экосистем являются трофо-энергетические процессы, то на основе собственных экспериментальных данных нами проведена количественная оценка соотношения между скоростями роста, энергетического обмена и потребления пищи у морских видов рыб при различных температурах, что и позволило провести расчеты энергетического баланса как по опытным, так и по натурным данным. При этом мы обнаруживаем примеры приспособления интенсивности метаболизма к температурным изменениям на самом разном уровне, что и позволило выявить, каким образом реализуются количественные взаимоотношения пластического и энергетического обмена.

В книге представлены также результаты наших экспериментальных работ по воздействию водорастворимой фракции нефти на метаболизм арктической сайки, которые показали значительное снижение рутинного метаболизма, нарушение количественных взаимосвязей скорости энергетического обмена и массы тела. Возможно ли полное

восстановление метаболических функций путем очищения организма? Мы этого еще не знаем. Сведения о метаболизме организма имеют огромное экологическое значение, так как его показатели отражают общие минимальные энергетические потребности отдельных рыб, а в совокупности – их популяций.

Особо возрастает важность количественной оценки влияния температуры на функциональную активность рыб, их численность и особенности распространения в период значительных климатических изменений. Поэтому есть основания полагать, что это делает арктическую ихтиофауну особенно уязвимой к дополнительным новым стрессам под влиянием продолжающихся изменений климата океана и эксплуатации арктических морей человеком.

Исследованию специфики жизненно важных метаболических процессов и механизмов адаптаций у рыб при жизни в полярных условиях посвящена отдельная глава, завершающая книгу. Можно ожидать, что исследование вопросов биоэнергетики и роста полярных морских видов рыб в будущем получит еще большее развитие. При этом понимание процессов эффективного превращения биологической энергии становится все более актуальным на мировом уровне.

Закончить предисловие хочется словами Ю. И. Чернова (2008): “В процессе исследований в высоких широтах, в условиях нарастающего пессимума климатического тепла и усиливающегося обеднения жизни, становятся более понятными многие явления планетарного масштаба“ (с. 8).

Глава 1

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРНЫХ УСЛОВИЙ НА ФУНКЦИОНАЛЬНУЮ АКТИВНОСТЬ И ОСОБЕННОСТИ ГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ИССЛЕДУЕМЫХ ВИДОВ РЫБ

Процессы развития в природных условиях протекают при постоянно меняющихся условиях среды. И характеристика “самый мощный фактор среды”, конечно же, принадлежит температуре, поскольку именно от температуры зависят распространение вида, скорость физиологических процессов и в конечном итоге выживание организмов. Температура воды испытывает сложные изменения в пространстве и времени, обусловленные взаимодействием целого комплекса процессов и явлений, происходящих в гидросфере и атмосфере. Большую роль в жизни морских организмов играет сезонная изменчивость температуры воды, которая является доминирующей среди гидрометеорологических параметров.

Особо остро возрастает важность количественной оценки влияния температуры на функциональную активность рыб, их численность и особенности распространения в период значительных климатических изменений.

Сайка *Boreogadus saida* (Lepetchin, 1774) – арктический, криопелагический вид (Андрияшев, 1954, 1967), является одним из самых распространенных (до района Северного полюса) и многочисленных видов рыб морей Арктического бассейна. Сайка обитает во всех арктических морях (циркумполярно), и на протяжении большей части жизненного цикла ее распределение связано с морскими льдами (рис. 1). Сайку неоднократно вылавливали в Центральном Арктическом бассейне с дрейфующих станций “Северный полюс” на акватории от 77°42' до 88°26' с. ш. и от 06°44' до 77°17' в. д., причем основная масса подледных скоплений сайки в околополюсных широтах была представлена впервые нерестующими особями (Андрияшев и др., 1980).

Сайка – неритоокеанический вид, обитает как в солоноватых лагунах и устьях рек, так и в океанических глубоководных бассейнах, где иногда встречается большими скоплениями. На шельфе Восточно-Сибирского и Чукотского морей была поймана на глубине от 39 до 101 м при температуре от –1.8 до 7.9 °С и солености от 31.30 до 33.68 ‰ (Atlantic ..., 2014). В значительном количестве сайка обитает как в водах Западной Гренландии и ее фьордах, так и вдоль ее восточного побережья и вблизи Ян-Майенского мелководья (Hansen, 1961; Nielsen, Bertelsen,

1992). Во фьордах и у берегов Северо-Восточной Гренландии сайку ловили на глубине 25–700 м и при температуре от -1.9 до 1.4 °C (Atlantic ..., 2014). В Центральном Арктическом бассейне и в других глубоководных районах Арктики сайка концентрируется под морским льдом. Наблюдения на северо-востоке Гренландии показывают, что глубина обитания ниже 800 м не характерна для этого вида (Karamushko, 2012).

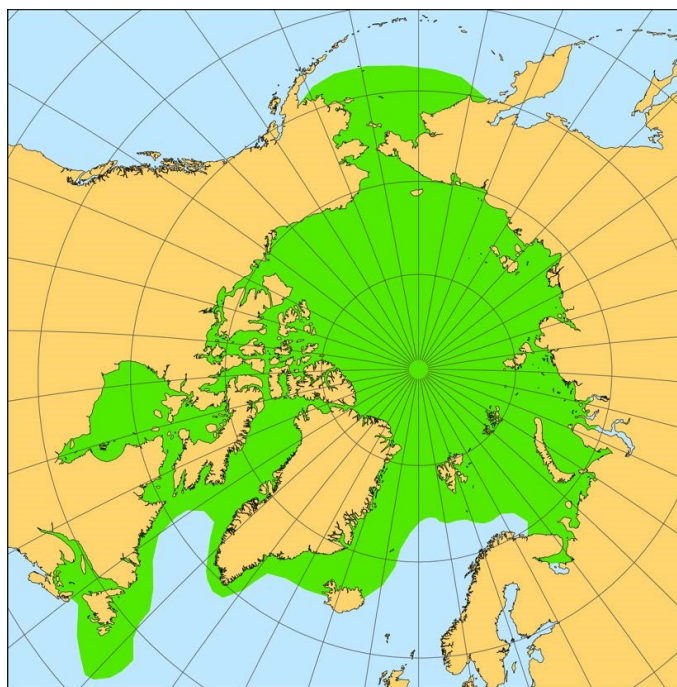


Рис. 1. Распространение сайки *Boreogadus saida* (Lepetchin, 1774) (Marine ..., 2018)

В Баренцевом море сайка многочисленна в восточных районах у Новой Земли и Колгуева, значительные скопления ее отмечены у Западного Шпицбергена. В Белое море сайка заходит нерегулярно (Тамбовцев, 1971; Алтухов, 1979), но в некоторые годы подходит сюда большими стаями (Тамбовцев, 1952; Пономаренко, 1963; Гошева, 1970). В основном причиной нерегулярных заходов сайки в Белое море являются годовые изменения температуры воды в южных и юго-восточных районах Баренцева моря. В холодные годы сайка в летний период бывает в районах Вайгача, Колгуева и Канина, подходя к берегам Западного Канина раньше и продвигаясь в Белое море дальше, чем в теплые годы. При потеплении Баренцева моря сайка отходит далеко на восток, где она бывает (за редким исключением) ежегодно (Мантейфель, 1943; Тамбовцев, 1952).

В Карском море сайка является наиболее массовым видом и встречается практически повсеместно, однако промысловых скоплений, по ретроспективным данным ПИНРО, на акватории моря никогда не создает (Боркин и др., 2008). В.К. Есипов (1952) отмечает, что в Карском море сайка чаще всего встречается на глубине 5–150 м, и все ее поимки зарегистрированы при отрицательных температурах ($-0.18...-1.82$ °С). Известно, что сайка в большом количестве встречается в Обской и Байдарацкой губах, в Гыданском заливе, в береговой зоне западного Ямала (Москаленко, 1964).

Наиболее значительные промысловые концентрации сайки приурочены к полярным фронтам, образующимся в южных участках ареала в результате активных горизонтальных и вертикальных перемещений водных масс теплых и холодных течений и являющихся районами откорма и размножения сайки (Влияние ..., 1987). И в нагульный период сайка постоянно находится при отрицательной температуре в зоне полярных фронтов, где она, как правило, обеспечена достаточным количеством корма.

В ареале сайки можно выделить несколько зон, продуктивных для образования скоплений. В системе Новоземельского и Колгуево-Печорского теплых течений и холодных арктических течений Литке и Макарова обитает восточнобаренцевоморская (или новоземельская) сайка, в системе теплых течений Ирмингера и Западно-Гренландского и холодного Лабрадорского течений – канадско-гренландская сайка, в системе теплого Аляскинского и холодного Камчатского течений – арктическо-тихоокеанская. Между акваториями распространения восточнобаренцевоморской и канадско-гренландской сайки расположен обширный район с двумя популяциями – шпицбергенской и исландской (Печеник и др., 1973). Кроме этих популяций И.Г. Юданов (1976) выделяет еще одну группировку сайки, обитающую в районе пролива Вилькицкого у островов Северной Земли и моря Лаптевых.

В весенне-летний период сайка новоземельской и шпицбергенской группировок распределяется при отрицательных температурах, и наиболее низкие температуры ее обитания ($-1.0...-1.8$ °С) наблюдаются в июле–августе (Шлейник, Боркин, 1986). Во второй половине года сайку можно встретить в районах, где температура воды значительно выше 0 °С. Это в первую очередь относится к ее молодежи (Тамбовцев, 1952). Область распределения сеголеток сайки ограничена положением изотерм 3–4 °С в восточных и 4–5 °С в северо-западных районах Баренцева моря на горизонте 50 м (Сайка ..., 1987). По данным В.П. Пономаренко (1963), районы распределения сайки в Баренцевом море в ноябре–декабре ограничиваются положением изотермы 2 °С.

Черная, или ледяная треска *Arctogadus glacialis* (Peters, 1872) – арктический, криопелагический вид, распространен циркумполярно, отсутствует в Центральном Арктическом бассейне (рис. 2).



Рис. 2. Распространение ледяной трески *Arctogadus glacialis* (Peters, 1872) (Marine ..., 2018)

Ледяная треска – неритоокеанический вид. Как правило, обитает далеко от берега под дрейфующим льдом и в разломах рыхлого слоя припайного льда (Андрияшев и др., 1980; Gadiform ..., 1990), но также встречается и в устьях рек (Есипов, 1952). Криопелагическая характеристика ледяной трески предполагает тесную связь в своем жизненном цикле с припайным или дрейфующим льдом. Но ряд авторов показывает, что для этого вида присутствие льда не является обязательным условием обитания в морях Арктики, ледяная треска обнаружена как в свободных от льда, так и в покрытых льдом водах и часто встречается на глубине от 5 до 930 м (Боркин, Мельянцеv, 1984; Jordan et al., 2003). У дна, глубже 800 м, ледяная треска встречается не так часто, как под морским льдом (Karamushko, 2012). Полагают, что этот вид нерестится на берегу, при этом развитие молоди происходит на шельфе и в более глубоких водах, поскольку именно в этих районах были зарегистрированы большие скопления особей ледяной трески среднего размера (Jordan et al., 2003).

По материалам ПИНРО, отдельные экземпляры ледяной трески эпизодически попадают в тралы на акватории около Земли Франца-Иосифа (Боркин и др., 2008). Также известно о вылове тралами на шельфе Западной Гренландии до десятков килограммов этого вида за часовое траление (устное сообщение О.В. Карамушко). В 2007 году в уловах

донных тралений, выполненных в северной части Карского моря на глубине 374–578 м при температуре воды у дна $-0.6...0.3$ °С, обнаружено 42 экз. ледяной трески (особи были длиной 12–26 см в возрасте 2–6 лет) (Боркин и др., 2008).

Атлантическая треска *Gadus morhua* L. – преимущественно бореальный вид, т. е. характерный для бореальных вод, но этот вид обычен и в прилегающих районах Арктики (Андрияшев, 1954; Gadiform ..., 1990; Nielsen, Bertelsen, 1992; A checklist ..., 2010) (рис. 3). Распределение этого вида ограничивается Северной Атлантикой и краевыми областями Арктики. Наблюдается широкое распространение трески в пелагиали глубоких вод Гренландского и Норвежского морей (Atlantic ..., 2017), в том числе и около Ян-Майена (The marine ..., 2011).

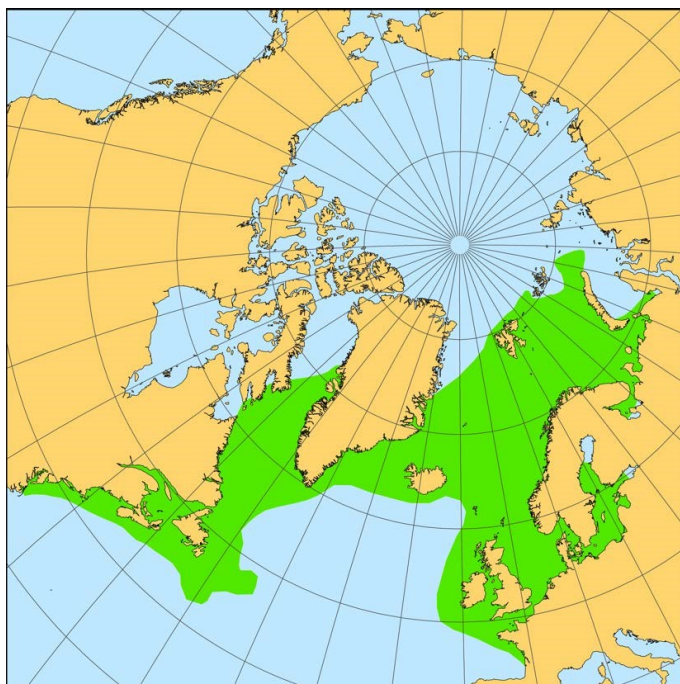


Рис. 3. Распространение атлантической трески *Gadus morhua* Linnaeus, 1758 (Marine ..., 2018)

В Баренцевом море обитает северо-восточная популяция атлантической трески (встречается на различных глубинах и при разной температуре придонных вод). Отметим, что реакция на изменение температурных условий у рыб разного возраста и физиологического состояния различается, поэтому для отдельных возрастных групп распределение не одинаково. Исследованиями установлено, что молодь трески на первом и втором годах жизни может отмечаться как вблизи берегов, так и в открытом море, от самых малых глубин до 400–450 м

(Маслов, 1952). Относительно много молоди бывает на мелководных участках склонов возвышенностей, и практически быть встречена она может при любой температуре воды, даже до -1°C и несколько ниже. Избираемые треской температуры изменяются вслед за сезонными изменениями таковой окружающей среды, самые низкие – зимой, самые высокие – летом (Татьянкин, 1974).

И.Я. Пономаренко (1985) при анализе полевого материала было показано, что сеголетки трески не прекращали питаться в осенне-зимний период даже при отрицательных температурах, о чем свидетельствовал небольшой процент рыб с пустыми желудками. Значительное влияние на коэффициент выживания молоди трески от сеголеток к трехлеткам оказывают температурные условия гидрологических зим, при этом наибольшее значение имеют условия первой зимы – период температурного минимума (февраль–май) следующего года после года рождения поколения (Пономаренко, 1978). Показано, что наибольшие уловы сеголеток трески донным тралом на 1 ч траления наблюдались при температуре от 0 до 1°C и от 2 до 3°C (Пономаренко, 1985).

С возрастом треска начинает избегать очень низкой температуры воды, и это, по-видимому, является первой ступенью ее сезонных миграций (Маслов, 1952). С наступлением зимнего похолодания 2- и 3-годовалые особи отходят из участков мелководных районов, подвергающихся наиболее интенсивному охлаждению, в более глубоководные, где сохраняется относительно высокая температура воды. Треска в возрасте 3+ и 4+ в зимние месяцы держится в районах, находящихся под воздействием струй теплого течения, и только с началом прогрева мелководий устремляется с этим теплым течением на поиск пищи. С этого возраста она начинает уже совершать регулярные сезонные миграции, хотя в относительно теплые годы может и не покидать восточной части моря, отходя по мере охлаждения воды в центральные его районы. Рыбы в этом возрасте встречаются, как правило, только при температуре воды выше 0°C . Не отмечены они и при самой высокой температуре, т. е. выше 6°C , которая регистрируется в Баренцевом море в придонном слое воды.

В преднерестовый период треска придерживается районов с относительно высокой температурой воды, причем рыбы с созревающей икрой и молоками локализуются в районах с более высокой температурой, неполовозрелые особи – с более низкой. В летние месяцы и в начале осени треска мигрирует далеко на восток и на север (Маслов, 1968). В нагульный период рыба концентрируется в районах обостренных термических фронтальных зон, образующихся при контакте теплых вод атлантического происхождения с холодными баренцевоморскими и арктическими водами (Ярагина и др., 1996). С наступлением начала зимнего охлаждения треска, отходя от районов осеннего откорма, двигается против течения и, задерживаясь на пути к нерестилищам

(половозрелые рыбы) или местам зимовки (неполовозрелые рыбы), возвращается с меньших глубин на большие и из относительно холодных вод в более теплые.

Наряду с пространственными и сезонными изменениями температуры воды Баренцева моря наблюдаются также и значительные межгодовые колебания температуры, существенно влияющие на формирование биопродуктивности вод океана. В частности, для трески в холодные годы водное пространство с оптимальной для ее жизнедеятельности температурой значительно сокращается, а в теплые годы – увеличивается (Пономаренко и др., 1996).

Особенности распределения трески в разные по тепловому режиму годы показаны на рис. 4. В теплые и нормальные по температурным условиям годы основные миграции трески для летне-осеннего нагула осуществляются в южные районы Баренцева моря, где распределение и плотность скоплений трески максимальны. В период снижения теплосодержания вод южных и восточных районов основные миграции трески направлены в Медвежинско-Шпицбергенский район, и главной акваторией для летне-осеннего нагула становится северо-западная часть Баренцева моря.

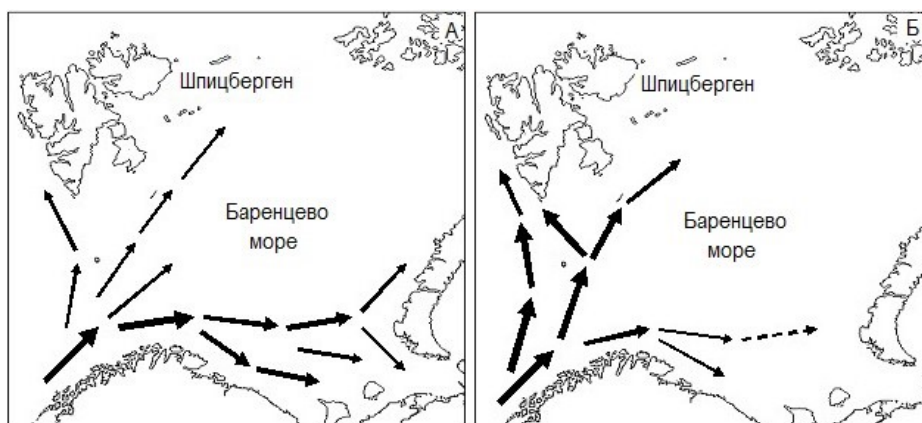


Рис. 4. Схема основных направлений мигрирующей атлантической трески *Gadus morhua* L. в теплые (А) и холодные (Б) годы (Карамушко, 2001)

В настоящее время, в связи с наблюдаемым потеплением океана, атлантическая треска существенно расширила область своего распространения. Так, у Шпицбергена этот вид достигает районов, лежащих уже севернее 80° с. ш. (Sourses ..., 2015), а у восточного побережья Гренландии зарегистрированы поимки молоди трески более чем на 1000 км севернее, чем это наблюдалось ранее (устное сообщение О.В. Карамушко).

Полярная камбала *Liopsetta glacialis* (Pallas, 1776) – арктический донный вид, обитает в арктических морях и в северной части Тихого океана (рис. 5). Один из самых мелководных и холодноводных видов камбал, в летнее время населяет прибрежные мелководья, но и на зиму откочевывает на меньшие глубины, чем другие виды камбал, проводя значительную часть года при отрицательных придонных температурах (Андрияшев, 1954). Являясь морским, солоноватоводным видом, может обитать и в сильно опресненных прибрежных и предустьевых участках, заходит довольно высоко в реки.



Рис. 5. Распространение полярной камбалы *Liopsetta glacialis* (Pallas, 1776) (Marine ..., 2018)

Поскольку большинство научных исследований проводятся в более открытых глубоких водах, обычно не посещаемых мелководными особями полярной камбалы, то выполнение оценки численности этого вида весьма затруднено. Например, в результате работ, проведенных в юго-восточной части Баренцева моря с 2004 по 2009 гг., были обнаружены только 3 экз., пойманные одним донным тралом в Печорском море (Atlas ..., 2011). Аналогичная ситуация наблюдалась с 1998 по 2011 гг. на побережье Чукотского моря и в северной части Бристольского залива (Берингово море, Аляска), когда было поймано также несколько экземпляров (Atlas ..., 2012). Но этот вид присутствовал во всех съемках с использованием различных снастей, включая неводы и тралы, с 1932 по 2007 гг. в Байдарацкой губе Карского моря (Семушин, Новоселов, 2009).

Известно, что в Белом море полярная камбала является самым многочисленным видом рыб семейства камбаловых, она встречается во всех заливах и губах. В Кандалакшском, Онежском и Двинском заливах полярная камбала достигает возраста 12–13 лет при длине тела 33–35 см, в Мезенском заливе в уловах встречаются особи в возрасте до 16 лет, а в Воронке Белого моря – до 20 лет при длине 28–29 см (Николаев, 1955). Камбала усиленно растет в теплый период года – с мая по сентябрь, зимой рост почти прекращается, наиболее быстрый рост наблюдается в Онежском заливе (Рыбы ..., 1958). Показано, что у самок полярной камбалы Онежского и Двинского заливов наблюдается снижение темпа линейного роста по достижении возраста 7–8 лет (Семушин и др., 2015).

В Баренцевом море максимальный возраст камбалы, отмеченный в уловах, равен 22 годам, большую часть проб (82 %) составляют особи от 4 до 10 лет, самцы становятся половозрелыми в возрасте 3–4 года, самки – в 4–8 лет (Кобелев, 1989). Максимальный возраст, указанный для полярной камбалы – 28 лет и возможно даже более (Alaska ..., 2016). В целом полярная камбала растет очень медленно, и если в Белом море у рыб возрастной группы 4–8 лет средние значения абсолютных годовых приростов длины тела составляют 1.3 см, то в юго-восточной части Баренцева моря еще меньше – 1.1 см (Кобелев, 1989). Показано, что средняя длина тела 25 особей полярной камбалы, пойманных в юго-восточной части Чукотского моря в 2012 г., составляла 13.1 см при амплитуде колебаний от 10 до 21 см (Goddard et al., 2014).

Морская камбала *Pleuronectes platessa* Linnaeus, 1758 – бореальный донный вид. Распределение этого вида ограничивается Северо-Восточной Атлантикой и краевыми областями Арктики (рис. 6). Ареал морской камбалы в Баренцевом море простирается на восток вдоль побережья Мурмана до Печорского моря и южного побережья Новой Земли (Семушин, Шерстков, 2012; Atlas ..., 2011). Как правило, камбала встречается при нормальной морской солености, но молодь (реже взрослые) переносит значительное опреснение и даже заходит в устья рек (Андрияшев, 1954). Морская камбала, обитая в южной части Баренцева моря, совершает ежегодные миграции от берегов Мурмана в восточные и центральные районы (Антипова, Ковцова, 1982). Для откорма морская камбала может заходить и в Белое море (Кобелев, 1995). Здесь, кроме заходящих рыб из Баренцева моря, имеется очень немногочисленная жилая морская камбала (Алтухов и др., 1958).

Длина морской камбалы как исключение может достигать 90–100 см, в Баренцевом море – до 86 см, но обычно не более 45–50 см (Андрияшев, 1954). Самцы созревают в основном в возрасте 6–9 лет, а самки – 9–11 лет (Ковцова, 1990). В Северном море самцы достигают половозрелости в 2–3 года, а самки – в 4–5 лет (Freyhof, 2014). Максимальный возраст камбалы – 36 лет, в Баренцевом море – обычно до 20–25 лет (Ковцова, 1990), в Северном море – до 25–30 лет (Freyhof, 2014).

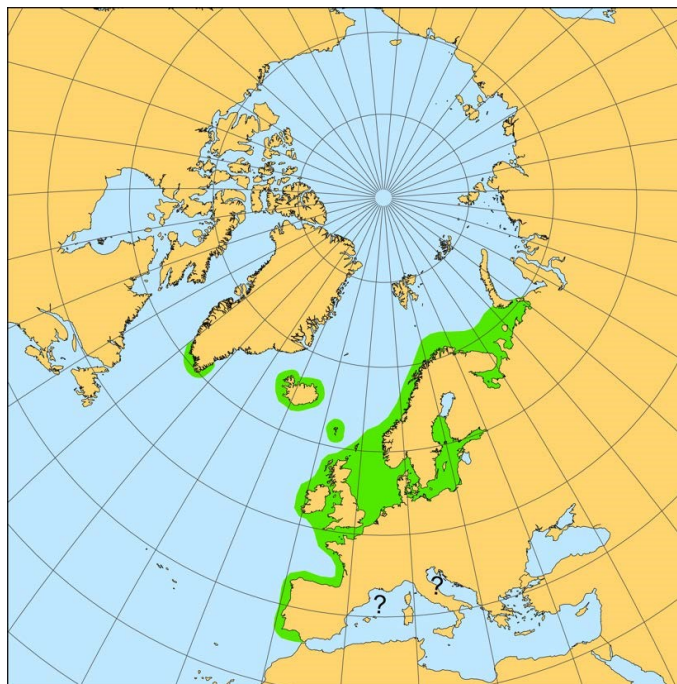


Рис. 6. Распространение морской камбалы *Pleuronectes platessa* Linnaeus, 1758 (Marine ..., 2018)

Этот бореальный вид переносит довольно резкие колебания температуры – от -1 до 7 °С. Распределение и миграции морской камбалы в значительной степени зависят от термических условий среды (Мухин, 1975). В теплые годы меньше предпосылок для образования ее плотных концентраций в районах нагула, поскольку рыба рассредоточивается на более обширной акватории и находится в более разреженном состоянии. Наиболее устойчивые промысловые скопления наблюдаются в местах резких градиентов температуры (Ковцова, 1982).

В период нагульных миграций морская камбала распределяется в основном между придонными изотермами 1 и 2 °С, т. е. основной откорм ее происходит в летне-осенний период при довольно низкой температуре – 1.5 – 1.9 °С (Ковцова, 1982). При этом отмечается, что чем ближе друг от друга проходят изотермы 1 и 2 °С, тем меньше площадь промысловых скоплений и плотнее их концентрации. В зависимости от термических условий меняются также места и протяженность нерестовых площадей морской камбалы. В холодные годы она нерестится на более ограниченной акватории и в более западных районах (поскольку придонная изотерма 2 °С проходит гораздо западнее), чем в теплые (Ковцова, 1988).

Атлантическая длинная камбала *Glyptocephalus cynoglossus* (Linnaeus, 1758) – бореальный вид, широко распространенный в северной части

Атлантического океана, но обычен также и в прилегающих районах Арктики (Андряшев, 1954; Gadiform ..., 1990; A checklist ..., 2010) (рис. 7). Обитает длинная камбала на глубине от нескольких метров до очень значительных – свыше 1000 м (Бараненкова, 1952). Она наиболее многочисленна в глубоких фьордах Норвегии и Фарерских островов, доходит и до берегов Мурмана. В водах Гренландии обитает на глубине от 50 до 1600 м (A checklist ..., 2010) при температуре от 3.5 до 4.2 °С (Jørgensen et al., 2015). В Баренцевом море камбала встречается на глубине 83–425 м при температуре 0.04–7.4 °С и солености 33.94–35.25 ‰ (Долгов, 2016).



Рис. 7. Распространение атлантической длинной камбалы *Glyptocephalus cynoglossus* (Linnaeus, 1758) (Marine ..., 2018)

М.В. Ковцовой (1990) показано, что распределение длинной камбалы наблюдается при положительных температурах воды на глубине 40–1300 м и более. В Северном море наибольшие уловы этого вида камбаловых отмечаются при температуре около 5–7 °С на глубине 100–300 м (Андряшев, 1954). Растет длинная камбала очень медленно, половая зрелость наступает в возрасте 3–4 года, а продолжительность жизни до 14 лет (Ковцова, 1990).

Глава 2

ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РОСТА САЙКИ *BOREOGADUS SAIDA* (LEPESCHIN, 1774)

По сравнению с другими представителями семейства тресковых сайка растет медленно, в возрасте 5 лет достигает длины 18–20 см, в возрасте 7 лет – 25–27 см, и очень редко отмечаются особи длиной более 35 см (Бенко, Пономаренко, 1972). Вместе с тем, зарегистрированы длина 40 см и масса тела 430 г у сайки в возрасте 10 лет (9+), которая была выловлена донным тралом в июне 1969 г. в районе Южного склона Гусиной банки Баренцева моря (Шлейник, 1979). П. Петон (Pethon, 2005) указывает, что сайка может достигать размеров до 46 см.

В морских пищевых сетях арктических экосистем сайка занимает чрезвычайно важное место, “так как является главным, а если исключить прибрежные районы, то практически единственным потребителем планктона арктических морей” (Андрияшев, 1954, с. 187). Поэтому, именно сайка – ключевой элемент арктических экосистем, определяя тем самым важные энергетические связи между низшими и высшими трофическими уровнями пищевой сети в этом регионе (Клумов, 1937; Rass, 1968; Bradstreet, Cross, 1982; Ecological ..., 1982; Results ..., 1992; Welch et al., 1993; Пономаренко, 2008; Arctic ..., 2013). Сайка может передавать до 75 % энергии от более низких продуцентов к высшим хищникам (Aspects ..., 1986; Energy ..., 1992; Crawford, Jorgenson, 1996; Боркин, 2011, 2012; Trophic ..., 2012; Нор, Gjørseter, 2013).

В целом определяющим моментом в изучении организации арктических экосистем являются трофо-энергетические процессы, поскольку именно в условиях низких температур в наиболее острой форме проявляется адаптивная значимость метаболических и продукционных процессов (Чернов, 2008). Поэтому изучение количественных и качественных аспектов роста арктического вида сайки весьма актуально, и прежде всего для высокоширотных районов Арктики, где условия существования видов изменяются в результате значительных пространственно-временных колебаний абиотических и биотических факторов. Исследования роста сайки имеют долгую историю и практически проводились почти во всех арктических морях: в Баренцевом (Hognestad, 1968; Шепель, 1972; Печеник и др. 1973; Gjørseter, 1973; Шлейник, 1979; Occurrence ..., 1986; Lønne, Gulliksen, 1989; Gjørseter, Ajiad, 1994; Боркин, 1995), Карском (Москаленко, 1964; Шепель, 1971; Печеник и др. 1973), Беринговом, Чукотском и Бофорта (Черкасова, 1976; Lowry, Frost, 1981; Ecological ..., 1982; Growth ..., 2017), Гренландском и Баффина (Sekerak, 1982; Fey, Weslawski, 2017), а также в районах Центрального

Арктического бассейна (Lønne, Gulliksen, 1989; Fey, Weslawski, 2017). Относительно моря Лаптевых, одного из наиболее суровых по условиям среды обитания арктических районов, следует указать работы по размерно-возрастному и половому составу сайки из Анабарского залива по материалам 1947 г. (Москаленко, 1964) и по росту для ранних стадий развития (Bouchard, Fortier, 2008, 2011). Учитывая важную экологическую трофическую роль сайки в Арктике, в настоящей главе приводится анализ результатов исследования энергетических закономерностей роста сайки в целом, а также в море Лаптевых по материалам, собранным в августе–октябре 2014 г.

Темпы роста сайки являются весьма изменчивыми, начиная уже с первых дней жизни. Размеры личинок и молоди могут варьировать в значительной степени в один и тот же сезон года, что несомненно в первую очередь связано со временем вылупления личинок (Бараненкова и др., 1966; Боркин, 1990; Пономаренко, 2000; Survival ..., 2006; Bouchard, Fortier, 2011 и др.). Сроки выклева личинок сайки колеблются по годам и сильно зависят от температуры воды и продолжительности ледостава (Аронович и др., 1974; Боркин, 1983). Массовый выклев в основном происходит в мае–июле, смещаясь в восточном и северном направлениях на более поздние сроки (Бараненкова и др., 1966; Survival ..., 2006), при этом пик вылупления совпадает со временем интенсивного разрушения льда (Юданов, 1976; Боркин, 1990; Bouchard, Fortier, 2008). Минимальные размеры личинок при вылуплении в Баренцевом и Карском морях составляют 3.5–6.0 мм, в мае и июне личинки растут медленно, в июне достигают средней длины 7.9 мм, в июле – 8.6 мм, и только в августе темп роста личинок резко увеличивается и средняя длина составляет уже 21.9 мм при многовершинном и растянутом ряде – от 10 до 49 мм (Бараненкова и др., 1966; Пономаренко, 2000). Отмечена прямая связь между темпом роста личинок и прогревом водной толщи на акватории Баренцева моря и сопредельных вод (Шлейник, 1979; Шлейник, Боркин, 1986). Проведенные исследования в море Лаптевых показывают, что рост и в конечном итоге выживаемость личинок сайки положительно коррелируют с более высокими температурами воды поверхности моря в период их вылупления при условии обеспеченности пищей (Survival ..., 2006; Bouchard, Fortier, 2008). В конце августа большинство личинок в возрасте 3–4 мес. и длиной 30–40 мм переходит в стадию малька (Боркин, 1990).

Наряду с вышеописанными условиями выклева личинок сайки [относительно короткий весенне-летний сезон вылупления (май–июль), связанный с быстрым разрушением льда и интенсивным началом биологического продуцирования] некоторыми исследователями рассматривается и другой сценарий – более растянутый в море Лаптевых период вылупления (январь–июль), где некоторые личинки появляются под морским льдом зимой задолго до весеннего цветения (Bouchard, Fortier, 2008). Было показано, что время вылупления личинок объясняет

большую часть изменчивости длины (90 %), достигнутой молодью сайки в конце лета (Bouchard, Fortier, 2008, 2011; Climate ..., 2017). Рассчитанные значения длины (массы) рыб в августе варьировали от < 10 мм (< 0.01 г) от личинок, вылупившихся в июле, до 50 мм (0.91 г) от личинок, вылупившихся в январе (Bouchard, Fortier, 2011). Подавляющее большинство рыб (97 %), достигших длины > 35 мм в августе, было поймано в районах, характеризующихся значительным поступлением пресной воды (моря Лаптевых, Бофорта и Гудзонов залив). Авторами предполагается, что раннее разрушение льда, частое образование зимних полыней, более теплый поверхностный слой моря и увеличение речного стока, связанное с потеплением климата, могут повысить выживаемость сеголеток сайки, позволяя большей части годовой когорты вылупляться раньше и достигать больших размеров до осенней миграции на более глубокие участки. Но это всего лишь гипотеза, что ранний зимний выклев личинок сайки действительно проходит в тепловых убежищах, обеспечиваемых подледными речными ветвями.

При любом сценарии вылупления личинок пелагическая молодежь в конце лета опускается несколько глубже, но продолжает держаться в толще воды, и в этот период длина мальков колеблется от 3.0–3.5 до 5.5–6.5 см, а иногда и более (Бараненкова и др., 1966; Шлейник, Боркин, 1986; Laboratory ..., 1989; Bouchard, Fortier, 2011), но чаще всего длина особей составляет 3.5–4.5 см (Anon., 1983, 1985–1988). По данным И.В. Боркина (1990), значения средней длины сеголеток сайки, выловленных в Баренцевом море, в августе составляют 4.2 см, сентябре – 5.4, октябре – 5.8, ноябре – 6.2 см. С конца сентября–октября до марта–апреля следующего календарного года мальки сайки вылавливаются в придонных слоях моря, и наибольшая частота их встречаемости в донных орудиях лова приходится на ноябрь–декабрь (Пономаренко, 2000). По нашим данным, в море Лаптевых размеры сеголеток в августе–сентябре колебались от 3.5 до 8.9 см и составляли в среднем 6.2 см в северо-восточной части моря и 6.5 см в юго-западной. Самые мелкие сеголетки (3.5–4.0 см) были пойманы донным тралом 20 августа на северо-востоке моря (температура 2.7 °С, глубина 19 м, соленость 25.3 ‰) и 27 сентября на юго-западе (температура 0.9 °С, глубина 19 м, соленость 33.7 ‰). У сеголеток сайки наблюдалась большая амплитуда колебаний длины тела, когда даже в одной пробе особи различались между собой на 3.0–3.7 см. Размерные показатели сеголеток, выловленных с 19 августа по 7 сентября на северо-востоке и с 8 сентября по 2 октября на юго-западе моря Лаптевых, имели некоторые различия, отражая в целом соответствующие изменения в процессе роста (рис. 8). На северо-востоке моря модальный размер приходился на рыб длиной 5–6 см (65 %) при равномерном распределении других размерных групп. На юго-западе преобладали сеголетки двух групп длиной 5–6 см (47 %) и 7–8 см (49 %). При этом средний размер молодежи по районам различался незначительно

и составлял 6.2 и 6.5 см соответственно. Значительные различия в размерных характеристиках показаны и для молоди сайки Баренцева, Карского и Гренландского морей, а также Чукотского и моря Баффина (Бараненкова и др., 1966; Печеник и др., 1973; Sekerak, 1982; Occurrence ..., 1986; Боркин, 1990; Пономаренко, 2000; Survival ..., 2006; Spatio-temporal ..., 2019).

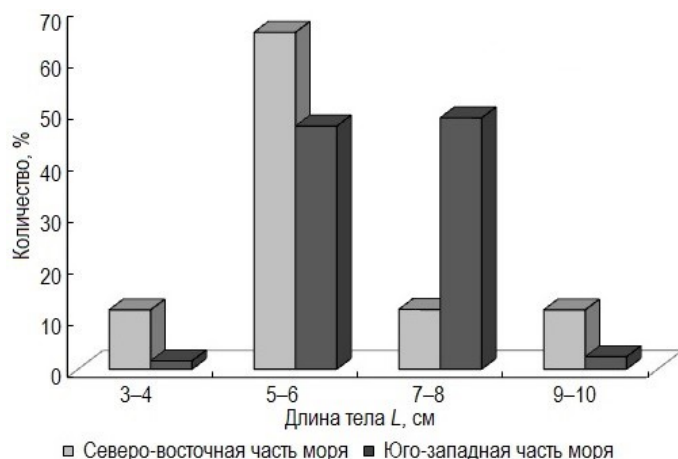


Рис. 8. Распределение по длине сеголеток сайки *Boreogadus saida* моря Лаптевых в 2014 г.

После превращения личинок в пелагическую молодь при длине 30–50 мм (Rass, 1968), 27–49 мм (Бараненкова и др., 1966), 30–40 мм (Боркин, 1990) масса сеголеток существенно увеличивается. В нашем исследовании зависимость массы тела от длины сеголеток сайки моря Лаптевых достоверно аппроксимировалась уравнением степенной функции

$$W = 0.042L^{2.11}, R^2 = 0.44,$$

где W – масса тела, г, L – длина тела, см. Для сайки Баренцева моря связь массы тела сеголеток с длиной описывается уравнением логарифмической функции (Пономаренко, 2000)

$$\ln W = 3.095 \ln L - 5.3, R^2 = 0.98,$$

где W – масса тела, мг, L – длина тела, мм.

Таким образом, размеры сеголеток определяются как временем вылупления личинок, так и темпом роста молоди в зависимости от температурного режима и обеспеченности кормом в районе обитания. При осенне-зимнем охлаждении водной толщи сайка в возрасте 0+ опускается в придонные слои моря, а с весенне-летним прогревом вновь поднимается в толщу воды уже в возрасте одного года (Пономаренко, 2000).

Скорость роста длины и массы тела сайки оценивали по годовым приростам. У рыб измеряли абсолютную длину тела TL – от вершины рыла до конца наиболее длинных лучей хвостового плавника. Рассчитывали также удельную скорость роста длины C_L и массы C_W за период времени $t_2 - t_1$ (Винберг, 1966):

$$C_L = (\ln L_2 - \ln L_1)/(t_2 - t_1),$$
$$C_W = (\ln W_2 - \ln W_1)/(t_2 - t_1).$$

Анализ удельной скорости линейного роста C_L сайки из разных районов моря Лаптевых показал, что рыбы на юго-западе в возрасте до четырех лет росли несколько медленнее, чем на северо-востоке, но, начиная с пяти лет и старше, скорость их роста незначительно увеличивалась (табл. 1). В связи с отсутствием других данных по росту сайки моря Лаптевых судить о многолетней изменчивости этого показателя сложно, но по единственным полученным ранее сведениям (Москаленко, 1964), удельная скорость роста сайки в Анабарском заливе была близка к той, которая наблюдалась у рыб северо-восточного района. Зависимость скорости C_L от длины тела L для сайки следующая (рис. 9):

$$C_L = 38.48L^{-1.988}, R^2 = 0.92, n = 456 \text{ экз. – северо-восточный район};$$
$$C_L = 13.47L^{-1.628}, R^2 = 0.69, n = 655 \text{ экз. – юго-восточный район};$$
$$C_L = 2.08L^{-0.920}, R^2 = 0.98, n = 472 \text{ экз. – Анабарский залив.}$$

Точка пересечения трех кривых роста приходилась на длину рыб в 15 см, что соответствует 3–4-летнему возрасту. Максимум абсолютного линейного прироста отмечался у сайки именно к этому возрасту, т. е. к периоду ее массового созревания. Такая динамика линейного роста обусловлена как увеличением степени использования энергетических ресурсов на нужды генеративного обмена, так и увеличением размеров тела сайки (Шатуновский, 1980).

Сходные закономерности роста наблюдаются и в других районах ареала сайки. Так, в Чукотском и Беринговом морях выявлен высокий темп линейного роста у младших возрастных групп, который снижается на третьем году жизни в период наступления половой зрелости (Черкасова, 1976). Более медленный рост сайки после 2–3-летнего возраста показан для моря Бофорта (Ecological ..., 1982) и залива Аллена в Канадской Арктике (Matley et al., 2013). На поступательное снижение ежегодного абсолютного прироста длины с возрастом после достижения половой зрелости указывается и для сайки Баренцева моря (Hognestad, 1968; Gjosaeter, 1973; Печеник и др., 1973; Gjosaeter, Ajiad, 1994; Шлейник, 1979; Боркин, 1995).

Т а б л и ц а 1

**Показатели линейного роста сайки *Boreogadus saida*
в разных районах моря Лаптевых в 2014 г.**

Возраст, лет	Северо-восточная часть моря			Юго-западная часть моря		
	$L_{\text{ср.}}$, см	dL/dt , см·год ⁻¹	C_L , год ⁻¹	$L_{\text{ср.}}$, см	dL/dt , см·год ⁻¹	C_L , год ⁻¹
0+	6.5			6.5		
1+	10.0	3.8	0.478	9.9	3.4	0.421
2+	14.0	4.0	0.337	12.5	2.6	0.233
3+	16.8	2.8	0.182	16.2	3.7	0.259
4+	19.6	2.8	0.154	18.5	2.3	0.133
5+	21.1	1.5	0.074	20.8	2.3	0.117
6+	22.6	1.5	0.069	21.7	0.9	0.042
7+	–	–	–	24.7	3.0	0.129

ПРИМЕЧАНИЕ. $L_{\text{ср.}}$ – средняя длина тела, dL/dt – абсолютный прирост длины тела, C_L – удельная скорость роста длины тела.

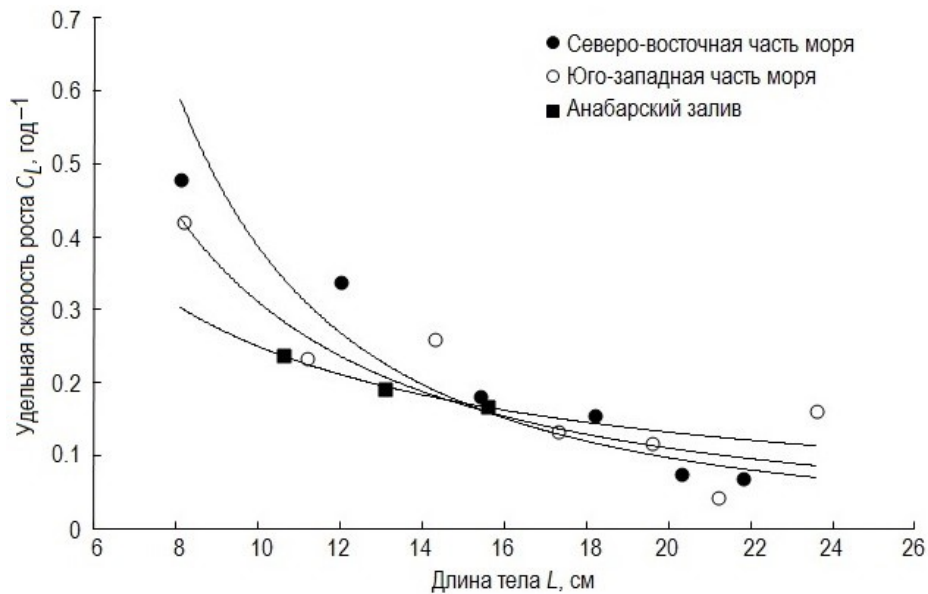


Рис. 9. Зависимость удельной скорости роста C_L от длины тела L сайки *Boreogadus saida* из разных районов моря Лаптевых (показатели линейного роста сайки из Анабарского залива рассчитаны по: Москаленко, 1964)

В некоторых районах Арктики линейный рост сайки в течение первых четырех лет жизни довольно постоянен. Так, Д. Фей и Я. Веславский (Fej, Weślawski, 2017) обнаружили, что у сайки, обитающей в зоне льда Конгс-фьорда (архипелаг Шпицберген), в первые четыре года наблюдается высокий темп линейного роста ($4.7 \text{ см} \cdot \text{год}^{-1}$), что, по мнению авторов, указывает на присутствие быстрорастущей субпопуляции.

Исследование возможностей линейного роста (“ростовой потенции” по: Мина, Клевезаль, 1976) показало, что наибольшие абсолютные приросты (dL/dt) сайки в море Лаптевых, составляя в среднем $3.4 \text{ см} \cdot \text{год}^{-1}$ (30–45 %), отмечались у особей до трех лет, т. е. до наступления половой зрелости. С увеличением длины темп роста постепенно снижался и к 7-летнему возрасту ежегодный прирост не превышал уже и 5 % (табл. 1). Удельная скорость роста C_L закономерно снижалась с возрастом от 0.478 до 0.042. У сайки из юго-восточных районов Баренцева моря в 1970 г., когда отсутствовал интенсивный промысел, абсолютные приросты длины были очень высокими до четырех лет – $3.4\text{--}5.1 \text{ см} \cdot \text{год}^{-1}$, затем происходила стабилизация этих показателей и их резкое уменьшение к седьмому году (табл. 2). Удельная скорость роста C_L также снижалась с возрастом от 0.488 до 0.055. Таким образом, ежегодные абсолютные приросты длины у рыб из Баренцева моря были выше для всех возрастных групп по сравнению с сайкой из моря Лаптевых. Абсолютные темпы линейного роста сайки в Карском море в 1970 г. были ниже, чем у баренцевоморской в этот же период времени (табл. 2). Рассчитанная нами удельная скорость роста C_L у рыб из Карского моря составляла от 0.457 до 0.110. Необходимо отметить, что во всех трех морях особи сайки предельного возраста (7–8 лет) были представлены только самками.

В отличие от линейного роста абсолютный прирост массы тела (dW/dt) сайки моря Лаптевых с возрастом постоянно увеличивался, и максимальное приращение массы тела наблюдалось после наступления половой зрелости (табл. 3), что, несомненно, является важным условием продуцирования максимального количества половых продуктов и увеличения популяционной плодовитости. Темпы увеличения плодовитости сайки зависят от возраста, длины и массы тела самок. Показано, что с увеличением длины возрастает количество особей, достигших половой зрелости (Печеник и др., 1973; Шлейник, 1978; Боркин, 1990, 1995). При этом необходимо отметить, что более важное значение имеет зависимость плодовитости животных именно от их массы, а не от линейных размеров, поскольку скорость основных процессов в организме связана с его массой (Винберг, 1975, 1986). А влияние линейных размеров на плодовитость самок может иметь количественное выражение только через функциональную связь между массой и длиной рыб, которая описывается степенным уравнением.

Т а б л и ц а 2

**Темп линейного роста сайки *Boreogadus saida*
в Баренцевом и Карском морях (по: Печеник и др., 1973)**

Возраст, годы	Юго-восточные районы Баренцева моря (ноябрь 1970 г.)			Карское море (сентябрь 1970 г.)		
	$L_{\text{ср.}}$, см	dL/dt , см·год ⁻¹	C_L , год ⁻¹	$L_{\text{ср.}}$, см	dL/dt , см·год ⁻¹	C_L , год ⁻¹
1	8.1			6.9		
		5.1	0.488		4.0	0.457
2	13.2			10.9		
		3.9	0.259		2.9	0.236
3	17.1			13.8		
		3.4	0.181		2.5	0.166
4	20.5			16.3		
		3.4	0.153		3.5	0.194
5	23.9			19.8		
		2.3	0.092		2.3	0.110
6	26.2			22.1		
		1.5	0.055		–	–
7	27.7			–		

ПРИМЕЧАНИЕ. $L_{\text{ср.}}$ – средняя длина тела, dL/dt – абсолютный прирост длины тела, C_L – удельная скорость роста длины тела.

Т а б л и ц а 3

**Показатели весового роста сайки *Boreogadus saida*
в разных районах моря Лаптевых в 2014 г.**

Возраст, лет	Северо-восточная часть моря			Юго-западная часть моря		
	$W_{\text{ср.}}$, Г	dW/dt , Г·год ⁻¹	C_w , год ⁻¹	$W_{\text{ср.}}$, Г	dW/dt , Г·год ⁻¹	C_w , год ⁻¹
0+	2.3			2.4		
		5.3	1.195		4.2	1.085
1+	7.6			6.6		
		10.5	0.868		6.5	0.781
2+	18.1			13.1		
		12.0	0.509		12.6	0.581
3+	30.1			25.7		
		12.8	0.354		8.4	0.259
4+	42.9			34.1		
		13.5	0.274		15.6	0.341
5+	56.4			49.7		
		6.9	0.115		7.6	0.142
6+	63.3			57.3		
		–	–		21.7	0.321
7+	–			79.0		

ПРИМЕЧАНИЕ. $W_{\text{ср.}}$ – средняя масса тела, dW/dt – абсолютный прирост массы тела, C_w – удельная скорость роста массы тела.

Наиболее высокие значения удельной скорости роста массы тела $C_{\text{и}}$ отмечены у сайки моря Лаптевых в возрасте от 0+ до 3+ лет. В возрасте 5–6 лет происходила стабилизация этих показателей с постепенным уменьшением к возрасту 6+. По мере асимптотического приближения к предельному размеру у 8-летних самок опять прослеживалось увеличение скорости роста с относительным приростом массы тела 36 % в год. При исследовании роста сайки Баренцева моря была выявлена такая же тенденция, когда ежегодный относительный прирост массы самых старших особей мог достигать 20 % и более (Шлейник, Боркин, 1986; Боркин, 1995). По данным размерно-возрастных показателей сайки Баренцева моря за 1969–1981 гг. (Сайка ..., 1987), нами установлено, что прирост массы тела у сайки предельного возраста может составлять 46 % от массы тела в начале года.

Таким образом, возрастная динамика роста массы сайки указывает на его поступательный характер, но только до асимптотического (предельного) возраста, что вероятно обусловлено высокими энергетическими затратами на репродуктивные функции. Характерной особенностью гаметогенеза сайки являются очень высокие коэффициенты зрелости у самок (Шлейник, 1979; Боркин, 1990). Так, 306 кДж может расходоваться на развитие гонад и 125 кДж непосредственно на вымет генеративных продуктов во время нереста (Нор et al., 1995). Естественно полагать, что основная доля генеративной продукции сайки создается самками старшего возраста, прирост половых продуктов которых составляет основную часть ежегодного абсолютного прироста массы у особей предельного возраста. Как известно, у сайки старших возрастов наблюдается преобладание самок над самцами (Печеник и др., 1973; Боркин, 1990). По нашим данным, в море Лаптевых все особи сайки предельного возраста (7+) были представлены самками. Таким образом, несмотря на резкое снижение удельной скорости соматического роста в возрасте семи лет, у сайки после 5–6-летнего возраста поддерживается высокий уровень генеративного обмена, что необходимо для обеспечения эффективного воспроизводства.

Анализ показателей роста (длины и массы тела) сайки из прибрежной части моря Лаптевых (Москаленко, 1964) показал, что в отличие от поступательного изменения линейных размеров абсолютный прирост массы тела рыб также с возрастом постоянно увеличивался. Значительное приращение массы тела наблюдалось после наступления половой зрелости. Особенно заметно увеличивался относительный темп весового роста рыб в возрасте 5 лет (62 % от массы тела в начале года). Удельная скорость весового роста сайки в Анабарском заливе в период от двух до четырех лет ее жизни оказалась довольно близкой к таковой для рыб из северо-восточного района моря, но к 5-летнему возрасту темп роста массы тела особей в Анабарском заливе был выше (рис. 10). Но средние значения длины и массы тела сайки для всех годовых классов в 1947 г. были меньше, чем для исследованных нами одновозрастных рыб в 2014 г.

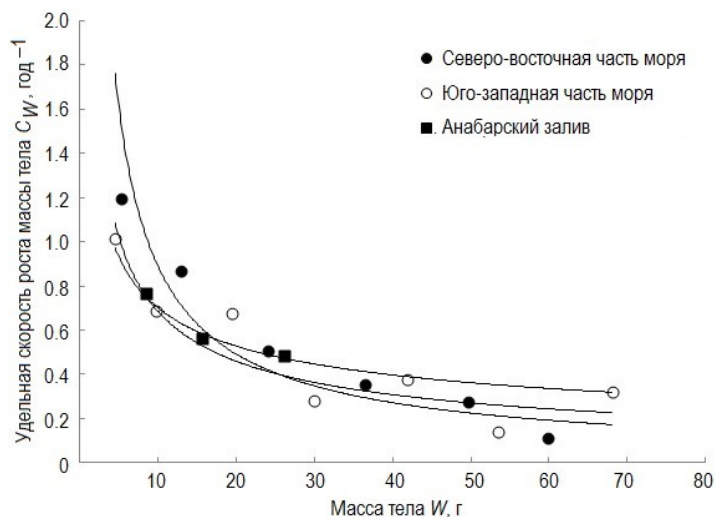


Рис. 10. Зависимость удельной скорости роста C_W от массы тела W сайки *Boreogadus saida* из разных районов моря Лаптевых (показатели весового роста сайки из Анабарского залива рассчитаны по: Москаленко, 1964)

В целом размерно-возрастной состав сайки из Анабарского залива был представлен особями длиной 8.2–21.3 см и массой 3.0–71.0 г в возрасте от 1+ до 4+, при этом доминирующим классом (58.7 %) был возраст четырех лет (рис. 11).

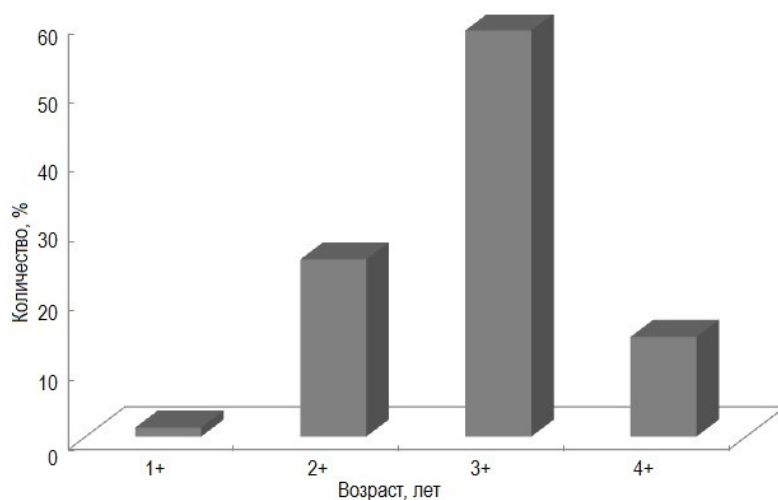


Рис. 11. Возрастной состав сайки *Boreogadus saida*, пойманной в прибрежной части моря Лаптевых (Анабарский залив) в 1947 г. (по: Москаленко, 1964)

Таким образом, наибольшие абсолютные линейные приросты сайки моря Лаптевых наблюдаются до трех лет, т. е. до наступления половой зрелости и составляют в среднем $3.4 \text{ см} \cdot \text{год}^{-1}$, постепенно снижаясь до

1.0 см·год⁻¹ в 7-летнем возрасте. Удельная скорость линейного роста сайки C_L моря Лаптевых в течение жизни снижается от 0.446 в возрасте 0+ до 0.047 у семилеток, что в незначительной степени оказалось ниже значений для Баренцева моря. Удельная скорость роста массы тела сайки C_W моря Лаптевых снижается от 1.085 в возрасте 0+ до 0.142 у семилеток.

Ранее Б.М. Тамбовцев (1952) указывал, что половая зрелость у сайки наступает частично уже на третьем году жизни, но в основном – в возрасте четырех-пяти лет. Среди трехлеток нерестующие особи в это время составляют всего лишь около 6 %, основная же масса сайки достигает половой зрелости в 4-годовалом возрасте. В Белом море возрастной состав икротечущей сайки также характеризовался преобладанием четырехгодовиков.

Как показывает наш материал, созревающие особи сайки с гонадами II–III, III и IV стадий зрелости появляются в море Лаптевых уже в возрасте 1+ при средней длине 10 см, их доля составляла около 13 % всех рыб данного возраста. Необходимо отметить, что поскольку зрелость половых продуктов сайки определяется по 6-балльной шкале, то неполовозрелой считается рыба с гонадами I и II стадий зрелости, половозрелой – от II–III до VI–II (Москаленко, 1964; Пономаренко, 1964, 1965; Христофоров, 1978; Оганин, Боркин, 2013). У большинства двухлеток сайки (> 60 %) гонады находились на II стадии зрелости (стадии покоя). Среди трехлеток (2+), при средней длине 13–14 см, доля половозрелых особей уже составляла на северо-востоке моря 83.4 % и на юго-западе 69.1 % (табл. 4). И только четырехлетки, достигшие длины 16–17 см, почти все были представлены половозрелыми особями (95–97 %). Таким образом, основная масса сайки в море Лаптевых достигает половой зрелости при длине 13–17 см в возрасте трех-четырёх лет.

В целом сайка относится к быстросозревающим рыбам и достигает половой зрелости в 2–3-годовалом возрасте (Москаленко, 1964). Для основной массы сайки характерно созревание самцов и самок в возрасте трех-четырёх лет при длине 16–17 см (Мантейфель, 1943; Пономаренко, 1965; Христофоров, 1978).

Следует отметить, что для сайки, обитающей в юго-восточной прибрежной части Баренцева моря и в Карском море, созревание в возрасте двух лет (1+) происходит при длине 13–14 см (Москаленко, 1964), 11–12 см (Печеник и др., 1973) или даже 7.5–10.5 см (Кисилева, 1940). Для 1967–1970 годов показано, что в Баренцевом море среди рыб длиной 13 см доля неполовозрелых особей составляла 88.0 %, при длине 16 см – 47.9 %, 22 см – 0.9 %, при этом средний возраст полового созревания равен 4.2 года (Шлейник, 1979). Но интенсивный промысел в 1970–1980 гг. привел к омоложению новоземельской сайки, в связи с этим нерестовая часть популяции состояла из впервые созревающих особей длиной 12–16 см в возрасте двух-трех лет (Боркин, 1990). В 2016 году в восточной части Баренцева моря основа популяции

по численности и биомассе была представлена урожайным поколением сайки 2015 г. в возрасте 1+, среди которых доля созревающих рыб с гонадами III стадии зрелости достигала 30.9 %, что свидетельствует об увеличении темпов созревания молоди сайки по сравнению с прошлыми годами (Состояние ..., 2017). В Чукотском море и море Бофорта сайка впервые нерестится при длине (по Смитту – *FL*) около 12.5 см в возрасте трех лет (Frost, Lowry, 1983).

Т а б л и ц а 4

Доля особей с гонадами разных стадий зрелости в возрастных группах сайки *Boreogadus saida* моря Лаптевых в 2014 г., %

Пол	Северо-восточная часть моря					Юго-западная часть моря					
	Стадии зрелости рыб					Стадии зрелости рыб					
	VI–II	II	II–III	III	IV	VI–II	II	II–III	III	III–IV	IV
	Трехлетки*										
Самки	35.4	8.3	1.0	2.1	–	6.2	15.0	0.9	7.1	–	–
Самцы	20.8	8.3	4.3	19.8	–	17.7	10.6	–	35.4	–	1.8
	Четырехлетки										
Самки	30.5	3.4	–	11.9	–	8.1	4.0	2.7	27.0	–	–
Самцы	30.5	–	–	22.0	1.7	8.1	1.4	1.4	45.9	–	1.4
	Пяти- и шестилетки										
Самки	71.4	–	–	–	–	2.8	2.8	–	49.5	–	–
Самцы	14.3	–	–	14.3	–	3.7	–	–	42.0	0.9	–
	Семи- и восьмилетки										
Самки	100 (6+)	–	–	–	–	–	4.7	–	66.7	–	–
Самцы	–	–	–	–	–	–	–	–	23.8	4.8	–

*Количество ювенальных особей в данной возрастной группе – 5.3 %, отмечены на юго-западе моря.

Необходимо указать, что на юго-западе моря Лаптевых в 2014 г. практически вся сайка в возрасте пяти-восьми лет была представлена особями с половыми продуктами III стадии зрелости (около 90 %), в то время как на северо-востоке большинство рыб этих возрастных групп имели гонады стадии VI–II, т. е. периода посленерестового восстановления.

Таким образом, половая зрелость у сайки моря Лаптевых наступает частично уже после второго лета ее жизни в возрасте 1+, большинство же особей созревает при длине 13–17 см в возрасте трех-четырёх лет. Среди двухлеток (1+) половозрелые особи составляют всего лишь 13 %. Начиная с возраста 2+, на юго-западе моря Лаптевых прослеживается тенденция увеличения генеративного потенциала популяции сайки по сравнению с северо-востоком.

Глава 3

АКТИВНЫЙ ОБМЕН И МЕТАБОЛИЧЕСКИЙ ДИАПАЗОН У РЫБ, ОБИТАЮЩИХ В ПОЛЯРНЫХ ОБЛАСТЯХ МИРОВОГО ОКЕАНА

При исследовании энергетики пойкилотермных водных организмов одной из ключевых и сложных задач является определение скорости активного обмена, поскольку помимо энергетических потребностей на поддерживающий обмен, основные затраты энергии у животных связаны с двигательной активностью. Особенно актуальным это становится при исследовании процессов метаболизма у полярных пойкилотермных животных, обитающих в относительно узком диапазоне низких температур, имеющих низкую скорость стандартного обмена и ограниченный аэробный размах активности. Закономерно возникает вопрос, как холодноводные эктотермные организмы могут поддерживать максимальные аэробные скорости активного обмена и не могут ли рассматриваться низкие температуры, как фактор “давления” на функции их метаболизма.

Первыми физиологами, которые и поставили этот вопрос, были сторонники теории метаболической компенсации П. Шоландер и коллегами (Climatic ..., 1953) и Д. Уолшлаг (Wohlschlag, 1964). Но наблюдаемая этими учеными адаптивная компенсаторная реакция полярных видов, направленная на поддержание при низких температурах более высоких скоростей энергетического обмена, чем у видов из умеренных и тропических широт, может осуществляться при определенном состоянии организма, возникающем при кратковременных наблюдениях в острых экспериментах. Очевидно, чтобы понять энергетику холодноводных морских эктотермных организмов, необходимо определить зависимость между скоростью минимального поддерживающего жизнедеятельность обмена и максимальной скоростью активного обмена.

В настоящее время существует довольно много работ, посвященных исследованию морфофизиологических и биохимических особенностей полярных видов рыб, по содержанию и свойствам гемоглобина (DeVries, 1988; Johnston et al., 1988; Pörtner et al., 2007), биохимической структуре антифризов (Johnston, 1989; Zimmermann, Hubold, 1998; Fields, DeVries, 2015), гематологическим показателям (O'Brien, Sidell, 2000; Peck, 2002; Pörtner, 2002), строению и функциональным особенностям дыхательных структур (Cheng, Detrich, 2007; Muscle ..., 2003; Evolutionary ..., 2011; Adaptations ..., 2015), а также по кинематике их плавания (Webb, 2002; Steinhausen et al., 2010). Решение всех этих вопросов не может быть успешным без знания скоростей активного обмена у рыб, полученных как в экспериментальных условиях, так и в естественной среде.

Традиционно полярные виды рыб рассматривают как организмы с ограниченной физиологической деятельностью из-за низких температур обитания (Clarke, Johnston, 1996; Zimmermann, Hubold, 1998). Полагают также, что полярные, особенно антарктические, виды рыб и беспозвоночных характеризуются умеренным уровнем двигательной активности, а, следовательно, и более низкими максимальными скоростями движения (Pörtner, 2002). Однако результаты детальных экологических исследований в экспериментальных наблюдениях, проведенных на месте обитания и при длительной акклимации, и полевых работ показывают большую вариабельность образа жизни и разнообразное поведение рыб, обитающих в полярных океанах (Андряшев, 1986, 2003; Андряшев и др., 1980; Clarke, 1983; Eastman, Clarke, 1998; Eastman, 2005 и др.).

Ихтиофауна обеих полярных областей Земли (Арктики и Антарктики) представлена почти всеми морфотипами рыб, за исключением, возможно, только скумбриевидных форм тела (Андряшев, 1986, Zimmermann, Hubold, 1998). Это означает, что скорости активного обмена у рыб разной естественной подвижности будут различаться в значительной степени в зависимости от особенностей обитания вида. Поскольку именно экологические различия в первую очередь определяют уровень активного обмена (Винберг, 1956).

А.П. Андряшев (1986) отмечает особый морфоэкологический класс жизненных форм антарктической фауны рыб – криопелагические виды, к которым относятся активно плавающие рыбы, живущие почти постоянно при температуре воды на грани замерзания и в большем или меньшем контакте с припайным и дрейфующим льдом, который используется ими как убежище от хищников и для откорма ледовыми ракообразными (например, представители нототениевых рыб – малый *Pagothenia brachysoma* и большой *Pagothenia borchgrevinki* широколобики). В арктических морях эту экологическую нишу занимают тресковые рыбы – сайка *Boreogadus saida* и черная, или ледяная треска *Arctogadus glacialis*, которые образуют массовые подледные скопления в Полярном бассейне вплоть до северного полюса (Андряшев и др., 1980).

Анализ двигательной активности рыб Баренцева моря. Исследованные нами рыбы разных экологических групп [атлантическая треска *Gadus morhua* L., полосатая зубатка *Anarhichas lupus* L., атлантическая длинная камбала *Glyptocephalus cynoglossus* (L.) и морская камбала *Pleuronectes platessa* L.] показывают значительные отличия в скоростях энергетического обмена (рис. 12), что, по-видимому, в первую очередь связано с различиями в образе жизни этих видов и доказывает существование относительно постоянной зависимости между обменом покоя и максимальной скоростью аэробного метаболизма. Наименее подвижны камбалы, отличительными особенностями которых являются оседлый образ жизни, приуроченность к узколокальным районам обитания, хотя они и совершают сезонные перемещения

с мест зимнего пребывания на летние пастбища, а также передвигаются на нерестилища в период размножения. В более высокие горизонты камбалы поднимаются обычно лишь при миграциях (причем плавание осуществляется с помощью волнообразных движений спинного и анального плавников), они ведут донный образ жизни, закапываются в грунт, приспособившая при этом свою окраску к фону субстрата.

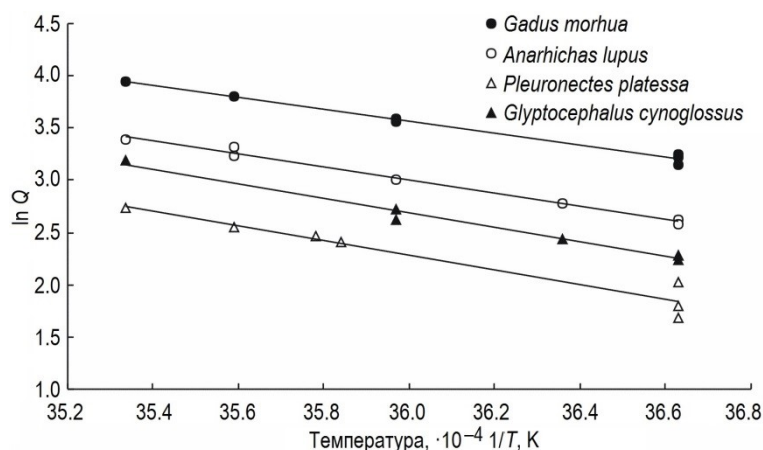


Рис. 12. Зависимость скорости энергетического обмена Q ($\text{мг O}_2 \cdot \text{ч}^{-1}$) от температуры у различных по экологическим особенностям обитания видов рыб в полулогарифмической системе координат по Аррениусу

У зубаток форма тела торпедообразная, несколько сжата с боков; тип движения всех зубаток близок к угреобразному. Большая гибкость тела зубаток свидетельствует о том, что скорость движения в общем невелика, но для них характерны довольно быстрые короткие рывки. Плавают *Anarhichas lupus* обычно над самым дном (на высоте 20–40 см от него) и редко на высоте 1–2 м; отдыхая на грунте, рыба “пригибает хвост к боку, иногда посматривая, приподнимая голову” (Барсуков, 1959, с. 33).

И наконец, самая высокая скорость энергетического обмена у трески. Треску, как и многих других рыб, добываемых главным образом донными орудиями лова, называют обычно “донной” или “придонной” рыбой. В действительности же треска, в частности баренцевоморская, имеет слабую связь с дном, в открытом море она встречается преимущественно на глубине 150–250 м, а в юго-восточных районах и у побережий – до 50 м и менее (Маслов, 1952). Треска – типично стайная рыба и биологические процессы на всех этапах ее существования (питание, размножение, зимовка) проходят в пределах стай или скоплений разных размеров (Ярагина и др., 1996). Кроме того, жизненный цикл баренцевоморской трески неотделим от ее миграций. Начиная с 3–4-летнего возраста, треска совершает регулярные миграции, имеющие сезонный характер.

В целом по уровню естественной подвижности Ю. С. Белокопытин (1978) классифицирует рыб по следующим группам: подвижные рыбы – хорошие пловцы, рыбы умеренной активности и донные – малоактивные рыбы. По скоростной выносливости рыбы подразделяются на очень быстрых (тунцы, макрели), быстрых (лососи, кефали) и умеренных (осетровые, угри и камбалы) (Яржомбек, 1996). Но даже в пределах одной и той же группировки рыбы в естественных условиях движутся с различными скоростями в зависимости от вида активности (миграции, преследование, избегание, поиск пищи, резкие броски).

Так, например, еще в работе Н.А. Маслова (1968) по данным мечения была рассчитана средняя скорость движения трески в Баренцевом море, значения которой колебались в значительной степени. Наиболее надежные результаты получены при объединении данных для интервалов, не превышающих двух месяцев между мечением и выловом, т. е. при условии, когда сроки между датами мечения и повторной поимки невелики. Рассчитанная нами по этим данным средняя скорость передвижения трески размером 40–60 см составляла $9.7 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$, а для рыб 60–80 см – $10.8 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$.

Весьма различна скорость движения трески во время кормовых и нерестовых миграций. Результаты мечения показывают, что наиболее высокая скорость движения трески наблюдается в течение нерестовых миграций (Маслов, 1968). При движении меченой трески из различных районов Баренцева моря к местам нереста у Лофотенских островов скорость может достигать $17.6 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$ (табл. 5). Отметим, что эти значения могут быть и более высокими, поскольку, как отмечает Н. А. Маслов (1968), средние скорости следует считать минимальными, так как неизвестно, когда треска начала мигрировать к Лофотенским островам и когда достигла конечной точки миграции, а интервал между мечением и выловом – это только время, за которое треска прошла весь путь.

Рассчитывая скорости движения трески в Баренцевом море по результатам мечения, к такому же выводу приходит В. П. Пономаренко (1960). Им показано, что в течение нерестовых миграций половозрелая треска длиной 80–90 см двигалась со средней скоростью $10.7 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$, но поскольку пройденный рыбами путь принимался за прямой отрезок, а количество суток отражало лишь время между мечением и выловом, то фактическая скорость движения трески, несомненно, должна превышать расчетную. Установлено, что треска движется к мурманским нерестилищам с более низкими скоростями, чем при движении ее на нерест из открытых частей моря к Лофотенским островам. Итак, вблизи берегов треска движется медленнее, чем в открытых частях моря, в основном это относится к миграционным путям на восток. Движение отнерестившихся рыб в восточном направлении характеризуется наименьшей скоростью – от 0.7 до $5.6 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$ (Глебов, 1963).

**Скорость миграций атлантической трески *Gadus morhua*
по результатам мечения (рассчитано по: Маслов, 1968)**

Пройденное расстояние, миля	Время между мечением и поимкой, сут.	Средняя скорость	
		миль·сут. ⁻¹	см·с ⁻¹
Перемещение рыб из Баренцева моря к местам нереста у Лофотенских островов			
880	113	7.8	16.7
600	73	8.2	17.6
750	95	7.9	16.9
750	145	5.2	11.1
540	81	6.7	14.3
550	93	5.9	12.7
840	139	6.0	13.0
900	124	7.3	15.6
900	143	6.3	13.5
960	167	5.7	12.3
Перемещение рыб в восточном направлении летом			
100	41	2.4	5.1
80	26	3.1	6.6
80	32	2.5	5.4
100	22	4.5	9.6
65	31	2.1	4.5
55	21	2.6	5.6
90	31	2.9	6.2
290	106	2.7	5.8
275	107	2.6	5.6
300	117	2.6	5.6

Миграции “мойвенной” трески от берегов проходят в основном в восточном направлении, главным образом у берегов Мурмана, но некоторые меченые особи вылавливаются и в открытом море. Скорость неполовозрелых рыб несколько меньше при движении к берегам (табл. 5), чем в обратном направлении, что можно объяснить медленным передвижением косяков мойвы к берегам, за которыми и движется эта треска (Глебов, 1963). Максимальная скорость движения “мойвенной” трески к берегам была 9.3 см·с⁻¹, а от берегов – 11.4 см·с⁻¹. Таким образом, при погоне за мойвой (сельдью или песчанкой) во время весенних подходов к берегам скорость движения трески нельзя сравнить со скоростью рыб, перемещающихся из самых отдаленных участков моря на нерест к норвежским берегам (Маслов, 1968).

Анализ средних скоростей передвижения трески в весенние и летние месяцы указывает на их большую изменчивость – от 4.5 до 9.6 см·с⁻¹ (табл. 5). В это время рыба переходит из одного района в другой в поисках пищи или уходит из мест, которые становятся

неблагоприятными для них. Значительные колебания скорости движения трески во время нагульных миграций обусловлены поведением трески, которая или активно преследует пищевые объекты или же, наоборот, усиленно откармливается различными видами ракообразных и прочими малоподвижными гидробионтами (Winger et al., 2000).

По данным В.П. Пономаренко (1960), расчетная средняя скорость движения трески длиной 50–60 см во время зимовальных миграций составляет $5.8\text{--}6.4 \text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$.

Г. А. Роуз (цит. по: Physiology ..., 1995) наблюдал за ньюфаундлендской треской во время весенних миграций в районы нагула, используя высокочувствительные гидролокаторы. Крейсерская скорость (скорость движения, достигаемая при наименьшем расходе “топлива” и составляющая примерно 60–80 % максимальной скорости) движения трески в течение этих миграций была обычно $10\text{--}20 \text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$ и редко достигала $30\text{--}50 \text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$. Интересно отметить, что по результатам экспериментальных работ этих исследователей, треска при плавании в туннельных респирометрах всегда показывала скорость выше $30\text{--}50 \text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$.

Что касается криопелагического вида сайки, то в местах с устойчивыми и мощными течениями она перемещается относительно быстро. Например, в основной струе течения Литке от пролива Маточкин Шар до южной части Новоземельского мелководья устойчивых промысловых скоплений не образуется и сайка распределяется в толще воды, перемещаясь со скоростью более $30 \text{ миль}\cdot\text{сут.}^{-1}$ (Печеник и др., 1973). Скорость передвижения составляет при этом $64.3 \text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$. Поскольку в данном случае определялось расстояние и время прохождения его сайкой, следует отметить, что такие высокие скорости возможно являются следствием пребывания рыб время от времени в струе течения при сохранении статичного положения.

Для мойвы, являющейся стайным видом, оптимальные скорости плавания составляют $1.5\text{--}1.7 L\cdot\text{с}^{-1}$, а максимальные ($U_{\text{крит.}}$) – $3 L\cdot\text{с}^{-1}$ (Behrens et al., 2006), где L – длина тела особи.

А вот помеченные особи синей зубатки *Anarhichas denticulatus* в Баренцевом море проходили расстояние от 120 до 610 км со средней скоростью $1.6\text{--}3.1 \text{ км}\cdot\text{сут.}^{-1}$ ($1.9\text{--}3.6 \text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$) (Шевелев, 1984).

Средняя скорость передвижения пятнистой зубатки *Anarhichas minor* во время нагульных и зимовальных миграций невелика и составляет в среднем около $1.7 \text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$, при ее колебании у отдельных особей от 0.2 до $28.5 \text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$, но в течение нерестовой миграции пятнистые зубатки передвигаются уже более равномерно и с более высокой средней скоростью – $3.0 \text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$ (Барсуков, Шевелев, 1986). Протяженность и скорость миграций рыб длиной 50–80 см значительно меньше, чем у рыб длиной 81–115 см (Барсуков, Шевелев, 1986).

Миграции полосатой зубатки короче по сравнению с миграциями синей и пятнистой зубаток, ее максимальная протяженность достигает

у Исландии 204–926 км, у о. Ньюфаундленд 389–982 км, в Баренцевом море 848 км (Шевелев, 1984). Средняя скорость передвижения полосатой зубатки составляет $2.2 \text{ км} \cdot \text{сут.}^{-1}$, а максимальная скорость – $19 \text{ км} \cdot \text{сут.}^{-1}$ (Барсуков, Шевелев, 1986).

М. Джоблинг (Jobling, 1995) в своем обзоре приводит данные по скорости плавания морской камбалы *Pleuronectes platessa*, полученные как в экспериментальных, так и в естественных условиях. Оптимальные скорости плавания в эксперименте были близки к значениям максимальных скоростей, которые могут поддерживать рыбы, и находились в пределах от 1.1 до $1.7 \text{ L} \cdot \text{с}^{-1}$ в зависимости от температуры воды. Скорости передвижения морской камбалы во время миграций, наблюдаемых в Баренцевом море, составляли в среднем $1.2 \text{ L} \cdot \text{с}^{-1}$ (при колебаниях от 0.54 до $2 \text{ L} \cdot \text{с}^{-1}$) и оказались сходными с предсказанными оптимальными скоростями. Это указывает на то, что морская камбала может адаптироваться к стратегии плавания с оптимальными скоростями во время миграций.

Среди представителей семейства камбаловых длительные протяженные миграции совершает и гренландский черный палтус *Reinhardtius hippoglossoides*. По результатам мечения выявлено, что черный палтус за 87 сут. проделывает путь протяженностью 540 миль (Ковцова, 1990). Средняя скорость передвижения составляет при этом $6.2 \text{ миль} \cdot \text{сут.}^{-1}$, или $13.3 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$. Однако, это не предел дальности миграций палтуса. Известны случаи миграций палтуса из района Исландии в Баренцево море и обратно (Низовцев, 1974). Очень хорошим и сильным пловцом оказался атлантический палтус *Hippoglossus hippoglossus* (Linnaeus, 1758), взрослые особи которого совершают длительные кормовые миграции на континентальном шельфе Атлантики и зимние нерестовые миграции уже на больших глубинах за пределами континентального шельфа (Naug, 1990; Aerobic ..., 2014).

Скорости и затраты энергии у рыб при движении. Чтобы оценить, во сколько в энергетическом выражении обходится рыбам их движение, необходимо знать зависимости расхода энергии от скорости плавания, температуры окружающей среды и других параметров.

Наиболее выгодна крейсерская скорость движения, составляющая примерно 60–80 % максимальной скорости, но при этом расход энергии минимален (Кляшторин, 1982; Яржомбек, 1996). Показано, что при движении с такой скоростью, например, у ставриды скорость активного обмена в 3–4 раза превышает затраты энергии на основной обмен (Белокопытин, 1978). Для черноморской ставриды при непрерывном ее движении в течение 13 ч с относительно высокой скоростью ($80 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$) получены скорости общего обмена по потреблению жира, превышающие скорости стандартного обмена в энергетическом эквиваленте (ккал) в 4.2 раза (Биоэнергетика ..., 1990).

Дж. Бретт в своих фундаментальных работах по активному обмену нерки провел большое количество экспериментов, взяв за основу

скорость, с которой рыбы плавали без утомления в течение 1 ч (Brett, 1971, 1976). Максимальная скорость, с которой рыба плывет в течение 1 ч, была названа критической ($U_{\text{крит.}}$). И именно при этой скорости наблюдается максимальное потребление кислорода.

В ряде работ (Кляшторин, 1982; Яржомбек, 1996; Webb, 2002 и др.) использовано введенное понятие “критическая скорость” и показано, что с его помощью можно стандартизировать условия проведения экспериментов с разноразмерными рыбами и сравнивать величины их энергозатрат. И, кроме того, решить некоторые вопросы об основных гидродинамических свойствах вышеуказанного изгибающегося, или волнистого (ундуляционного) плавания.

Необходимо отметить, что почти во всех исследованиях скорость плавания рыб выражается обычно в длинах тела в секунду ($L \cdot c^{-1}$), а не в сантиметрах в секунду ($cm \cdot c^{-1}$), поскольку корреляционный анализ данных показал, что средние скорости плавания каждой рыбы, определенные в длине тела в секунду, не зависели от длины тела (коэффициент корреляции $r = 0.02$), но достоверно увеличивались с длиной тела, если были выражены в сантиметрах в секунду ($r = 0.73$) (Vjörnsson, 1993).

Интересные данные получены в экспериментах с пикшей, средняя скорость плавания которой составляла $0.21 L \cdot c^{-1}$ при температуре $6 \text{ }^\circ\text{C}$ и $0.34 L \cdot c^{-1}$ при $10 \text{ }^\circ\text{C}$, но когда рыбы помещались в бассейн, где находились пищевые объекты с низкой плотностью распределения, то скорость движения у них возрастала до критической – $1.3 L \cdot c^{-1}$, но в процессе питания скорость опять снижалась до $0.6 L \cdot c^{-1}$ (Jobling, 1995).

Таким образом, крейсерская скорость $U_{\text{крит.}}$ представляет собой оптимальную скорость прохождения рыбами стайерских дистанций (Яржомбек, 1996).

По данным Г. Дутти (Duthie, 1982), который исследовал активный обмен трех видов камбаловых (речной, лиманды и малоголовой камбалы), оптимальные скорости плавания близки по величине к критическим. Для морской камбалы также отмечается тесная взаимосвязь между критической и оптимальной скоростями (Webb, 2002). Это указывает на то, что аэробный метаболический размах у камбал позволяет им плавать с наиболее экономичной скоростью и не слишком быстро. Работы по мечению отдельных особей морской камбалы акустическими метками (The movements ..., 1978) позволили зарегистрировать реальные скорости движения рыб в море, которые в среднем составили $1.13 \pm 0.14 L \cdot c^{-1}$ и оказались очень близкими к экспериментальным данным.

Расстояния большой протяженности рыбы могут преодолевать с марафонскими скоростями, которые несколько меньше, чем скоростные броски и соответствуют максимальным скоростям потребления кислорода, определяющим верхние пределы скоростей активного обмена. Следует отметить, что необходимо различать максимальные рывковые скорости и максимальные длительные, спокойные скорости (это, вероятно,

максимально устойчивые или крейсерские скорости), а в режиме длительного плавания они называются продолжительными. Самые высокие скорости плавания, которые рыбы способны выдержать, называются “бросковыми”, т. е. максимальные скорости во время бросков. Такие высокие скорости поддерживаются очень короткий период времени, обычно менее 20 с, и снабжение энергией при таком плавании осуществляется за счет анаэробного метаболизма, поскольку дыхательной системы и системы кровообращения уже недостаточно для обеспечения организма требуемым количеством кислорода, а возникающая при таких бросках кислородная задолженность компенсируется путем последующей гипервентиляции (Jobling, 1995).

Анализ литературных данных по скорости плавания рыб показал, что величины $10 L \cdot c^{-1}$ для максимальных скоростей во время бросков и $2 L \cdot c^{-1}$ для умеренных длительных скоростей (неутомляющих) являются приемлемыми и обоснованными оценками для взрослых рыб.

Экспериментальными исследованиями Дж. Блэкстера и У. Диксона (Blaxter, Dickson, 1959) установлено, что представители семейства Gadidae могут проплыть со средней максимальной скоростью до состояния утомления расстояние, равное 130–300 собственных длин тела, в то время как сельдь *Clupea harengus* – 1100, атлантическая скумбрия *Scomber scombrus* – 300, а кумжа *Salmo trutta* – 500–1000.

Исследуя максимальные скорости плавания донных видов рыб (американской бельдюги *Macrozoarces americanus*, атлантического бычка-волосатки *Hemitripterus americanus*, длинношипого керчака *Myoxocephalus octodecimspinosus* и зимней камбалы *Pseudopleuronectes americanus*), Ф. Бимиш (Beamish, 1966) показал, насколько выносливы эти виды при различных максимальных скоростях.

Движение рыб с максимальными скоростями часто сопровождается толчками (бросками). Рыбы при достижении максимальной скорости как бы наталкиваются на преграду, и снижение скорости движения перед очередным броском происходит приблизительно за короткий промежуток времени, но при этом еще нельзя говорить об утомлении, так как проходит очень мало времени. От того, как часто рыбе приходится пользоваться максимальными скоростями (при испуге, преследовании), зависело изменение ее формы в эволюционном развитии (Матюхин, 1973). Способность к очень быстрым рывкам при плавании оказалась практически одинаковой у мелких и крупных особей (при условии измерения скорости движения рыб в длинах тела в секунду) (Nochachka, Somero, 2002). А способность к аэробному плаванию в этих же единицах оказывается меньше у более крупных рыб. Различия в мощности гликолиза в белых мышцах объясняется тем, что более крупные рыбы должны затрачивать на плавание дополнительную энергию. Важное значение такой зависимости, вероятно, связано с особенностями

взаимоотношений хищника и жертвы, именно в этой ситуации способность к быстрым броскам часто играет решающую роль.

Одним из основных факторов, влияющих на максимальную скорость плавания рыб, является температура окружающей среды, причем тренд этого влияния проявляется таким образом, что скорость плавания с повышением температуры увеличивается до определенного максимума и затем уже снижается при более высоких температурах. Оптимальная температура для пиковых значений скорости плавания очень часто зависима от конечных выбираемых температур, так, например, для трески *Gadus morhua* она была определена в 13.9 °C (Schurmann, Steffensen, 1992; Hochachka, Somero, 2002). Можно ожидать, что температурный оптимум максимальной скорости плавания трески будет наблюдаться при конечных выбираемых температурах.

Изучению специфических особенностей движения антарктических видов рыб при экстремально низких температурах посвящен большой ряд исследований (Johnston et al., 1988; Johnston, 1989; Zimmermann, Hubold, 1998; O'Brien, Sidell, 2000; Peck, 2002; Pörtner, 2002; Muscle ..., 2003).

К настоящему времени накоплен значительный опыт по изучению затрат энергии при плавании придонных и криопелагических антарктических рыб различными способами движения. В основу таких расчетов положены многочисленные данные о скоростях, которые показывают рыбы различных видов как при крейсерских, так и при бросковых режимах плавания (табл. 6).

Т а б л и ц а 6

Скорости движения антарктических видов рыб

Вид (экологический статус)	T , °C	W , г	L , см	V , см·с ⁻¹	V , L·с ⁻¹	Литературный источник
<i>Notothenia neglecta</i>	1–2	–	31	–	0.8	Johnston, 1989
(придонный)	0–1	190.0±26.2	20.7±1.8	–	1.0	Johnston et al., 1991
<i>Pagothenia borchgrevinki</i>	0	20.0	14.0	35.0	2.5	Forster et al., 1987
(криопелагический)	0	100.0	23.0	41.4	1.8	Montgomery, Macdonald, 1984
		–	22.5	40.0	1.8	

ПРИМЕЧАНИЕ. T – температура воды, W – масса тела, L – длина тела, V – скорость движения.

Известно, что существует в основном два главных способа движения рыб: ундуляционное (для костистых рыб) – это волнообразные изгибы тела путем последовательного сокращения мышечных волокон туловища и хвоста, при этом рыба отталкивается от окружающей водной

среды, изгибая свое тело, напоподобие змеи (Матюхин, 1973); весельное (для большинства рыб), при котором движителем являются плавники.

Для большинства придонных видов антарктических рыб (особенно представителей нототениевых) свойственно медленное плавание над дном моря с использованием грудных веерообразных плавников, так называемое “губанообразное” движение (Johnston, 1989). Такое продолжительное медленное плавание способствует более рациональному расходованию энергетических ресурсов (Андрияшев, 2003). Максимальная скорость при таком способе плавания у *Notothenia neglecta* длиной тела 31 см составляет всего лишь $0.8 \text{ L}\cdot\text{c}^{-1}$ (табл. 6). Миотомы *Notothenia neglecta* состоят из сократительных волокон очень большого диаметра (80–450 мкм), что ограничивает быстрое рывковое движение до нескольких относительно резких хвостовых движений (Johnston, 1989).

Пелагическая молодь придонных видов антарктических рыб, а также некоторые пелагические взрослые рыбы при плавании с крейсерскими скоростями используют так называемый “ставридообразный” способ движения. И если средняя скорость плавания большого широколобика *Pagothenia borchgrevinki* длиной тела 22.5 см была всего лишь $0.6 \text{ L}\cdot\text{c}^{-1}$ (Wohlschlag, 1964), то крейсерская – $2.15 \text{ L}\cdot\text{c}^{-1}$ (The aerobic ..., 1987).

Функции мышц и низкие температуры. Некоторые виды рыб, обитающие при низких температурах, могут компенсировать устойчивую максимальную мышечную деятельность, и поэтому максимальные длительно-спокойные скорости плавания у полярных (арктических и антарктических) рыб и представителей умеренных широт сходны по значениям. Колебания скорости плавания у рыб умеренной активности обычно находятся в пределах от 1.4 до $2.6 \text{ L}\cdot\text{c}^{-1}$ (Johnson, Bennet, 1995). Анализ имеющихся литературных данных по максимальной длительно-медленной скорости плавания антарктических рыб показал, что их значения находятся в пределах от 0.8 до $2.5 \text{ L}\cdot\text{c}^{-1}$ (табл. 6). Такой вид скорости называют еще неутомляющей скоростью плавания, и именно при таких режимах мышечной работы происходят длительные миграции рыб, как, например, лососевых рыб, которые могут значительное количество дней плыть с такой скоростью – $1\text{--}2 \text{ L}\cdot\text{c}^{-1}$ (Яржомбек, 1996). Но что касается максимальных скоростей во время бросков, т. е. максимальных мгновенных возможностей рыб, то компенсации при этом не наблюдается (Johnston et al., 1991).

Длительное медленное плавание у рыб обеспечивают сокращения тонких боковых полосок из красных мышечных волокон тонического типа (Nochachka, Somero, 2002), обладающих выраженной способностью к аэробному метаболизму. В периоды быстрого передвижения при рывках используется представленная белыми волокнами масса мускулатуры, которая зависит от анаэробного гликолиза. И если аэробное плавание при низкой и умеренной активности у антарктических рыб успешно

компенсируется, то данные по анаэробной деятельности показывают небольшую компенсацию, и быстрое движение рывками ограничивается у этих рыб размерами высокоэнергетических фосфатов (Реск, 2002). Таким образом, аэробные и анаэробные возможности плавания у антарктических рыб ограничены, но успешная компенсация может достигаться в случае низкой и умеренной активности (Реск, 2002).

Результаты экспериментов показывают, что у рыб и у млекопитающих наблюдается разделение функций мышечных волокон. Красные волокна в основном используются при легкой или умеренной работе, белые же начинают функционировать при тяжелой работе, а волокна промежуточного типа обладают свойствами как белых, так и красных волокон (Ночачка, Somero, 2002). Таким образом, белые волокна можно назвать “быстрыми” и функционирующими при движении рыб с высокими крейсерскими и максимальными скоростями, а красные – “медленными”, используемыми при медленных скоростях плавания (Johnston, 1989).

Компенсация длительного плавания у антарктических рыб достигается за счет увеличения числа митохондрий в мышцах (Johnston et al., 1988).

Низкие скорости потребления кислорода и активности АТФ-генерирующих ферментов у глубоководных пелагических организмов отражают также пониженную двигательную активность. Показано, что связь между концентрацией протеинов в белых мышцах и скоростью потребления кислорода может быть очень высокой (Torres, Somero, 1988).

При созревании гонад содержание липидов в печени и мышцах нототениевых рыб снижается. На примере результатов экспериментальных работ по голоданию с чешуйчатым трематомом *Trematomus eulepidotus* показано, что высокоантарктические нототениевые виды рыб могут выдерживать длительные периоды недостатка пищи из-за пониженной скорости энергетического обмена. Нототениевые виды рыб имеют низкие концентрации гликолитических ферментов. Концентрация и состав антифризных структур у рыб зависят от температуры воды, глубины обитания вида, уровня активности и образа жизни. Медлительные и донные виды имеют количество антифризов даже больше, чем им необходимо в их естественной среде обитания. Концентрация антифризов у более активных видов рыб, таких как бенто- и пелагические, являются специализированными для окружающей температуры воды и глубины обитания вследствие метаболических расходов на синтез этих антифризов – гликопептидов и пептидов (Wöhrmann, 1998).

Энергетические расходы на плавание. Если обмен покоя представляет собой затраты энергии на поддержание жизнедеятельности организма (работа внутренних органов, сердечно-сосудистой и выделительной систем и пр.) при отсутствии движения, то активный обмен – это энергия, расходуемая организмом на внешнюю мышечную работу, движение.

В значительном количестве работ обсуждаются различия в терминологии, которой пользуются при анализе обменных процессов у рыб представители канадской школы исследователей и отечественной. Разность между скоростью общего (или активного, по терминологии канадцев) обмена и скоростью стандартного Ф. Фрай (Fry, 1947) называет размахом активности ($Q_{\max}-Q_{\text{stand}}$), т. е. то, что представители отечественной школы определяют как активный обмен. Как справедливо отмечал А. А. Яржомбек (1996), “более продуктивно выражать общий обмен при плавании в виде суммы рутинного обмена и трат на плавание, а сами траты на плавание – в виде степенной функции скорости” (с. 39), ссылаясь на исследователей отечественной школы. Тем более, что при расчетах затрат энергии на движение используется всегда величина общего обмена.

Таким образом, увеличение скорости энергетического обмена от состояния покоя к состоянию при максимальной нагрузке называется размахом метаболической активности, или метаболическим диапазоном (Fry, 1947). Здесь мы имеем дело с максимальной скоростью потребления кислорода. У всех пойкилотермных животных скорость стандартного обмена тесно связана со скоростью активного обмена через почти неизменяемый метаболический диапазон (Fry, 1957). Активный обмен обычно измеряется на грани образования кислородной задолженности, т. е. при максимальном аэробном метаболизме.

Основной мерой оценки эволюционной значимости активного обмена является не его абсолютная величина, а соотношение скоростей основного и активного обменов (Ивлев, 1959). Таким образом, более важными являются количественные данные, показывающие, во сколько раз скорость активного обмена может превышать скорость основного. По мнению В. С. Ивлева, относительная величина активного обмена, связанная с двигательной способностью животного, является тем основным функциональным звеном, приспособительное значение которого нашло отражение в ходе эволюционного процесса.

Тщательно выполненными и в методическом аспекте пионерскими работами можно назвать эксперименты Ф. Фрая (Fry, 1947). Они показывают, что при максимальной скорости движения золотых рыбок со средней массой тела 3.8 г скорость активного обмена превышает скорость обмена покоя не более чем в 2 раза. Активный обмен у лососевых рыб превышает основной в 4–8 раз, а у малоподвижной золотой рыбки – в 2 раза (Винберг, 1956).

Данные по активному обмену у морских видов рыб при различных скоростях движения и при разных температурах приведены в табл. 7.

Энергозатраты при движении, как правило, зависят от размеров тела и от способов передвижения. Общеизвестно, что быстро движущийся организм крупных размеров расходует больше энергии, чем небольшой и передвигающийся медленно. Для кратковременных, но быстрых

движений также требуется больше энергии, чем для более спокойного плавания. Например, при бросковых движениях развиваются такие высокие скорости, что энергозатраты превышают пределы диапазона максимального потребления кислорода и покрываются уже за счет анаэробных процессов (Кляшторин, 1982; Биоэнергетика ..., 1990). Возникающая при этом кислородная задолженность компенсируется за счет последующей гипервентиляции (Бретт, Гроувс, 1983).

Т а б л и ц а 7

**Скорости активного обмена у морских видов рыб
при различных скоростях движения и при различных температурах**

Вид (экологический статус)	$T, ^\circ\text{C}$	$W, \text{г}$	$L, \text{см}$	$V, \text{см}\cdot\text{с}^{-1}$	$V, \text{L}\cdot\text{с}^{-1}$	$Q, \text{мг O}_2\cdot\text{кг}^{-1}\cdot\text{ч}^{-1}$	Литера- турный источник
<i>Gadus morhua</i>	10.0	188.1	—	—	1.95	182.9	1
<i>morhua</i>	15.0	151.5	—	—	1.44	322.1	1
(придонно- пелагический)	8.0	1530.0	55.0	20.0	0.36	88.0±24.0	2
	8.0	1530.0	55.0	30.0	0.55	106.0±21.0	2
	8.0	1530.0	55.0	40.0	0.73	136.0±29.0	2
	5.0	—	60.0	57.0	0.95	82.6	3
	5.0	243.3±91.6	31.0	—	—	146.6±32.9	4
	10.0	371.1±124.2	32.0	—	—	197.9±34.4	4
	15.0	298.4±96.1	33.0	—	—	206.4±33.0	4
	5.0	1000.0	—	30.0	—	82.9	5
	5.0	1000.0	—	40.0	—	104.0	5
	5.0	1000.0	—	50.0	—	130.6	5
	10.0	1000.0	—	30.0	—	107.0	5
	10.0	1000.0	—	40.0	—	125.1	5
	10.0	1000.0	—	50.0	—	146.4	5
	2.0	1100.0±110.0	47.4±2.1	20.0	0.42	63.0±6.1	6
2.0	1100.0±110.0	47.4±2.1	40.0	0.84	109.3±9.6	6	
<i>Melanogrammus aeglefinus</i>	6.0	—	55.0	11.5	0.21	69.1	7
(придонно- пелагический)	13.0	—	55.0	19.0	0.34	76.2	7
<i>Melanostigma gelatinosum</i> (мезопелаги- ческий)	0.5	47.2	—	—	0.6	55.0	8
<i>Platichthys flesus</i> (донный)	10	—	25.0	20.0	0.8	89.1	9
<i>Limanda limanda</i> (донный)	15	—	25.0	20.0	0.8	137.4	9
<i>Limanda limanda</i> (донный)	5	—	25.0	20.0	0.8	86.7	9
<i>Trematomus hansonii</i> (придонный)	15	—	25.0	20.0	0.8	134.3	9
<i>Trematomus hansonii</i> (придонный)	3	50.0	—	—	0.6	32.0	10

Вид (экологический статус)	T , °C	W , г	L , см	V , см·с ⁻¹	V , L·с ⁻¹	Q , мг O ₂ ·кг ⁻¹ ·ч ⁻¹	Литера- турный источник
<i>Notothenia rosii</i> (придонный – juv., придонно- пелагический – взрослые)	3	100.0	–	–	0.6	63.9	10
<i>Notothenia angustifrons</i> (придонный)	3	30.0	–	–	0.6	107.7	10
<i>Notothenia nudifrons</i> (придонный)	3	30.0	–	–	0.6	77.2	10
<i>Notothenia neglecta</i> (придонный)	0–1	190.0±26.2	20.7±1.8	21.0	1.0	65.4	11
<i>Harpagifer georgianus</i> (донный)	3	8.0	–	–	0.6	53.6	10
<i>Clupea harengus</i> (нерито- пелагический)	9.3	128±3.6	25.5–31.0	7.7–9.3	0.3	93.0	12
<i>Scomber scombrus</i> (нерито- пелагический)	11.1	332.0–372.0	31.0–35.4	18.6–21.2	0.6	118.0	12
<i>Centropomus undecimalis</i> (пресноводный, солонатовод- ный, морской)	23±1	20.0	112.2	20.0	1.0	158.7	13
	23±1	20.0	112.2	40.0	2.0	303.6	13

ПРИМЕЧАНИЕ. T – температура воды, W – масса тела, L – длина тела, V – скорость движения, Q – скорость активного обмена. Литературный источник: 1 – Soofiani, Priede, 1985; 2 – Blaikie, Kerr, 1996; 3 – Pover ..., 2008; 4 – Schurmann, Steffensen, 1997; 5 – Webber et al., 1998; 6 – Nelson et al., 1994; 7 – Jones, 1994; 8 – Torres et al., 1979; 9 – Jobling, 1995; 10 – Morris, North, 1984; 11 – Johnston et al., 1991; 12 – Johnstone et al., 1993; 13 – Tolley, Torres, 2002.

Зависимость между скоростью потребления кислорода и максимальной активностью морской камбалы при различных температурах показана на рис. 13. Скорость плавания морской камбалы была критической, т. е. оптимальной скоростью прохождения стайерских дистанций (Яржомбек, 1996), и находилась в пределах 1.2–1.5 L·с⁻¹. Эти значения скорости близки к оптимальной скорости для камбаловых – 1.1–1.4 L·с⁻¹. Следует отметить, что для представителей камбаловых неэкономично плавать с постоянно низкой скоростью. Ей гораздо выгодней использовать стратегию плавания–отдых, что подтверждается и полевыми наблюдениями (The movements ..., 1978).

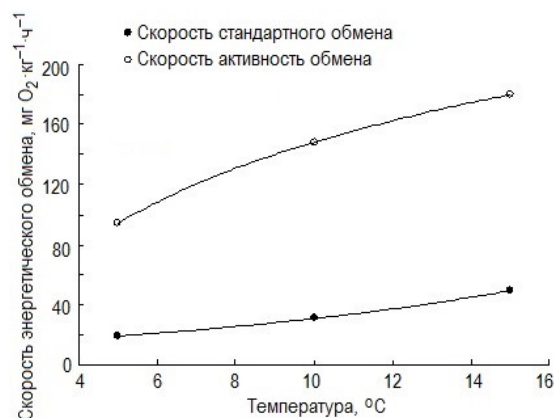


Рис. 13. Изменение скорости стандартного и активного обменов в зависимости от температуры среды у морской камбалы *Pleuronectes platessa* массой 300 г (по скорости стандартного обмена – наши данные, по скорости активного – по: Webb, 2002)

Максимальный аэробный размах активности у медленно плавающего криопелагического вида *Pagothenia borchgrevinki* и придонного *Notothenia neglecta* находится в пределах от 4 до 7 (Johnston et al., 1991), что соответствует камбалам, обитающим в высоких широтах (рис. 13) и умеренной зоне, так и тропическим видам, которые используют губанообразный тип плавания с длительно-спокойными скоростями. Таким образом, нет подтверждения тому, что максимальный аэробный размах активности у рыб сходной экологии будет различным при разных температурах обитания. Поскольку рыбы, живущие при низких температурах, имеют низкие скорости стандартного метаболизма по сравнению с тепловодными видами, то и абсолютная величина энергии, расходуемая на активность, будет также ниже. Показано, что максимальная скорость потребления кислорода на единицу объема мышечных митохондрий у антарктических рыб также ниже по сравнению с тропическими видами, что подтверждает неполную температурную адаптацию аэробных энзимов (Johnston, 1989; Johnston et al., 1991). У антарктических рыб “медленные” мышечные волокна сгруппированы в тонкие полоски, каждая из которых полностью окружена митохондриями, которые заполняют около 30–60 % объема этих волокон даже при низких скоростях плавания (Johnston, 1989).

При низких скоростях плавания рыб основная функциональная роль принадлежит активным красным мышечным волокнам (Power ..., 2008).

На основании данных по активному обмену, представленных в табл. 7, нами рассчитаны затраты энергии у морских видов рыб при плавании с различными скоростями (табл. 8). Траты на движение могут составлять разную часть от общего обмена у рыб различных экологических группировок.

Исследование всех поведенческих аспектов плавания рыб имеет большое значение и в разработке теории оптимального добывания пищи. Концепция оптимального поиска пищи, показывающая наиболее побуждающую связь между теорией и наблюдениями, заключается в том, что скорости

плавания $1-2 L \cdot c^{-1}$ должны быть идеальными для длительных крейсерских расстояний и поиска пищи в различных естественных условиях (Ware, 1978). Такие скорости и наблюдаются у северных пелагических видов рыб.

Т а б л и ц а 8

**Затраты энергии у морских видов рыб
при плавании с различными скоростями**

Вид (экологический статус)	$T, ^\circ C$	$L, \text{см}$	$V, L \cdot c^{-1}$	$Q,$ ккал $\cdot \text{кг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$
<i>Gadus morhua morhua</i> (придонно-пелагический)	10.0	–	1.95	0.62
	15.0	–	1.44	1.09
	8.0	55.0	0.36	0.30
	8.0	55.0	0.55	0.36
	8.0	55.0	0.73	0.46
	5.0	60.0	0.95	0.28
	5.0	31.0	–	0.49
	10.0	32.0	–	0.67
	15.0	33.0	–	0.70
	5.0	–	–	0.28
	5.0	–	–	0.35
	5.0	–	–	0.44
	10.0	–	–	0.36
	10.0	–	–	0.42
	10.0	–	–	0.49
<i>Melanogrammus aeglefinus</i> (придонно-пелагический)	2.0	47.4±2.1	0.42	0.21
	2.0	47.4±2.1	0.84	0.37
<i>Melanostigma gelatinosum</i> (мезопелагический)	6.0	55.0	0.21	0.23
<i>Platichthys flesus</i> (донный)	13.0	55.0	0.34	0.26
<i>Limanda limanda</i> (донный)	0.5	–	0.6	0.19
	10	25.0	0.8	0.30
	15	25.0	0.8	0.46
<i>Trematomus hansonii</i> (придонный)	5	25.0	0.8	0.29
	15	25.0	0.8	0.45
<i>Notothenia rosii</i> (придонный – juv., придонно-пелагический – взрослые)	3	–	0.6	0.11
<i>Notothenia angustifrons</i> (придонный)	3	–	0.6	0.22
<i>Notothenia nudifrons</i> (придонный)	3	–	0.6	0.36
<i>Notothenia neglecta</i> (придонный)	3	–	0.6	0.26
<i>Harpagifer georgianus</i> (донный)	0–1	20.7±1.8	1.0	0.22
<i>Chupea harengus</i> (неритопелагический)	3	–	0.6	0.18
<i>Scomber scombrus</i> (неритопелагический)	9.3	25.5–31.0	0.3	0.31
<i>Centropomus undecimalis</i> (пресноводный, солоноватоводный, морской)	11.1	31.0–35.4	0.6	0.40
	23.0±1.0	112.2	1.0	0.54
	23.0±1.0	112.2	2.0	1.0

ПРИМЕЧАНИЕ. T – температура воды, W – масса тела, L – длина тела, V – скорость движения, Q – энерготраты.

Для поддержания жизнедеятельности организма необходима энергия, образующаяся в результате основного обмена, и кратной ему величины энергии, обеспечивающей минимальную активность, необходимую для выживания в естественных условиях. Для животных критическим моментом является отношение разницы между полезной энергией пищи и энергетической стоимостью поиска и поедания пищевых организмов ко времени, требуемого на поиск и поедание. При этом оптимизация может достигаться двумя основными путями: минимизацией времени на поиск и преследование жертвы или максимизацией чистой энергии или же одновременным использованием обеих возможностей (Одум, 1986). При описании оптимизационных моделей предполагается, что чем меньше абсолютное обилие пищи, тем обширней должна быть площадь ее поиска, чтобы соотношение между поступлением энергии и ее расходом было экономным (оптимальным).

Экспериментальные работы на треске (Lapointe et al., 2006) показали, что сердечно-сосудистая система и красные мышцы работают за счет энергетических резервных источников и во время низкой пищевой обеспеченности. Небольшой объем красных мышц у трески подтверждает тот факт, что максимальные скорости потребления кислорода могут поддерживать активность даже большую, чем умеренное спокойное плавание.

При благоприятных пищевых условиях скорость активного метаболизма у планктоноядных рыб длиной 10–60 см может превышать скорость стандартного почти в 4 раза, а оптимальные скорости плавания при поиске пищи снижаются от 3.0 до $0.8 \text{ L}\cdot\text{c}^{-1}$ при увеличении длины тела от 10 до 60 см (Ware, 1978).

Таким образом, можно отметить, что в неразрывной связи между низкой и умеренно высокой мышечной активностью полярные виды рыб развивают свои особенности аэробного метаболизма, которые эквивалентны таковым у рыб, обитающих в теплых водах (Pörtner, 2002). Существует постоянная зависимость между обменом покоя и максимальной скоростью аэробного метаболизма – высокие скорости потребления кислорода в покое сопровождаются высокими скоростями активного обмена. Присутствие в экосистемах Антарктики пелагических рыб, плавающих с крейсерской скоростью (Johnston et al., 1991), показывает, что какие бы ограничения к обитанию при низких температурах морской воды не существовали, они не препятствуют экологическому успеху для многих полярных морских организмов. Очевидно, чтобы понять энергетику холодноводных пойкилотермных организмов, необходимо в первую очередь выяснять зависимость между расходом энергии при активной работе и в покое.

Глава 4

ВЗАИМОЗАВИСИМОСТЬ СОМАТИЧЕСКОГО РОСТА И ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ОБМЕНА В ОНТОГЕНЕЗЕ РЫБ СЕВЕРНЫХ МОРЕЙ

Специфика жизнедеятельности полярных морских организмов заключается в том, что они обитают при крайних значениях температурного диапазона (при низких и даже отрицательных температурах). Поэтому многие исследователи до сих пор рассматривают столь низкие температуры среды как неблагоприятные условия обитания по сравнению с условиями умеренных и тропических регионов. Однако, как известно, полярные моря являются высокопродуктивными областями Мирового океана, что указывает на существование у гидробионтов специфических биологических механизмов, способствующих не только возможности выживания, но и их относительному процветанию. Для исследователя задача состоит в том, чтобы выявить комплекс физиологических и биохимических адаптаций у полярных эктотермных организмов к существованию при низких температурах.

Основа гипотезы метаболической холодаадаптации или компенсации заключается в том, что физиологические процессы у пойкилотермных животных полярных, бореальных и тропических областей протекают с одинаковой скоростью. А поскольку низкие температуры замедляют скорость физиологических процессов, то предполагается, что процессы у полярных организмов в целом протекают быстрее, чем у видов, обитающих в умеренных широтах, если сравнения вести в градиенте температур при острых измерениях.

И, несмотря на методологическую и теоретическую критику концепции “метаболической адаптации” для полярных морских беспозвоночных и рыб (Holeton, 1974; Ивлева, 1981; Clarke, 1991, 1998, 2004; Карамушко, 2001; Metabolic ..., 2001; Clarke, Fraser, 2004), до сих пор является дискуссионным вопрос, действительно ли жизнь в полярных условиях оказалась возможной, благодаря способности пойкилотермных животных функционировать с более высокой скоростью, чем можно было бы ожидать, исходя из законов Вант-Гоффа и Аррениуса. Поскольку это положение имеет принципиальное значение при решении проблемы количественной оценки продукционных процессов у рыб северных морей, то нами ранее были выявлены основные механизмы регулирования скорости метаболизма при изменении температуры и проведен сравнительный анализ скорости метаболизма и соотношения его отдельных форм у видов из разных термических зон Мирового океана (Карамушко и др., 2004).

Полученные нами зависимости скорости метаболизма от температуры

на материале, охватывающем широкие диапазоны размеров и массы тела рыб, причем в экспериментах, исключаящих “острые опыты”, т. е. при нормальном физиологическом состоянии, показали закономерное ускорение энергетического обмена с повышением температуры и не дали достоверных доказательств в пользу теории метаболической адаптации полярных видов к низким температурам. Анализ данных по энергетическому обмену морских рыб, обитающих в высоких широтах, умеренной зоне и тропиках, показал, что зависимость “метаболизм–температура” достоверно описывалась как экспоненциальным уравнением, так и уравнением Аррениуса.

Прежнее объяснение пониженной скорости роста полярных организмов фактически и определялось гипотезой о “метаболической компенсации”, когда считалось, что из-за высокого уровня энергетического обмена уменьшается количество энергии, расходуемое на продукционные процессы – соматический и генеративный рост.

В данной главе сделана попытка выявить особенности распределения энергии на продукционные процессы у рыб. На основе собственных экспериментальных данных проведена количественная оценка соотношения между скоростями роста, энергетического обмена и потребления пищи у морских видов рыб при различных температурах, что и позволило провести расчеты энергетического баланса как по экспериментальным, так и по натурным данным.

Поскольку при любой морфофизиологической организации увеличение размеров особи представляет собой сбалансированный результат основных проявлений обмена веществ, то закономерные соотношения между показателями роста и обмена являются основой теории роста пойкилотермных организмов (Винберг, 1975). Согласно этой теории, скорость роста массы тела особи представляется в виде разности между скоростью поступления вещества (энергии) в организм и скоростью расходования вещества (энергии) в процессе жизнедеятельности. Широко применяемое в гидробиологических исследованиях балансовое равенство (Винберг, 1956) связывает главнейшие присущие всему живому “жизнепроявления”, и поэтому его можно рассматривать как проявление системного подхода к анализу роста, поскольку оно позволяет исследовать скорость весового роста ($P = dW/dt = A - Q$), скорость ассимиляции A и скорость энергетических затрат Q , а также их взаимную связь.

При составлении балансового равенства важное значение имеет определение количества вещества, затрачиваемого животным на прирост P . Вместе с затратами на энергетический обмен Q на эти процессы практически расходуется вся ассимилированная пища ($A = Q + P$). При этом P , Q и A выражаются в тех же единицах, что и масса тела W , но отнесены к единице времени.

Используя энергетические единицы, это уравнение будет иметь вид

$$R = P + Q + U,$$

где R – энергосодержание потребленной пищи за определенное время t , (ккал, кДж)/ t ; P – энергосодержание прироста массы тела, (ккал, кДж)/ t ; Q – затраты энергии на обмен в сумме с энергосодержанием конечных продуктов азотного обмена (Винберг, 1986), (ккал, кДж)/ t ; U – энергосодержание неусвоенной пищи, (ккал, кДж)/ t .

Входящие в балансовое равенство величины P , Q и A определяют по наблюдениям за ростом и питанием животных. Изначально результаты наблюдений бывают выражены в единицах массы сырого или сухого вещества, которые затем можно представить в энергетических единицах, пользуясь соответствующими энергетическими эквивалентами единиц массы тела, половых продуктов, пищи и др.

Коэффициент K_2 , отражающий эффективность использования ассимилированной пищи на рост, был использован для описания количественных связей между скоростью роста рыб и скоростью энергетического обмена веществ и рассчитывался по уравнению

$$K_2 = P/(P + Q).$$

По В. С. Ивлеву (1938, 1939) коэффициентом использования энергии второго порядка (K_2) называется отношение энергосодержания пищи ко “всей превращенной энергии”, т. е. к разности между валовой энергией пищи и “физиологически полезной энергией”.

При расчетах был использован оксикалорийный коэффициент 4.83 кал·мл⁻¹ O₂ (3.38 кал·мг⁻¹ O₂), или 13.97 Дж·мг⁻¹ O₂ органического вещества тел водных животных (Винберг, 1956).

Ниже эти вопросы рассматриваются на примере рыб, имеющих разные уровни энергетического обмена – это активно плавающий криопелагический вид – сайка *Boreogadus saida* и придонно-пелагический – атлантическая треска *Gadus morhua* L., а также донный вид – морская камбала *Pleuronectes platessa* L.

Анализ полученных экспериментальных данных по росту атлантической трески при регулярном многодневном кормлении в режиме *ad libitum* рыбным кормом (с определенным энергетическим содержанием) при разной температуре проведен по средним показателям, установленным для всех размерных групп. Здесь необходимо отметить также важность того, каким способом рассчитываются величины суточного прироста и суточного рациона R , а именно чтобы процент прироста и относительные суточные рационы были рассчитаны аналогичным путем и отнесены к средней массе за исследуемый период. Суточные рационы (R , %) были рассчитаны по формуле

$$R = 100 \{ C / [(W_1 + W_2) / 2] \} (t_2 - t_1)^{-1},$$

где C – количество пищи, потребленной рыбой за весь период, г; W_1 и W_2 – масса тела рыбы в период (дни) t_1 и t_2 соответственно, г.

При определении удельной продукции популяции значение имеет нахождение абсолютной и удельной скорости роста особей. Нами была рассчитана абсолютная скорость роста массы тела особи P , выражаемая уравнением

$$P = dW/dt.$$

Удельную скорость роста C_W массы тела особи (темп роста массы особи) за период времени $(t_2 - t_1)$ определяли по Г.Г. Винбергу (1966):

$$C_W = (\ln W_2 - \ln W_1)/(t_2 - t_1).$$

Снижение удельной скорости весового роста C_W трески с изменением массы тела показано на рис. 14. Очевидно, что при минимальной массе тела мы наблюдаем максимальные значения C_W , поскольку скорость, с которой рыба младших возрастов может накапливать в своем теле энергию (в условиях достаточного количества пищи), превышает скорость энергетического обмена (табл. 9). И если в этот период скорости физиологических процессов относительно высоки, то с возрастом и увеличением размеров тела относительные значения скоростей этих процессов снижаются, но в разной степени, что и приводит в результате к превышению скорости расходования энергии на энергетический обмен над скоростью запасаения энергии. Это объясняет, почему C_W стремится к нулю при увеличении массы тела, снижаясь пропорционально W^{1-b} , где b – показатель степени в уравнении роста массы – $dW/dt = aW^b$.

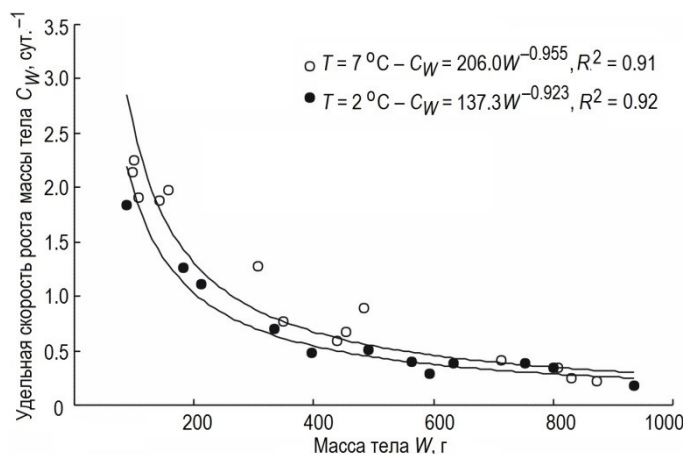


Рис. 14. Зависимость удельной скорости роста C_W трески от массы ее тела при разных температурах и кормлении в режиме *ad libitum*

Среднесуточный прирост был значителен при всех температурах, но при низких значениях коэффициента a в уравнении зависимости темпа роста трески от массы тела было меньше, что означает снижение

удельной скорости роста при низких температурах. При температуре 2 °С из-за низких значений C_W наблюдается и пониженная суточная потребность в пище (R). При возрастании температуры все значения суточных рационов трески увеличиваются с соответствующим этому повышением C_W .

На основании этих экспериментальных данных, а также значений по скорости затрат энергии в процессе обмена веществ был вычислен баланс энергии трески при разной температуре (табл. 9).

Т а б л и ц а 9

Энергетический баланс трески при разной температуре

$T, ^\circ\text{C}$	$W_{\text{ср}}, \text{г}$	$R, \text{кал}\cdot\text{сут.}^{-1}$	$A, \text{кал}\cdot\text{сут.}^{-1}$	$Q, \text{кал}\cdot\text{сут.}^{-1}$	$P, \text{кал}\cdot\text{сут.}^{-1}$	$K_2, \%$
7	97.7	4557.7	3589.5	1633.5	1956.0	54.5
	100.3	4641.0	3799.4	1667.4	2132.0	56.1
	107.5	4760.0	3716.5	1760.5	1956.0	52.6
	142.3	5831.0	4735.8	2193.0	2542.8	53.7
	156.4	7140.0	5295.5	2361.5	2934.0	55.4
	305.5	12030.9	7735.8	3990.1	3745.7	48.4
	348.0	8782.2	7030.0	4418.7	2611.3	37.1
	440.0	10936.1	7852.9	5310.1	2542.8	32.4
	453.0	14125.3	8435.2	5432.7	3002.5	35.6
	484.5	15148.7	9931.8	5726.4	4205.4	42.3
	808.2	14161.0	11288.6	8550.2	2738.4	24.2
	831.0	15470.0	10763.1	8738.6	2024.5	18.8
	872.0	13328.0	10903.5	9074.6	1828.9	16.8
	2	88.0	3094.0	2508.4	943.6	1564.8
181.7		4641.0	3914.6	1665.2	2249.4	57.5
211.0		5236.0	4219.3	1872.1	2347.2	55.6
333.9		6307.0	5029.3	2682.1	2347.2	46.7
397.7		6664.0	5336.9	3075.9	2261.0	42.4
491.0		7616.0	6073.1	3628.1	2445.0	40.3
563.8		7735.0	6194.7	4043.1	2151.6	34.7
594.2		7854.0	6235.9	4212.9	2023.0	32.4
632.5		9520.0	6771.4	4424.2	2347.2	34.7
754.0		10115.0	7913.3	5077.1	2836.2	35.8
800.6		10115.0	7961.9	5321.3	2640.6	33.2
936.0		11186.0	7579.0	6014.2	1564.8	21.0

ПРИМЕЧАНИЕ. T – температура воды, $W_{\text{ср}}$ – средняя масса тела, R – энергосодержание потребленной пищи, A – энергосодержание ассимилированной пищи, Q – затраты энергии на обмен, P – затраты энергии на рост.

При составлении энергетических балансов пойкилотермных организмов необходимо учитывать, что когда приросты устанавливаются за короткое время, в течение которого не происходит откладка яиц, показатели прироста гонад фактически включаются в величину прироста

массы тела вследствие соматического роста особи – P_s , и, следовательно, в значение K_2 , рассчитанного по уравнению

$$K_2 = P_s / (P_s + Q).$$

Когда K_2 определяют за период, на протяжении которого происходила откладка яиц или отрождение молоди, используют уравнение

$$K_2 = P_s + P_g / (P_s + P_g) + Q,$$

где общий или суммарный прирост массы тела особи P складывается из прироста массы вследствие соматического роста P_s ; прироста массы вследствие роста половых клеток и гонад или генеративного роста особи P_g (Винберг, 1986). Таким образом, последнее уравнение служит для установления K_2 по данным длительных наблюдений за ростом.

С помощью коэффициента K_2 можно количественно связывать суммарный прирост массы тела особи P со скоростью энергетического обмена Q , и, следовательно, с пищевыми потребностями животных. Из уравнения $K_2 = P / (P + Q)$ следует, что соотношение между P , Q и K_2 можно выразить в виде $P = QK_2 / (1 - K_2)$, или $P/Q = K_2 / (1 - K_2)$ (Винберг, 1986).

Как видим, скорости роста и энергетического обмена при некоторой определенной эффективности роста находятся в строгом количественном соотношении между собой. Другими словами прирост или абсолютная скорость роста особи $P = dW/dt$ при данном значении K_2 пропорционален скорости энергетического обмена Q и при постоянных значениях K_2 должен находиться в той же зависимости от массы тела, что и скорость энергетического обмена. И для целей продукционно-биологических исследований данные, характеризующие индивидуальный рост, следует рассматривать в их связи с Q .

Сопоставление значений коэффициента K_2 (табл. 9) показывает, что при различных температурах соотношение в затратах энергии на P и Q не оставалось постоянным. В условиях низких температур подавляющая часть энергосодержания пищи использовалась на рост. Повышение температуры в большей степени стимулировало окислительные процессы (скорость энергетического обмена росла), вследствие чего затраты энергии на рост постепенно снижались.

Таким образом, под влиянием температуры изменяется не только суточный рацион R , скорость энергетического обмена Q и скорость роста P , но и количественное распределение в общем балансовом равенстве. Анализ соотношения соматического и энергетического обмена при различных температурах показал, что это соотношение не остается постоянным, и в условиях низких температур большая часть энергии используется на поддержание скорости роста P . При повышении температуры расходы энергии на рост снижаются, и поэтому степень

использования пищи на рост, характеризуемая коэффициентом K_2 , была наибольшей при низкой температуре.

По нашим данным, функция энергии ассимилированной пищи $A = f(W)$ является степенной, т. е. имеет тот же вид, что и зависимость энергетического обмена от массы тела (рис. 15). И, следовательно, в процессе роста и увеличения индивидуальной массы величина энергии пищи, доступная для использования на рост и обмен и выраженная в процентах массы тела, заметно снижается.

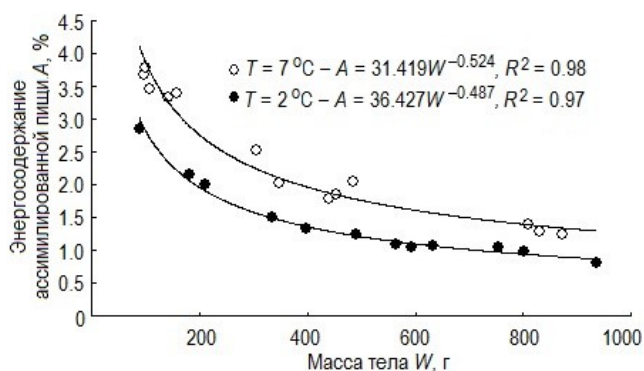


Рис. 15. Зависимость величины ассимилированной части энергии A от массы тела трески W при разных температурах

Поскольку нам по результатам эксперимента достаточно точно известны величины рациона, дыхания и прироста для трески, то исходя из балансового энергетического равенства $R = U(Q + P)$, или $R = UA$ (Винберг, 1956, 1986; Заика, 1983), мы можем выразить количество ассимилированной пищи или заключенной в ней энергии A величиной усвояемости в долях или процентах рациона R . Тогда U^{-1} будет выражать усвояемость пищи в долях от потребленного рациона, а $U^{-1} \cdot 100$ – в процентах. При температуре 7 °C рассчитанные значения усвояемости пищи для трески изменялись от 0.597 до 0.819 потребленного рациона (в среднем 0.744 ± 0.075) и при температуре 2 °C – от 0.678 до 0.843 (в среднем 0.784 ± 0.045). Полученные значения совпадают с теоретическими показателями, которые были впервые предложены в основополагающих работах по обмену и росту плотоядных рыб (Ивлев, 1939; Винберг, 1956). Было принято считать, что на выделение затрачивается в общем около 20 % энергии потребленной пищи, и если величину усвояемой части выразить в долях от потребленного рациона, то общее балансовое уравнение в его упрощенном виде – $0.8R = Q + P$ – могло быть применимо во многих случаях.

В Баренцевом море обитает одна из многочисленных популяций атлантической трески – северо-восточная, которую называют также аркто-норвежской или лофотено-баренцевоморской. Эта популяция не относится к числу наиболее интенсивно растущих (Попова, 1968;

Постолакий, 1978; Рост ..., 1996; Björnsson, Steinarsson, 2002), она растет значительно медленнее быстро растущей трески Северного моря и банки Джорджес, но несколько быстрее медленно растущих рыб Лабрадора, Большой Ньюфаундлендской банки и залива Святого Лаврентия. Более высокая скорость роста массы тела трески наблюдается для популяций, обитающих при более высоких температурах (Brander, 1994).

Для аркто-норвежской популяции трески характерна большая изменчивость характеристик линейного и весового роста, о чем свидетельствуют статистические показатели, рассчитанные по данным о средней длине и массе трески с 1950 по 1993 гг. (Рост ..., 1996) (табл. 10).

Т а б л и ц а 10

Статистические показатели данных по средней длине и массе тела трески разного возраста Баренцева моря (Рост ..., 1996)

Показатель	Возраст, лет						
	3	4	5	6	7	8	9
Длина тела L , см							
Размер ряда	45	45	45	45	45	45	45
Среднее	41.3	50.1	57.9	65.8	75.0	83.6	92.7
Медиана	41.6	50.4	58.0	65.6	75.3	83.4	92.1
Минимум	35.1	44.7	52.7	60.0	67.9	76.9	84.7
Максимум	45.5	53.6	62.2	70.9	79.9	90.1	100.0
Стандартное отклонение	2.4	2.3	2.2	2.2	2.4	2.6	3.1
Асимметрия	-0.54	-0.35	-0.41	-0.39	-0.61	0.00	0.27
Эксцесс	0.02	-0.48	0.11	0.69	0.92	0.60	0.65
Масса тела W , кг							
Размер ряда	45	45	45	45	45	45	45
Среднее	0.64	1.13	1.71	2.44	3.62	5.21	7.16
Медиана	0.65	1.14	1.68	2.43	3.58	5.18	7.08
Минимум	0.34	0.82	1.31	1.92	2.73	4.05	5.45
Максимум	0.83	1.44	2.00	3.02	4.46	6.44	8.94
Стандартное отклонение	0.10	0.14	0.17	0.22	0.32	0.48	0.65
Асимметрия	-0.64	-0.06	-0.28	0.19	0.00	0.14	0.20
Эксцесс	0.60	-0.31	-23	0.11	0.06	1.43	0.88

В отличие от прироста длины абсолютный прирост массы тела трески P с возрастом постоянно увеличивается. Наиболее высокие значения относительного прироста и удельной скорости роста C_W наблюдаются у трески в возрасте от 0+ до 2+ (табл. 11). У рыб в возрасте от 3 до 7 лет происходит стабилизация этих показателей, а от 7 до 8 лет и далее наблюдается их постепенное уменьшение. После достижения треской 9–10 лет кривые роста массы приобретают волнообразный характер (Пономаренко и др., 1996).

Показатели весового роста трески Баренцева моря, рассчитанные по материалам 1950–1993 гг. (Рост ..., 1996) и 2002–2006 гг. (Котенев и др., 2009)

Возраст, лет	1950–1993 гг.			2002–2006 гг.		
	$W_{\text{ср.}}$, Г	P , Г	C_W , ГОД ⁻¹	$W_{\text{ср.}}$, Г	P , Г	C_W , ГОД ⁻¹
1	80			52		
2	260	180	1.179	245	193	1.551
3	550	290	0.748	472	227	0.656
4	920	370	0.514	866	394	0.607
5	1400	480	0.420	1351	485	0.445
6	2100	700	0.405	1972	621	0.378
7	3090	990	0.387	2681	709	0.307
8	4360	1270	0.343	3520	839	0.272
9	5950	1590	0.310	5087	1567	0.368
10	7530	1580	0.237	7368	2281	0.371
11	9160	1630	0.197	9793	2425	0.284
12	10120	960	0.099	11893	2100	0.195
13	12780	2660	0.233	13076	1183	0.095
14	13080	300	0.023	16099	3023	0.207
15	–	–	–	21816	5717	0.304
16	–	–	–	27693	5877	0.239
17	–	–	–	32800	5107	0.169
18	–	–	–	28700	–	–

ПРИМЕЧАНИЕ. $W_{\text{ср.}}$ – средняя масса тела, P – абсолютная скорость роста массы тела, C_W – удельная скорость роста массы тела.

Анализ данных о массе тела трески Баренцева моря в возрастном диапазоне от 1 до 18 лет в 2002–2006 гг. с данными 1949–1993 гг. показал, что наблюдается сходство значений массы трески в современный период с таковой одновозрастных особей, выловленных в 1949–1980 гг., и уменьшение по сравнению с показателями 1981–1993 гг. (Котенев и др., 2009). Обнаруженные различия в темпе весового роста трески как межгодовые в 2002–2006 гг., так и географические невелики, поэтому анализ показателей роста авторы проводили по осредненным данным, которые мы и включили в табл. 11. Абсолютные приросты массы тела в исследованном возрастном интервале от 1 до 18 лет увеличивались особенно значительно с возраста 8–9 лет.

Анализ возможностей роста у трески Северного моря показал, что рыбы уже к 2-летнему возрасту показывают большой прирост массы тела – более 500 г за год (Jones, 1994). В дальнейшем удельная скорость роста C_W массы тела у этой трески продолжает увеличиваться, достигая к 4-летнему возрасту за год величин, близких к 2000 г (табл. 12).

Т а б л и ц а 12

Показатели весового роста трески Северного моря, рассчитанные по литературным данным (Jones, 1994)

Возраст, лет	$W_{\text{ср.}}$, г	P , г	P , %	C_W , год ⁻¹
1	42	523	1245.2	2.599
2	565	1121	198.4	1.093
3	1686	1946	115.4	0.770
4	3632			

ПРИМЕЧАНИЕ. $W_{\text{ср.}}$ – средняя масса тела, P – абсолютная скорость роста массы тела, C_W – удельная скорость роста массы тела.

Сопоставление удельной скорости роста C_W массы тела баренцевоморской трески с удельной скоростью роста североморской показало, что у баренцевоморской она ниже. Зависимости C_W от W в широком диапазоне масс определенно отражают аллометрию удельной скорости роста трески и описываются следующими уравнениями:

$$C_W = 41.17W^{-0.636}, R^2 = 0.72 \text{ – Баренцево море, 1950–1993 гг.};$$

$$C_W = 6.03W^{-0.351}, R^2 = 0.80 \text{ – Баренцево море, 2002–2006 гг.};$$

$$C_W = 64.95W^{-0.569}, R^2 = 0.99 \text{ – Северное море.}$$

Все полученные зависимости несомненно могут быть увязаны с балансовой моделью роста пойкилотермных организмов, исходя из этого, нами были рассчитаны годовые балансы энергии для отдельных

возрастных групп трески Баренцева моря, при этом отдельно подсчитаны доли энергии, идущие соответственно на соматический рост P_s (увеличение массы тела), энергетический обмен Q и генеративный рост P_g (формирование и вымет половых продуктов). Для сравнительного анализа были рассчитаны также энергетические балансы атлантической трески, обитающей в Северном море (табл. 13). Поскольку эффективность генеративного синтеза может быть рассчитана только косвенными методами, годовые приросты генеративных тканей P_g у рыб определялись по возрастной динамике репродуктивных характеристик (плодовитость, масса гонад и их калорийный эквивалент) (Jones, 1994; Ярагина и др., 2003). Доля энергии, обеспечивающая процессы синтеза, переноса и отложения веществ в развивающиеся гонады, а также энергия, обеспечивающая специфический синтез, происходящий в самих гонадах, входит в энергетический обмен (Шатуновский, 1980). Таким образом, учитывается лишь вещество (и его калорийный эквивалент), накопленное в гонадах (Липская, 1967).

При общем замедлении скоростей всех процессов, наблюдаемых при снижении температуры, треска Баренцева моря отличается повышенной эффективностью использования ассимилированной пищи на рост, оцениваемой по коэффициенту K_2 . Таким образом, исследования распределения вещества (энергии) между разными формами обмена у атлантической трески показали, что уровни соматического и генеративного обмена у всех возрастных групп трески Северного моря были выше, чем у трески, обитающей при температуре 2 °С (Баренцево море), но коэффициент использования ассимилированной пищи на рост был более высоким у трески Баренцева моря (табл. 13).

Полученные данные показывают, что количественное распределение энергии в общем балансовом равенстве для трески Баренцева и Северного морей значительно различается. Несмотря на более высокий темп роста и полового созревания у трески Северного моря, степень утилизации энергии на прирост соматических и генеративных тканей у нее ниже, и, следовательно, коэффициент K_2 достигает меньших значений для всех возрастных групп.

Для выявления закономерностей продукционных процессов в популяции арктического вида семейства Gadidae – сайки, нами были проведены экспериментальные исследования по влиянию температуры на скорость роста в режиме кормления *ad libitum* рыбным кормом (энергетическое содержание которого определялось перед опытом), т. е. при максимальных рационах. Результаты экспериментов показали (табл. 14), что пищевое поведение сайки было активным как при низких (0.5–2.3 °С), так и при высоких температурах (7–8 °С), из чего следует, что значения скоростей потребления пищи получены для этого вида в пределах ее экологического оптимума, обеспечивающего нормальное течение физиологических процессов. Отметим, что при постановке опытов фиксировалось индивидуальное потребление корма каждой рыбой, даже если они и содержались в группе.

**Энергетические балансы для отдельных возрастных групп
атлантической трески при температуре ее обитания**

Возраст, лет	W , г	P_s , ккал·год ⁻¹	P_g , ккал·год ⁻¹	Q , ккал·год ⁻¹	K_2 , %
Баренцево море, $T_b = 2\text{ }^\circ\text{C}$					
1	80				
	170	184.8	–	563.6	24.7
2	260				
	405	283.6	–	1138.8	20.0
3	550				
	735	361.9	180.1	1816.4	23.0
4	920				
	1160	469.4	284.2	2597.0	22.5
5	1400				
	1750	684.6	428.8	3584.0	23.7
6	2100				
	2595	968.2	635.8	4879.9	24.7
7	3090				
	3725	1242.1	912.6	6477.3	25.0
8	4360				
	5155	1555.0	1263.0	8354.8	25.2
9	5950				
	6740	1545.2	1651.3	10307.3	23.7
10	7530				
	8345	1594.1	2044.5	12184.9	23.0
11	9160				
	9640	938.9	2361.8	13642.7	19.5
12	10120				
Северное море, $T_b = 8\text{ }^\circ\text{C}$					
1	42				
	304	470.7	–	1559.6	23.2
2	565				
	1126	1008.9	–	4350.1	18.8
3	1686				
	2659	1751.4	598.3	8528.0	21.6
4	3632				
	4423	1423.8	995.2	12705.1	16.0
5	5214				
	5855	1153.8	1317.4	15827.2	13.5
6	6496				
	7106	1098.9	1598.9	18419.9	12.8
7	7717				

ПРИМЕЧАНИЕ. Годовые балансы энергии составлены на основе данных собственных респирометрических экспериментов. W – масса тела, P_s – энергосодержание прироста массы тела, P_g – энергосодержание генеративного роста, Q – затраты на энергетический обмен.

**Скорости потребления пищи сайкой в экспериментальных условиях
при различных температурах воды**

Количество рыб, экз.	$T, ^\circ\text{C}$	$W_{\text{ср.}}, \text{г}$	$R, \text{г}\cdot\text{сут.}^{-1}$	$R, \text{\%}\cdot\text{сут.}^{-1}$
6	8.0	52.3 ± 2.09	2.4 ± 0.14	4.6 ± 0.26
10	7.0–7.5	87.4 ± 2.80	3.0 ± 0.13	3.4 ± 0.25
12	2.3	94.8 ± 2.77	2.4 ± 0.10	2.5 ± 0.05
12	1.3	90.2 ± 2.93	2.0 ± 0.05	2.2 ± 0.06
10	0.5	103.1 ± 3.03	1.6 ± 0.04	1.5 ± 0.07
8	0.5	57.9 ± 2.03	1.2 ± 0.05	2.1 ± 0.18

ПРИМЕЧАНИЕ. T – температура воды, $W_{\text{ср.}}$ – средняя масса тела, R – суточный рацион.

Экспериментальные данные по росту сайки при разных температурах представлены на рис. 16. Установлено, что удельная скорость роста массы тела рыб C_W для всех размерных групп была значительна при всех температурах, но при низких температурах C_W закономерно снижалась.

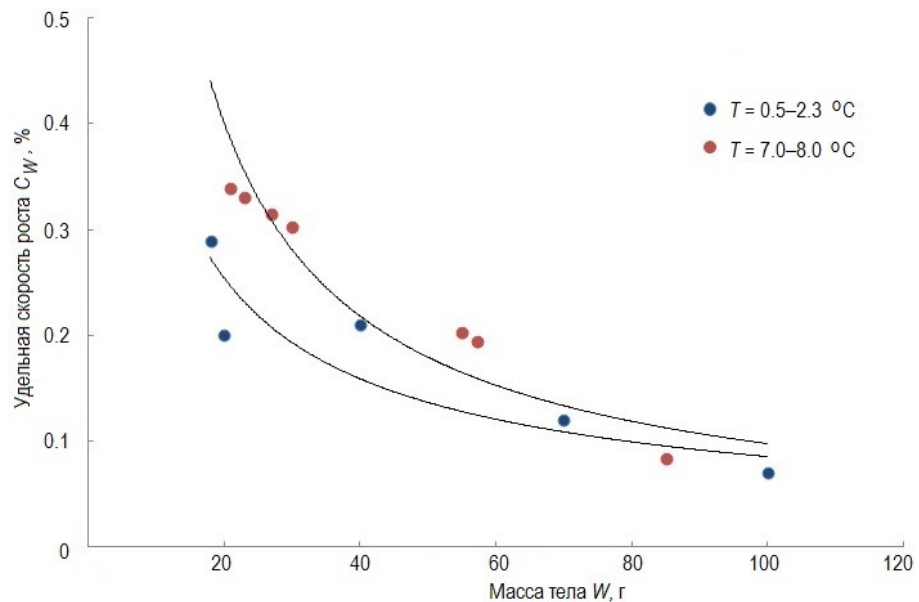


Рис. 16. Зависимость удельной скорости роста C_W сайки от массы тела при разных температурах и кормлении в режиме *ad libitum*

Снижение удельной скорости роста C_W сайки с изменением массы тела описывается следующими уравнениями:

$$C_W = 1.95 W^{-0.681}, R^2 = 0.85 \text{ – при температуре от } 0.5 \text{ до } 2.3 \text{ } ^\circ\text{C};$$

$$C_W = 5.61 W^{-0.880}, R^2 = 0.87 \text{ – при температуре от } 7.0 \text{ до } 8.0 \text{ } ^\circ\text{C}.$$

В условиях полной доступности корма при отсутствии хищников и конкурентов максимальная скорость потребления пищи в основном ограничивается возможностями самого организма, т. е. тем, сколько он сможет усвоить пищи за тот или иной временной интервал с учетом массы его организма и температуры среды. Поэтому очевидно, что при низких температурах у сайки и наблюдается пониженная суточная потребность в пище (R). При возрастании же температуры все значения суточных рационов сайки увеличиваются с соответствующим этому повышением C_W .

Основу питания сайки в Баренцевом море составляют (по частоте встречаемости) копеподы – 51.4 %, заметную роль играют также рыбы (сайка и мойва) – 17.2 %, эвфаузииды – 8.6 %, креветки и донные ракообразные – 8.3 % (Печеник и др., 1973). Питается сайка в Баренцевом море круглый год, но с разной интенсивностью, частота встречаемости пищевых организмов в рационе сайки также меняется в течение года. Перед нерестом и в его процессе (ноябрь–февраль) интенсивность питания сайки минимальная, но посленерестовые особи питаются уже интенсивно (Пономаренко, 2008). Расчетные суточные рационы (R) сайки в естественных условиях с учетом скорости переваривания, вычисленной по спаду питания, колебались от 1.9 (при средней длине 16.9 см) до 5.5 % массы тела (при средней длине 11.5 см) (Тарвердиева и др., 1996).

Следует отметить, что в северо-восточной части моря Лаптевых в 2014 г. в составе пищи сайки преобладали представители криопелагической фауны амфипод и мизид: *Apherusa glacialis*, *Onisimus glacialis*, *Gammarus wilkitski*, *Mysis polaris* (устное сообщение Е.Г. Берестовского).

Описывая состояние сайки в прибрежной части моря Лаптевых в 1947 г., Б.К. Москаленко (1964) отмечал, что рост сайки продолжается и в течение зимних месяцев. Судя по степени наполнения желудков, существенной разницы между интенсивностью питания в летние и зимние месяцы не было. И поскольку в зимние месяцы продолжается прирост сайки в длину и по массе тела, то можно сделать вывод, что низкая температура воды не ослабляет питания и усвоения пищи организмом.

Проведенный анализ показателей линейного и весового роста сайки показал, что для нее характерна большая изменчивость в процессе роста, начиная с первых лет жизни, о чем свидетельствуют рассчитанные данные о средней длине и массе тела, приведенные в главе 2.

Исследование возможностей весового роста сайки в Баренцевом, Карском и море Лаптевых показало, что ежегодные абсолютные приросты массы тела (dW/dt) у рыб из Баренцева моря были выше на 10–15 % для всех возрастных групп.

Сравнение рассчитанной нами удельной скорости линейного роста C_L сайки из разных морей российской Арктики показало, что у рыб из Баренцева моря C_L была самой высокой (рис. 17). Зависимости C_L от L в широком диапазоне масс определенно отражают аллометрию удельной скорости роста сайки и описываются следующими уравнениями:

$$C_L = 78.47L^{-2.107}, R^2 = 0.93 \text{ – Баренцево море};$$

$$C_L = 18.50L^{-1.732}, R^2 = 0.78 \text{ – море Лаптевых};$$

$$C_L = 10.58L^{-1.473}, R^2 = 0.89 \text{ – Карское море}.$$

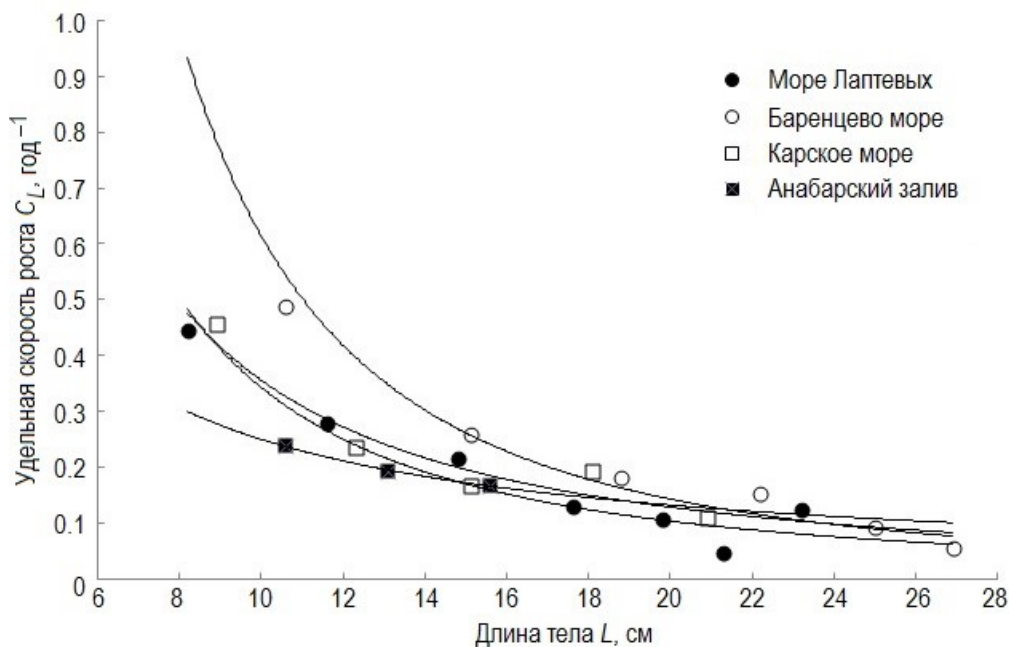


Рис. 17. Зависимость удельной скорости роста C_L от длины тела L сайки *Boreogadus saida* в морях российской Арктики

Все полученные зависимости несомненно могут быть согласованы с балансовой моделью роста рыб. На основании результатов экспедиционных исследований и экспериментальных данных нами впервые вычислены годовые энергетические балансы для отдельных возрастных групп популяции сайки моря Лаптевых (табл. 15).

Сайка, как типичный планктофаг, отличается определенным количественным соотношением отдельных форм обмена (пластического, энергетического, генеративного), а также скоростью изменения показателей этих форм обмена в онтогенезе по сравнению с донными и придонными видами рыб.

Исследования особенностей в распределении вещества и энергии ассимилированной пищи (“физиологически полезной энергии”) у пелагической сайки показали, что для нее величина коэффициента K_2 значительно ниже, по сравнению с донными и придонными рыбами.

У пелагических видов рыб повышенные затраты энергии на энергетический обмен способствуют более ранней перестройке обмена веществ в направлении полового созревания (Шатуновский, 1980). С биоэнергетической точки зрения раннее созревание может быть

объяснено быстрым снижением коэффициентов использования ассимилированной пищи на рост соматических и генеративных тканей у короткоцикловых рыб (Криксунов, Шатуновский, 1979).

Т а б л и ц а 15

Годовые балансы энергии для отдельных возрастных групп сайки *Boreogadus saida* моря Лаптевых

Возраст, лет	W , г	P_s , ккал·год ⁻¹	P_g , ккал·год ⁻¹	Q , ккал·год ⁻¹	K_2 , %
1	2.4				
	4.8	4.7	–	22.68	18.53
2	7.1				
	11.3	8.4	2.58	45.26	20.41
3	15.5				
	21.6	12.2	4.61	71.05	17.18
4	27.7				
	31.8	8.2	7.52	103.15	19.14
5	35.9				
	43.2	14.6	10.64	134.36	16.86
6	50.5				
	54.4	7.7	13.66	154.54	12.22
7	58.2				
	68.6	20.8	16.40	186.92	18.37
8	79.0				

ПРИМЕЧАНИЕ. W – масса тела, P_s – энергосодержание прироста массы тела, P_g – энергосодержание генеративного роста, Q – затраты на энергетический обмен.

Однако энергетический баланс сайки при низких температурах существенно различается от баланса для пелагических рыб, обитающих при высоких температурах. Например, у балтийской салаки коэффициент K_2 достигает величины лишь 11.6 % (Шатуновский, 1978). То есть можно утверждать, что эффективность использования ассимилированной пищи на рост выше у арктического вида – сайки.

Нами также был проведен сравнительный анализ биоэнергетических параметров роста и показателя эффективности использования ассимилированной пищи на рост (K_2) для отдельных возрастных групп сайки из морей Лаптевых и Баренцева.

Анализ показал, что средние значения по размерным характеристикам (масса тела рыб одного возраста) в море Лаптевых значительно ниже, чем в Баренцевом (табл. 16). Биоэнергетические параметры роста у сайки из моря Лаптевых также достигают меньших значений. Но мы установили, что степень утилизации энергии на рост соматических и генеративных тканей у сайки моря Лаптевых (одного из наиболее суровых по условиям среды обитания арктических морей) выше

по сравнению с баренцевоморской сайкой, так как эффективность использования ассимилированной пищи на рост (коэффициент K_2) достигает больших значений почти для всех возрастных групп.

Т а б л и ц а 16

Годовые балансы энергии для отдельных возрастных групп сайки *Boreogadus saida* Баренцева моря (по: Карамушко, 2008)

Возраст, лет	W , г	P_s , ккал·год ⁻¹	P_g , ккал·год ⁻¹	Q , ккал·год ⁻¹	K_2 , %
2	15.5				
	21.2	11.4	–	70.2	14.0
3	26.9				
	34.3	14.9	7.4	101.5	18.0
4	41.8				
	49.5	15.4	10.6	134.4	16.2
5	57.2				
	65.2	16.1	14.0	165.9	15.4
6	73.3				
	84.2	21.9	18.1	202.1	16.5
7	95.2				
	124.2	58.1	26.7	271.7	23.8
8	153.3				

ПРИМЕЧАНИЕ. W – масса тела, P_s – энергосодержание прироста массы тела, P_g – энергосодержание генеративного роста, Q – затраты на энергетический обмен.

Данные экспериментальных исследований, рассмотренные выше (глава 3), свидетельствуют о четких различиях метаболизма у рыб с высокой и низкой естественной подвижностью. Показано, что скорости энергетического обмена Q у морских видов рыб, принадлежащих к различным экологическим группам (донные, придонные, пелагические) в значительной степени различаются. Поэтому мы проводили исследования количественного соотношения отдельных форм обмена – соматического, энергетического, генеративного, а также скорости изменения показателей этих форм обмена в онтогенезе и у донных рыб.

Результаты экспериментальных работ по кормлению морской камбалы *Pleuronectes platessa* Linnaeus, 1758, сем. Pleuronectidae, различными видами пищи (рыбой, креветками, мясом моллюсков) показали высокие потенциальные возможности роста у данного вида. Это становится очевидным при анализе полученных высоких значений коэффициента K_2 , которые могли достигать 50–60 % (Карамушко, 2008).

Исследования суточного баланса энергии у морской камбалы в экспериментальных условиях при различных температурах показали, что коэффициент K_2 , отражающий эффективность использования ассимилированной пищи на рост, достигал более высоких значений при

низких температурах. Так, при повышении температуры с 2 до 7 °С у морской камбалы средней массой 400 г средние значения K_2 снижались с 45.9 до 34.6 % (при кормлении рыбным кормом).

В природных условиях морская камбала растет сравнительно медленно. И если наибольший годовой прирост длины тела особи наблюдается в начале жизненного цикла (до 6 лет) и составляет в среднем 4.5 см, то годовые приросты массы тела в первые годы жизни незначительны и заметно увеличиваются сразу после наступления половой зрелости, и по мере роста особей приросты массы тела увеличиваются (Ковцова, 1976, 1990).

Нами были рассчитаны годовые балансы энергии для отдельных возрастных групп морской камбалы Баренцева моря (табл. 17). Показатели роста массы тела были рассчитаны по полевым данным о динамике размерно-возрастного состава популяции морской камбалы Баренцева моря (Ковцова, 1976). По возрастной динамике массы гонад и их энергосодержанию определяли затраты энергии на генеративный рост для морской камбалы.

Исследования особенностей в распределении вещества и энергии ассимилированной пищи у морской камбалы Баренцева моря показали, что у младших возрастных групп коэффициент K_2 может достигать высоких значений (табл. 17).

Для сравнительного анализа были рассчитаны также энергетические балансы теплолюбивого черноморского калкана *Scophthalmus maeoticus* (Pallas, 1814) (сем. Scophthalmidae), обитающего в Черном море (табл. 18).

Полученные результаты позволили проследить изменения параметров энергетического баланса у камбал. Несмотря на более низкий темп роста и полового созревания у морской камбалы, обитающей при низких температурах, степень утилизации энергии на прирост соматических и генеративных тканей у нее значительно выше, и, следовательно, коэффициент K_2 достигает больших значений для всех возрастных групп. Таким образом, при общем замедлении скоростей всех процессов, наблюдаемых при снижении температуры, морская камбала Баренцева моря отличается повышенной эффективностью использования энергии ассимилированной пищи на рост.

Количественные отношения роста с другими физиологическими характеристиками, такими как скорость энергетического обмена, потребления пищи, размножения организмов, позволяет представить процесс роста как результат взаимодействия этих функций. На рисунке 18 показана взаимозависимость роста и энергетического обмена морской камбалы Баренцева моря на основе экспериментальных и полевых данных, рассчитанных по балансовым уравнениям. Зависимость скорости роста организма от массы тела также оказывается аллометрической, как и скорость его энергетического обмена. Таким образом, соотношение между dW/dt и Q находится в определенной зависимости от W и оно

показывает, что показатель степени b в уравнении роста оказывается всегда меньше, чем в уравнении зависимости трат на обмен от массы тела, т. е. отношение скорости роста к скорости энергетического обмена уменьшается пропорционально массе в определенной степени. При этом значение коэффициента K_2 также в процессе роста рыб снижается.

Т а б л и ц а 17

Годовые балансы энергии для отдельных возрастных групп самцов (I) и самок (II) морской камбалы *Pleuronectes platessa* Баренцева моря

Возраст, лет	W , г		P_s , ккал·год ⁻¹		P_g , ккал·год ⁻¹		Q , ккал·год ⁻¹		K_2 , %	
	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II
1	15.6	24.6								
	29.1	46.9	32.3	53.4	–	–	63.1	91.1	33.9	37.0
2	42.5	69.1								
	67.8	104.0	60.6	83.8	–	–	121.0	168.3	33.4	33.2
3	93.0	138.9								
	132.1	188.0	93.7	117.7	–	–	202.3	265.5	31.7	30.7
4	171.1	237.0								
	283.5	324.7	269.6	210.4	–	–	364.4	404.5	42.5	34.2
5	395.8	412.3								
	428.8	445.4	79.1	79.3	40.0	52.0	501.1	516.0	19.2	20.3
6	461.7	478.4								
	491.9	536.7	72.4	139.9	45.9	62.7	557.1	595.8	17.5	25.4
7	522.0	595.0								
	531.4	669.1	22.4	177.8	49.7	78.3	591.2	706.0	10.9	26.6
8	540.7	743.2								
	562.1	813.7	51.3	169.1	52.5	95.3	617.4	820.9	14.4	24.4
9	583.4	884.1								
	652.4	991.3	165.5	257.2	61.0	116.2	692.4	955.8	24.7	28.1
10	721.3	1098.4								
	735.7	1220.3	34.4	292.6	80.4	143.3	759.6	1121.7	12.0	28.0
11	750.0	1342.2								
	843.2	1420.8	223.6	188.6	79.0	167.0	843.8	1261.2	26.4	22.0
12	936.3	1499.4								
	976.5	1574.0	96.4	179.0	91.6	185.1	944.8	1364.7	16.6	21.1
13	1016.6	1648.6								
	1134.2	1654.0	282.1	13.0	106.5	194.5	1060.3	1417.9	26.8	12.8
14	1251.7	1659.4								
		1732.0	–	174.2	–	203.8	–	1469.1	–	20.5
15	–	1804.6								
		1905.2	–	242.2	–	224.3	–	1581.1	–	22.8
16	–	2006.4								

ПРИМЕЧАНИЕ. W – масса тела, P_s – энергосодержание прироста массы тела, P_g – энергосодержание генеративного роста, Q – затраты на энергетический обмен.

Таблица 18

Годовые балансы энергии для отдельных возрастных групп
черноморского калкана *Scophthalmus maeoticus* Черного моря

Возраст, лет	W , г	P_s , ккал·год ⁻¹	P_g , ккал·год ⁻¹	Q , ккал·год ⁻¹	K_2 , %
1	200				
	250	120.0	–	1129.8	9.6
2	300				
	700	960.0	–	2497.4	27.8
3	1100				
	1350	600.0	–	4142.3	12.6
4	1600				
	1950	840.0	–	5498.8	13.2
5	2300				
	2500	480.0	275.1	6658.9	10.2
6	2700				
	2950	600.0	325.0	7564.5	10.9
7	3200				
	3350	360.0	369.3	8343.0	8.0
8	3500				
	3850	840.0	424.8	9286.8	12.0
9	4200				
	4750	1320.0	524.7	10918.3	14.4
10	5300				
	5600	720.0	619.3	12394.6	9.7
11	5900				
	5950	120.0	658.2	12987.3	5.6
12	6000				
	6050	120.0	669.3	13155.1	5.7
13	6100				
	6650	1320.0	736.1	14149.2	12.7
14	7200				
	7450	600.0	825.2	15443.2	8.4
15	7700				

ПРИМЕЧАНИЕ. Динамика размерно-возрастного состава популяции исследована по: Попова (1966). W – масса тела, P_s – энергосодержание прироста массы тела, P_g – энергосодержание генеративного роста, Q – затраты на энергетический обмен.

Организмы существенным образом растут за счет процесса белкового роста, баланса между синтезом и распадом белков (Fraser et al., 2002). М. Джоблинг (Jobling, 1994) показал, что повышение энергетического обмена, связанного с потреблением пищи у рыб (СДД пищи – специфическое динамическое действие пищи), вызывает увеличение скорости синтеза и оборота белка и тем самым отражает энергетические расходы, связанные с ростом:

$$Q = rP,$$

где r – количество энергии, приходящееся на единицу роста. Как видно из зависимости, оба процесса – энергетический обмен и рост взаимосвязаны. Таким образом, можно предположить, что у рыб увеличенный синтез белка объясняет большую часть СДД пищи.

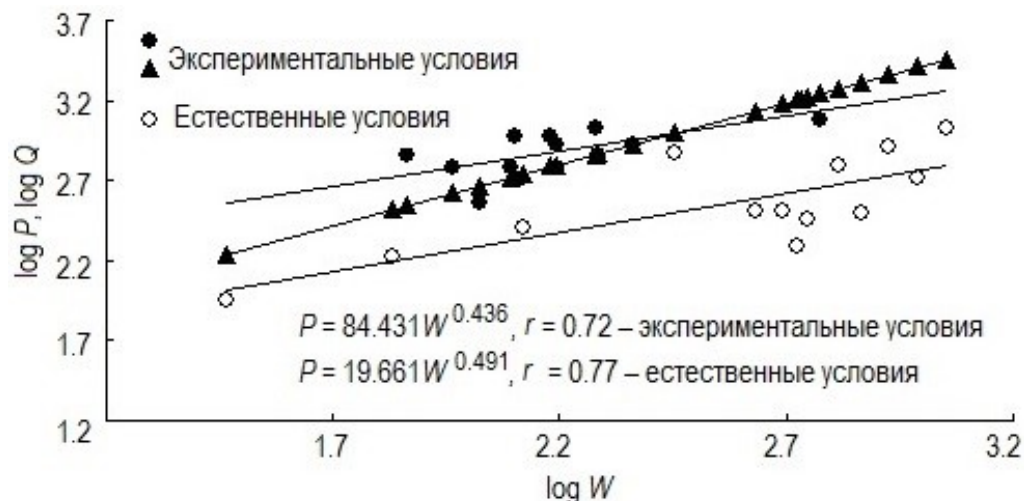


Рис. 18. Соотношение между ростом P и тратами на энергетический обмен Q у морской камбалы различной массы W по экспериментальным и полевым данным при температуре $2\text{ }^{\circ}\text{C}$

Изменение ассимиляции (A – новообразование органических веществ) и трат на обмен (Q – превращения органических веществ, связанные с процессами метаболизма), выраженное в виде функций от массы тела, дает более гибкие уравнения, в которых все параметры можно исследовать экспериментально, и этими уравнениями описываются как продукция, так и рост особи. На рисунке 19 показаны функции этих уравнений в логарифмических координатах для морской камбалы. Установлено, что значения A и Q возрастают с увеличением массы организма.

На основе собственных измерений нами была установлена взаимосвязь роста не только с энергетическим обменом, но и с интенсивностью питания (рационом). Полученные данные позволили установить количественные закономерности между количеством потребленной пищи и величиной ассимилированной части энергии, как в экспериментальных, так и в естественных условиях (рис. 20).

Как известно, на величину рациона R значительное влияние оказывает масса тела рыб, при этом самые мелкие особи потребляют наибольшее относительное количество пищи в процентах массы тела. То есть если в процессе роста и увеличения индивидуальной массы тела количество энергии потребленной пищи (рацион) закономерно повышается, то его относительное значение постепенно снижается.

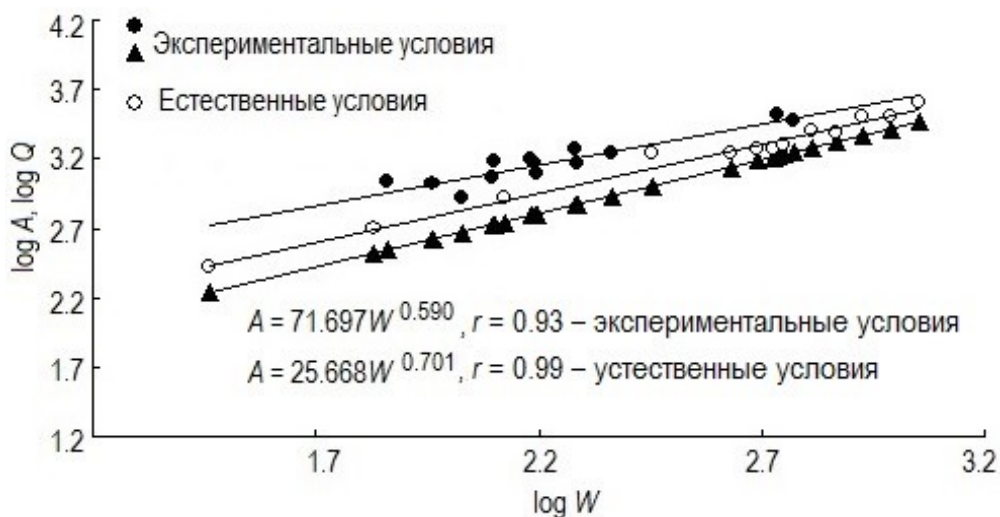


Рис. 19 Соотношение между ассимиляцией A и тратами на энергетический обмен Q в процессе роста морской камбалы различной массы W по экспериментальным и полевым данным при температуре $2\text{ }^{\circ}\text{C}$

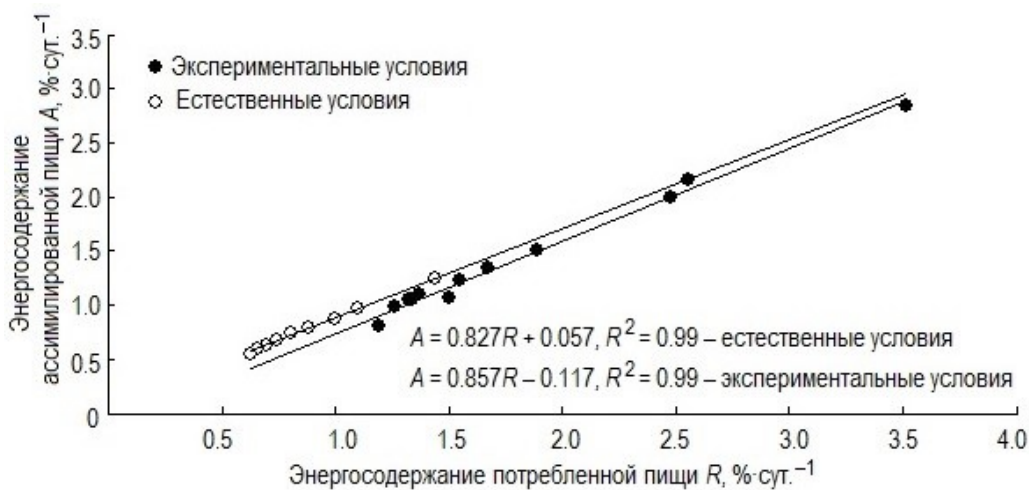


Рис. 20. Зависимость величины ассимилированной части энергии A от количества энергии потребленной пищи R для трески в естественных и экспериментальных условиях при температуре $2\text{ }^{\circ}\text{C}$

В целом зависимость между потреблением пищи и ростом оказывается более сильной у эктотермных организмов, поскольку они растут практически в течение всей жизни и, кроме того, обладая более мелкими размерами тела (по сравнению с эндотермными животными), будут иметь ограничения в запасании энергии пищи тела и тем самым развивают способности накопления питательных веществ при бóльшей скорости, насколько это возможно, и при достаточном количестве пищи

(Biodiversity ..., 2017). У рыб питательные вещества или быстро запасаются, или используются для синтеза макромолекул даже при поддерживающих рационах, поскольку поддерживающие потребности продолжают быть за счет катаболизма энергетических источников (Biodiversity ..., 2017).

Таким образом, количественные закономерности соотношений соматического, генеративного и энергетического обмена рыб показывают, что несмотря на более высокую удельную скорость роста S_w массы тела и более раннее половое созревание у рыб средних и низких широт, эффективность использования ассимилированной пищи на рост у рыб, обитающих в высоких широтах, выше для всех возрастных групп.

Глава 5

ВОЗДЕЙСТВИЕ СУБЛЕТАЛЬНЫХ УРОВНЕЙ ВОДОРАСТВОРИМОЙ ФРАКЦИИ НЕФТИ НА РУТИННЫЙ МЕТАБОЛИЗМ САЙКИ *BOREOGADUS SAIDA* (LEPESCHIN, 1774)

Параллельно с продолжающимся уменьшением толщины арктических морских льдов (Walsh, 2008) на шельфах нетронутых районов Северного Ледовитого океана быстро растет нефтяная и судоходная деятельность. Этот факт неизбежно поднимает ряд актуальных вопросов, касающихся влияния разливов нефти на морскую фауну Арктики (AMAP, 2009). Нефть может поступать в морскую среду либо непосредственно с морских установок и судов при авариях, либо опосредованно через речные стоки в результате наземной деятельности. Как известно, исследования по нефтяным загрязнениям в Арктическом регионе проводились после крушения танкера “Eхxon Valdez” (Carls et al., 2002) и после разливов в Республике Коми (Wartena, Evenset, 1997). Еще одним примером загрязнения морской среды может служить разлив нефти в Арктике у северо-западного побережья Гренландии (Grose et al., 1979).

Научная литература по биологическому воздействию сырой нефти на рыб достаточно обширна. В основном многочисленные исследования посвящены биохимическим реакциям на клеточном уровне (Jimenez, Stegeman, 1990; Tom, Auslander, 2005) и в меньшей степени – на организменном, популяционном и экосистемном уровнях (Carls et al., 2002; Fish ..., 2007). И очень мало таких исследований по воздействию нефти на полярных рыб (арктических и антарктических). Важно осознавать, что полярные рыбы выработали целый ряд тонких экологических механизмов и уникальных физиолого-биохимических адаптаций к условиям отрицательных температур (DeVries, Cheng, 2005; di Prisco, Verde, 2006; Trophic ..., 2012). Поэтому есть основания полагать, что это делает арктическую ихтиофауну особенно уязвимой к дополнительным новым стрессам под влиянием продолжающихся изменений климата океана и эксплуатацией арктических морей человеком.

Учитывая специализированную адаптацию арктических рыб, исследования, проводимые на видах из других биогеографических регионов, не могут служить основанием для трактовки данных для рыб из полярных районов. Кроме того, в отличие от антарктических рыб, биология арктической ихтиофауны мало изучена, и большинство видов в настоящее время в норвежском Красном списке МСОП (<http://www.artsdatabanken.no>) классифицируются как DD (т. е. данные недостаточны). Среди арктических морских видов сайка *Boreogadus saida* изучена относительно хорошо и является основным кормовым элементом

морской пищевой сети Арктики. Она совершает дальние нерестовые миграции в пределах Северного Ледовитого океана (Пономаренко, 1968), и примечательно, что Штокмановское нефтегазовое месторождение расположено посреди одного из важнейших ее нерестилищ (Ponomarenko, 2000). Таким образом, как экологическая значимость, так и существующие потенциальные опасности делают сайку наиболее подходящим объектом для экологического мониторинга в Арктике.

Некоторые авторы исследовали влияние нефти на интенсивность питания и показатели роста сайки (Christiansen, George, 1995), индукцию биомаркеров (Dietary ..., 1995), пути выведения токсических веществ (Christiansen et al., 1996), осморегуляцию (Christiansen, 2000) и клеточное связывание (Disposition ..., 2000). Кроме того, детальные количественные исследования на генетическом и молекулярном уровнях выявили новые данные об индукционной способности потенциальных биомаркеров сайки (PAN ..., 2009; Nahrgang, 2010).

Респирометрия – это хорошо зарекомендовавший себя и признанный метод оценки уровня стресса и биоэнергетических затрат на выведение из организма загрязняющих веществ у рыб (Schreck, 1990; Wendelaar Bonga, 1997). В дополнение к серии исследований, посвященных вопросам стрессовых состояний, вызываемых действием нефти, мы проводили количественную оценку влияния острого и хронического воздействия водорастворимой фракции нефти (ВФН) на рутинный метаболизм сайки, основанную на измерениях скорости потребления кислорода.

Сайка *Boreogadus saida* (Lerechin, 1774) была выловлена донным тралом в Рейп-фьорде (Шпицберген, 80°12' с. ш., 22°06' в. д.). Живые, неповрежденные особи были доставлены в лабораторию, расположенную в заливе Конгс-фьорд (78°55' с. ш., 11°55' в. д.), и помещены для акклимации в 700-литровый резервуар с морской водой примерно за 1 мес. до начала экспериментов. Сайка была в возрасте четырех лет со средней массой тела 30 г и средней длиной 17.0 см.

Сайку перемещали в экспериментальные резервуары (2x160 л) либо с обычной морской водой, либо с водой, содержащей ВФН. Особи находились в этих резервуарах в течение 4 недель (табл. 19). Рыба в контрольном резервуаре (n = 24 экз.) получала морскую воду через колонку, содержащую чистый гравий, тогда как особи в экспериментальном резервуаре (хронический опыт, n = 24 экз.) получали воду через аналогичную колонку, но содержащую покрытый нефтью гравий, как описано у М. Карлса с соавторами (Carls et al., 1999). Один раз в неделю сайку кормили до насыщения (примерно 2 г на одну особь) замороженными *Themisto libellula* (Amphipoda). Последнее кормление состоялось за одну неделю до начала опытов. В течение всего эксперимента условия освещения были слабоинтенсивными и постоянными, а температура колебалась в пределах 2.8–5.8 °C

(в среднем 4.3 ± 0.8 °C). Более подробная информация о временном снижении и составе полициклических ароматических углеводородов (ПАУ) приведена в работе (Biomarker ..., 2009).

Т а б л и ц а 19

Протокол экспериментов, проводимых с сайкой *Boreogadus saida*

Опыт	Масса тела <i>W</i> , г	Среда в эксперименте	Концентрация ПАУ, мкг·л ⁻¹	
			начальная	конечная
Контроль	27.4–49.5	Морская вода	~ 0.1	< 0.004
Хронический	26.9–55.5	Морская вода + ВФН	> 40	4.3
Острый	35.7–42.6	Морская вода + ВФН	~ 0.1	4.3

Измерение респирометрических параметров на случайно выбранных особях сайки из каждой группы проводили в соответствии с протоколом Л.И. Карамушко и Й. Кристиансена (Karamushko, Christiansen, 2002). Кислородный зонд (OxyGuard Handy Polaris, OxyGuard International A/S) вставлялся в круглый респирометр (диаметр 190 мм, высота 85 мм и объем 2.33 л), а магнитный стержень под зондом обеспечивал постоянный приток воды с определенным содержанием кислорода. Стержень приводился в действие бесшумной мешалкой (Heidolph MR 3001) при 750 оборотах в минуту. Респирометр омывался водой резервуаров, которая поступала из залива, и был помещен в 80-литровую емкость с водой для поддержания температуры воды во время измерений. Отдельных испытуемых особей переносили из резервуаров в респирометр и оставляли там для привыкания в проточных условиях примерно на 30–40 мин. Респирометр закрывали на 20–52 мин для измерения потребления кислорода, после чего его промывали в течение примерно 15 мин для восстановления исходной концентрации кислорода. Для острых опытов были отобраны особи сайки среди контрольных рыб и подвергнуты воздействию ВФН с использованием воды (табл. 19). Каждая отдельная особь взвешивалась (с точностью до 0.1 г) сразу же после завершения эксперимента. Учитывая экспериментальную логистику и временные ограничения, нам удалось провести 14 циклов контрольных, 12 циклов хронических и 4 цикла острых опытов (табл. 20).

Респирометр и кислородный зонд регулярно очищались и калибровались, кроме того, закрытые респирометры были в рабочем состоянии без рыб в течение 1 ч в начале и в конце экспериментального периода с целью исключения любых потенциальных эффектов бактериального метаболизма. Данные о содержании кислорода регистрировались каждые 2 мин вместе с температурой. Постоянный контроль концентрации растворенного кислорода в респирометре позволял точно определить момент ее падения ниже допустимого предела (75–80 % исходного).

**Параметры регрессионной линии снижения
содержания кислорода во время респирометрических циклов
при разном содержании углеводов в воде**

Измерение	W , г	T , °C	a , мг·л ⁻¹	b	R^2	Q , мг O ₂ ·г ⁻¹ ·ч ⁻¹
Контроль						
Цикл 1: 1	49.5	3.2–3.8	10.144	-0.102	0.995	0.283
2	49.5	3.3–3.6	10.380	-0.105	0.994	0.291
3	49.5	3.3–3.7	10.190	-0.102	0.997	0.282
Цикл 2: 1	27.4	3.1–3.5	10.257	-0.017	0.946	0.085
2	27.4	3.1–3.7	10.332	-0.026	0.977	0.130
Цикл 3: 1	48.6	3.0–3.4	10.103	-0.110	0.997	0.310
2	48.6	3.2–3.5	10.020	-0.111	0.996	0.313
3	48.6	3.2–3.6	9.901	-0.111	0.993	0.313
Цикл 4: 1	34.4	4.0–4.1	10.436	-0.064	0.990	0.255
2	34.4	4.1–4.3	10.340	-0.053	0.995	0.212
Цикл 5: 1	40.3	4.1–4.5	10.112	-0.083	0.994	0.283
2	40.3	4.1–4.4	9.989	-0.079	0.995	0.269
Цикл 6: 1	39.6	3.4–3.7	9.945	-0.093	0.997	0.324
2	39.6	3.4–3.8	9.869	-0.086	0.989	0.299
Хронический опыт (4 недели)						
Цикл 1: 1	55.5	4.1–4.4	10.020	-0.058	0.996	0.142
2	55.5	4.0–4.4	10.200	-0.048	0.987	0.118
Цикл 2: 1	42.9	4.1–4.5	10.075	-0.061	0.994	0.195
2	42.9	4.1–4.5	9.953	-0.067	0.974	0.215
Цикл 3: 1	35.4	3.2–3.5	10.440	-0.062	0.966	0.243
2	35.4	3.3–3.7	10.210	-0.038	0.994	0.148
Цикл 4: 1	27.6	3.2–3.5	10.105	-0.053	0.992	0.266
2	27.6	3.1–3.6	10.140	-0.049	0.986	0.245
Цикл 5: 1	26.9	3.1–3.6	10.234	-0.050	0.995	0.259
2	26.9	3.1–3.5	10.250	-0.047	0.986	0.242
Цикл 6: 1	29.3	3.1–3.5	10.238	-0.026	0.969	0.122
2	29.3	3.0–3.3	10.257	-0.021	0.968	0.100
Острый опыт (~ 60 мин)						
Цикл 1: 1	35.7	3.1–3.6	10.179	-0.033	0.989	0.128
2	35.7	3.1–3.5	10.327	-0.041	0.973	0.160
Цикл 2: 1	42.6	3.1–3.4	10.057	-0.024	0.960	0.078
2	42.6	3.1–3.5	10.200	-0.023	0.973	0.074

ПРИМЕЧАНИЕ. W – масса тела, a – значение начальной концентрации кислорода в респирометре; b – наклон линии регрессии, показывающий снижение концентрации кислорода во время респирометрического опыта; R^2 – коэффициент детерминации; Q – скорость потребления кислорода.

Скорости потребления кислорода одиночными рыбами рассчитывались по снижению концентрации кислорода во времени по уравнению

$$Q = [(C_0 - C_t)R_{vol}]t^{-1},$$

где Q – скорость потребления кислорода (скорость энергетического обмена), $\text{мг O}_2 \cdot \text{ч}^{-1}$; R_{vol} – объем респирометра минус объем рыбы, л; t – период измерения, ч; C_0 и C_t – концентрация растворенного кислорода в респирометре в начале и конце измерения соответственно, $\text{мг} \cdot \text{л}^{-1}$.

Показатели скорости потребления кислорода особями сайки, т. е. зависимости концентрации кислорода от времени, были проанализированы с помощью линейной регрессии. Эта регрессия была также использована и для проверки взаимосвязи между массой тела W и скоростью энергетического обмена Q у контрольных и подопытных “хронических” (под воздействием ВФН) рыб. Значения скорости энергетического обмена, полученные в экспериментальных циклах для рыб в контрольной, “хронической” и “острой” группах, сравнивали с помощью парного t -критерия Стьюдента, $P < 0.05$ считали статистически значимым (табл. 20). Данные по скорости энергетического обмена были переведены в соответствующие энергетические единицы с использованием оксикалорийного коэффициента – $13.97 \text{ Дж} \cdot \text{мг}^{-1} \text{ O}_2$ (Винберг, 1956).

В течение четырехнедельного эксперимента и во время респирометрических опытов общая концентрация ПАУ в составе ВФН снизилась с > 40 до $4.3 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$. Следует отметить, что концентрация растворенного кислорода в респирометре в начале измерений (C_0) практически не изменялась на протяжении всех экспериментальных работ ($9.9\text{--}10.4 \text{ мг O}_2 \cdot \text{л}^{-1}$), тем самым ясно демонстрируя отсутствие влияния ВФН на содержание кислорода, доступного для дыхания рыб (табл. 20). Кроме того, линейный характер снижения содержания кислорода в респирометре со временем, высокая повторяемость опытов для конкретной особи и высокие значения коэффициента детерминации R^2 ($0.946\text{--}0.997$) указывают на незначительную спонтанную активность рыб во время измерений и, следовательно, на надежность данных (табл. 20).

Наблюдения за поведением рыб в течение экспериментов показали, что все особи сайки выглядели бодрыми, здоровыми и хорошо питались в течение четырехнедельного опыта независимо от процедурных действий с ними. Никаких внешних повреждений не было отмечено, и, по-видимому, ВФН не оказывала неблагоприятного воздействия на кожу и глаза рыб. Во время респирометрических экспериментов не отмечено никаких явных поведенческих различий между рыбами из контроля и хронического опыта, а особи обычно приходили в состояние покоя в течение первых 30 мин после помещения в респирометр. Это заметно контрастировало с рыбами, которые были подвержены острому воздействию ВФН. Они мгновенно становились неподвижными и

оставались в этом состоянии во время процесса респирометрии, но вновь обретали свою нормальную активность в незагрязненной воде.

Функциональная связь между скоростью энергетического обмена Q и массой тела W для контрольной и подвергнутой воздействию ВФН сайки (хронический опыт) показана на рис. 21. Эта зависимость была аппроксимирована уравнениями линейной регрессии

$$Q = 0.503W - 9.572, R^2 = 0.920, P < 0.001 - \text{контроль (14 циклов);}$$

$$Q = 0.071W + 4.098, R^2 = 0.154; P > 0.05 \text{ (не значимая) - хронический опыт (12 циклов).}$$

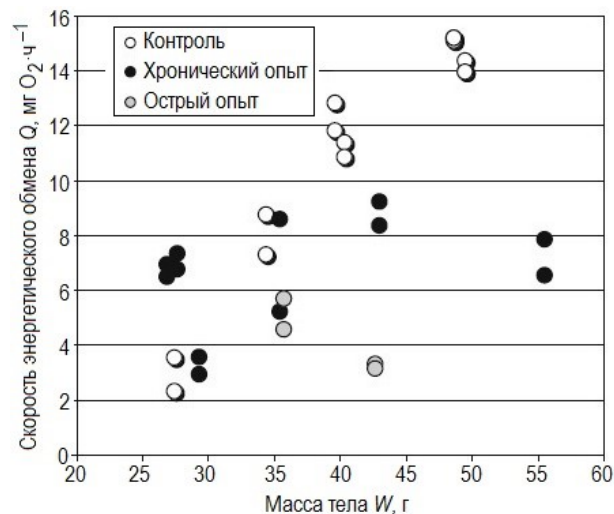


Рис. 21. Зависимость энергетического обмена Q от массы тела W у сайки *Boreogadus saida* при воздействии водорастворимой фракции нефти в течение примерно 60 мин (острый опыт) и 4 недель (хронический опыт)

Для сайки из контрольных опытов показано ожидаемое и нормальное увеличение скорости метаболизма с увеличением массы тела (Karamushko, Christiansen, 2002). Это резко контрастировало с сайкой, подвергшейся воздействию ВФН, у которой наблюдалось полное отсутствие статистической корреляции между массой и скоростью энергетического обмена, что наводило на мысль, что метаболизм у более крупных особей (> 40 г) угнетается под влиянием ВФН в большей степени, чем у мелких рыб.

Полученные данные по скорости энергетического обмена для определенной массы тела сайки и соответствующие этим значениям энергетические эквиваленты приведены в табл. 21. У рыб, подвергшихся воздействию ВФН, была выявлена общая и статистически значимая метаболическая депрессия. Через 4 недели воздействия ВФН (хронический опыт) среднее значение скорости энергетического обмена

сайки составило 0.191 ± 0.061 мг $O_2 \cdot г^{-1} \cdot ч^{-1}$, что было ниже на 25 % по сравнению с контролем (0.260 ± 0.071 мг $O_2 \cdot г^{-1} \cdot ч^{-1}$). Однако наиболее заметная реакция на ВФН была обнаружена у рыб в остром опыте. Их уровень потребления кислорода составил 0.110 ± 0.041 мг $O_2 \cdot г^{-1} \cdot ч^{-1}$, что на 58 % оказалось ниже, чем у контрольных рыб, и на 42 % ниже по сравнению с особями в хроническом опыте (табл. 21).

Т а б л и ц а 21

Средние скорости энергетического обмена ($Q \pm SD$) и соответствующие им энергетические затраты ($E \pm SD$) сайки *Boreogadus saida* при воздействии водорастворимой фракции нефти

Опыт	Q , мг $O_2 \cdot г^{-1} \cdot ч^{-1}$	E , Дж $\cdot г^{-1} \cdot сут.^{-1}$	E , %
Контроль	0.260 ± 0.071	87.3 ± 23.9	100.0
Хронический	0.191 ± 0.061	64.1 ± 20.6	73.4
Острый	0.110 ± 0.041	36.9 ± 13.9	42.4

Ввиду трудностей, которые встречаются при измерении основного обмена или обмена покоя у пойкилотермных животных, в частности у рыб, многие авторы говорят о “стандартном обмене” (Винберг, 1956), и обычно этим термином обозначается постоянный уровень обмена, который устанавливается у рыб, находящихся длительное время в респирометре, работающем в режиме проточной воды.

Скорость стандартного метаболизма сайки массой примерно 50 г составляла около 0.105 мг $O_2 \cdot г^{-1} \cdot ч^{-1}$ (Карамушко и др., 2004). Это значительно ниже значений скорости энергетического обмена, приведенных в данной работе. Однако в нашем исследовании можно в целом и ожидать высокого уровня метаболизма, поскольку сайка активно питалась, а также в течение нескольких недель у рыб проходила акклимация к высоким температурам окружающей среды в неволе. Кроме того, сайка демонстрировала очень медленную скорость эвакуации потребленной пищи из желудка (Sæther et al., 1999), а также в течение нескольких недель вероятно сохранялся сопутствующий метаболизм питания (т. е. специфическое динамическое действие – СДД-эффект). В нашем исследовании потенциальное влияние СДД пищи на метаболизм считалось незначительным, и скорость энергетического обмена у контрольных рыб, измеренная в последний день (контроль – цикл 6: 2), достоверно соответствовала значениям у особей в предыдущие дни (рис. 21, табл. 20). В заключение следует отметить, что скорость обмена, измеряемая у сайки в нашем исследовании, соответствует по значению не стандартному, а рутинному метаболизму по Фрау (Fry, 1958). Поскольку некоторые исследователи (Roff, 1973; Ивлева, 1981 и др.) считают, что более целесообразно измерять скорость дыхания у животных в состоянии

нормальной активности, чем добиваться возможности получения данных, характеризующих основной обмен. Эта точка зрения аналогична представлениям Г.Г. Винберга (1956, 1976), считавшего, что скорость обмена, измеряемая у рыб, практически близка к “обычному обмену”, соответствующему по значению не основному, а рутинному метаболизму.

После четырех недель воздействия ВФН сайка продемонстрировала значительную печеночную реакцию в нескольких признанных биомаркерах для мониторинга загрязнения, например, активности желудочно-кишечного тракта, а также повреждения ДНК в клетках крови (Biomarker ..., 2009). Поэтому, можно было бы ожидать, что воздействие сублетальных уровней ВФН увеличивает общую скорость метаболизма (т. е. энергетические затраты) из-за общего стресса и физико-химических процессов детоксикации. В наших экспериментах с сайкой дело обстояло иначе. Результаты оказались противоречивыми, и влияние ВФН привело к явной вариабельности взаимосвязи массы тела W и скорости метаболизма Q (рис. 21). Статистически значимое снижение средней скорости энергетического обмена наблюдалось в следующем порядке: контроль ($0.260 \text{ мг O}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$) > хронический опыт ($0.191 \text{ мг O}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$) > острый опыт ($0.110 \text{ мг O}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$) (табл. 21). Таким образом, влияние ВФН на скорость метаболизма было наиболее выражено у сайки в остром опыте, подвергавшейся наибольшему воздействию воды, загрязненной нефтью.

Более высокая скорость метаболизма, наблюдаемая у рыб, подверженных хроническому воздействию ВФН, может свидетельствовать о частичной метаболической компенсации после 4-недельного периода. Рутинный метаболизм, демонстрируемый отдельными рыбами, является интегрированной реакцией на поведение и физиологию. Особи сайки в остром опыте были полностью неподвижны во время респирометрических циклов, и, по-видимому, поведенческий компонент играл для них большую роль по сравнению с рыбами в хроническом и контрольном опытах. Физиологическое объяснение угнетенного метаболизма пока не ясно. Переносимые водой загрязнители неизбежно попадают в желудочно-кишечный тракт рыб в процессе питания. Кормление обычно увеличивает их метаболизм примерно в 2–3 раза по сравнению со скоростью стандартного метаболизма (Карамушко, 1993), а вызванное нефтью прекращение СДД пищи может препятствовать пищеварению и последующим показателям роста сайки. Хотя другими исследователями было зарегистрировано влияние СДД у сайки, питающейся нефтезагрязненной пищей (Christiansen, George, 1995).

Вместе с тем у обыкновенного морского языка *Solea solea*, подверженного воздействию ВФН, скорость стандартного метаболизма не изменялась, в то время как скорость активного метаболизма (т. е. потребление кислорода активно плавающими рыбами) была значительно снижена, что привело к общему снижению объема метаболизма (Davoodi, Claireaux, 2007). Такой же характер значительного снижения критической

скорости плавания в воде, загрязненной нефтью, показан и для тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* (Kennedy, Farrell, 2006). С другой стороны, в одном из немногих исследований полярных рыб сообщалось, что антарктическая *Pagothenia borchgrevinki* удваивает свой метаболизм при воздействии ВФН (The effect ..., 1992). Хотя специфические особенности в поведении и могут частично объяснить наблюдавшиеся изменения в увеличении метаболизма у *Pagothenia borchgrevinki* и уменьшении у сайки в остром опыте, но в целом физико-химические процессы, ответственные за общую метаболическую депрессию у рыб, неизвестны. Краткий же обзор литературы по метаболическим реакциям на воздействие ВФН у костистых рыб также неоднозначен (табл. 22). Рыбы могут поддерживать, увеличивать или уменьшать свой уровень метаболизма, что свидетельствует о том, что ВФН вызывает видоспецифические реакции. Это требует осторожности в отношении некритических экстраполяций от одного вида рыб к другому в исследованиях, связанных с влиянием нефти на живые организмы.

Т а б л и ц а 22

Воздействие сублетальных уровней водорастворимой фракции нефти на скорость метаболизма у различных видов костистых рыб

Вид	Экогеографический статус	Стадия онтогенеза	Метаболическая реакция	Литературный источник
<i>Boreogadus saida</i>	Арктический, морской	Взрослые особи	Снижение	Наши данные
<i>Gadus morhua</i>	Бореальный, морской	Эмбрионы	Икра – нет реакции, личинки – снижение	Serigstad, Adoff, 1985
<i>Fundulus heteroclitus</i>	Бореальный, эстуарный	Эмбрионы	Снижение	Sharp et al., 1979
<i>Solea solea</i>	Субтропический, морской	Молодь	Стандартный обмен – нет реакции, активный обмен – снижение	Davoodi, Claireaux, 2007
<i>Leuresthes tenuis</i>	Субтропический, морской	Икра	Нет реакции	Hose, Puffer, 1984
<i>Mugil curema</i>	Субтропический, эстуарный	Молодь	Увеличение	Correa, Garcia, 1990
<i>Puntius sophore</i>	Тропический, пресноводный	Молодь	Снижение	Prasad, 1987
<i>Macquaria novemaculeata</i>	Бореальный, эстуарный	Молодь	Нет реакции	Cohen et al., 2001
<i>Pagothenia borchgrevinki</i>	Антарктический, морской	Взрослые особи	Увеличение	The effect ..., 1992

В заключение следует отметить, что воздействие переносимой водой нефти на сайку может привести к значительному снижению рутинного метаболизма, нарушению количественных взаимосвязей скорости энергетического обмена и массы тела, но, вероятно, может также привести и к частичной метаболической компенсации после четырех недель воздействия (хронический и острый опыты). Возможно ли полное восстановление метаболических функций путем очищения организма, еще следует проверить.

Данные о метаболизме организма имеют огромное экологическое значение, так как они отражают общие минимальные энергетические потребности отдельных рыб и в совокупности популяций. Кроме того, приоритетность и компромисс энергетических ресурсов, выделяемых на детоксикацию загрязняющих веществ, синтез жизненно важных антифризов во избежание замерзания (DeVries, Cheng, 2005), вителлогенин в воспроизводстве и аэробные возможности для плавательных характеристик представляют собой сложные и фундаментальные темы для дальнейших исследований по оценке воздействия ВФН в биологических масштабах от молекул до популяций сайки и других арктических видов рыб.

Глава 6

АДАПТИВНЫЕ МЕХАНИЗМЫ РАЗЛИЧНЫХ ФОРМ МЕТАБОЛИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ У РЫБ ПРИ ЖИЗНИ В ПОЛЯРНЫХ УСЛОВИЯХ

При исследовании энергетики пойкилотермных животных на ведущее место среди абиотических факторов, несомненно, выступает температура. При этом фундаментальное значение имеет ее влияние на скорость биохимических реакций и, следовательно, на величину метаболических потоков, служащих движущей силой для функционирования организмов. Поскольку скорости и направления метаболических потоков всегда согласуются с общими энергетическими затратами организма, то у морских животных, обитающих в полярных областях Мирового океана, воздействие низких температур в значительной степени может изменять количественные показатели продукционных процессов.

Температурные адаптации, связаны ли они со свойствами метаболических путей (катаболизм) или с продукционными процессами (биосинтез), затрагивают все стороны биохимических систем и могут изменять структурные и функциональные свойства жизненно важных макромолекулярных составляющих пойкилотермных организмов. Механизмам таких адаптаций придается большое значение, поскольку их фундаментальное действие проявляется при сохранении структурной целостности макромолекул, в поддержании необходимых потребностям организма метаболических потоков и, что еще более важно, в регуляции метаболизма (Nochachka, Somero, 2002).

Основные принципы организации клеточного метаболизма таковы, что скорости реакций всегда находятся в строгом соответствии с общими нуждами организма, и, в первую очередь, энергия используется не для поддержания клеточных структур, а для процессов биосинтеза, т. е. наблюдается функциональная взаимосвязь между пластическим и энергетическим обменом. При этом мы обнаруживаем примеры приспособления интенсивности метаболизма к температурным изменениям на самом разном уровне. В этой главе мы попытаемся на основании многолетних экспериментальных и экспедиционных исследований, а также литературных данных изучить механизмы адаптаций на уровне энергетического “бюджета” (баланса) и показать, каким образом реализуются количественные взаимоотношения пластического и энергетического обмена.

Рост и энергетический обмен. Эффективность роста. В качестве модельных объектов мы использовали три близких вида отряда камбалообразных Pleuronectiformes, обитающих при разных температурах:

полярная камбала *Liopsetta glacialis* (сем. Pleuronectidae) – арктический вид, морская камбала *Pleuronectes platessa* (сем. Pleuronectidae) – бореальный вид и черноморский калкан *Scophthalmus maeoticus* (сем. Scophthalmidae).

Рост у большинства полярных эктотермных организмов в значительной степени замедленный из-за низких температур обитания и сезонной доступности пищевых ресурсов. Удельная скорость метаболических процессов также заметно снижена по сравнению с бореальными и тропическими видами.

Среди исследуемых нами видов камбал самой медленнорастущей оказалась полярная камбала (табл. 23). Являясь одним из самых холодноводных видов камбал (Андрияшев, 1954), она растет очень медленно, например, в юго-восточной части Баренцева моря годовой линейный прирост у самцов в возрасте 6 лет составляет всего лишь 3 % от длины тела в начале года.

Сопоставление удельной скорости роста C_W полярной камбалы с удельной скоростью роста морской камбалы и черноморского калкана показало, что у арктического вида (полярной камбалы), она самая низкая (рис. 22). Зависимость C_W от массы тела W в широком диапазоне масс отражает аллометрию удельной скорости роста и описывается следующими уравнениями:

$$\begin{aligned}C_W &= 0.921 W^{-0.662}, r = 0.61 \text{ – для полярной камбалы;} \\C_W &= 10.222 W^{-0.831}, r = 0.51 \text{ – для морской камбалы;} \\C_W &= 24.307 W^{-0.824}, r = 0.72 \text{ – для черноморского калкана.}\end{aligned}$$

Как видно из уравнений, коэффициент пропорциональности принимает самые низкие значения у арктического вида, что и указывает на его замедленный рост.

Как мы уже указывали выше, рост организмов в основном обеспечивается процессом белкового роста и балансом между синтезом и распадом белков (Fraser, Rogers, 2007). Показано, что повышение энергетического обмена, связанного с метаболической потерей теплоты в результате переваривания и трансформации пищи (равно СДД), вызывает увеличение скорости синтеза и оборота белка и тем самым отражает энергетические расходы, связанные с ростом. Результаты наших предыдущих экспериментальных исследований (Карамушко, 1993) показали, что абсолютное увеличение скорости метаболизма (максимального пищевого обмена) для полярных видов ниже, чем для видов умеренных и тропических широт, но при этом увеличивается продолжительность СДД пищи. Такое сочетание может ограничивать скорость переваривания пищи и, следовательно, получение энергии при низких температурах, при этом минимизация общего годового уровня потребления энергии и может являться одним из механизмов адаптации к жизни при низких температурах у пойкилотермных организмов.

**Показатели весового роста самцов (I) и самок (II)
полярной камбалы *Liopsetta glacialis* из юго-восточной части
Баренцева моря (рассчитано по: Кобелев, 1989)**

Возраст, лет	$W_{\text{ср.}}$, г		dW/dt , г·год ⁻¹		C_W , %	
	I	II	I	II	I	II
3	20.2	26.6				
4	23.3	28.6	3.1	2.0	0.039	0.020
5	26.6	46.4	3.3	17.8	0.133	0.133
6	28.6	62.2	2.0	15.8	0.020	0.080
7	45.7	71.2	17.1	9.0	0.128	0.037
8	45.0	82.0	–	10.8	–	0.039
9	53.8	113.3	8.8	31.3	0.049	0.088
10	69.1	133.2	15.3	19.9	0.069	0.044
11	67.4	145.5	–	12.3	–	0.024
12	81.1	181.4	13.7	35.9	0.051	0.061
13	86.5	190.1	5.4	8.7	0.018	0.013
14	85.0	203.1	–	13.0	–	0.018
15	98.3	232.3	13.3	29.2	0.040	0.037
16	118.5	279.4	20.2	47.1	0.051	0.051
17	135.4	309.6	16.9	30.2	0.036	0.028
18	–	322.0	–	12.4	–	0.011
19	–	343.8	–	21.8	–	0.018
20	–	285.0	–	–	–	–
21	–	346.0	–	–	–	–
22	–	333.0	–	–	–	–

ПРИМЕЧАНИЕ. $W_{\text{ср.}}$ – средняя масса тела, dW/dt – абсолютный прирост массы тела, C_W – удельная скорость роста массы тела.

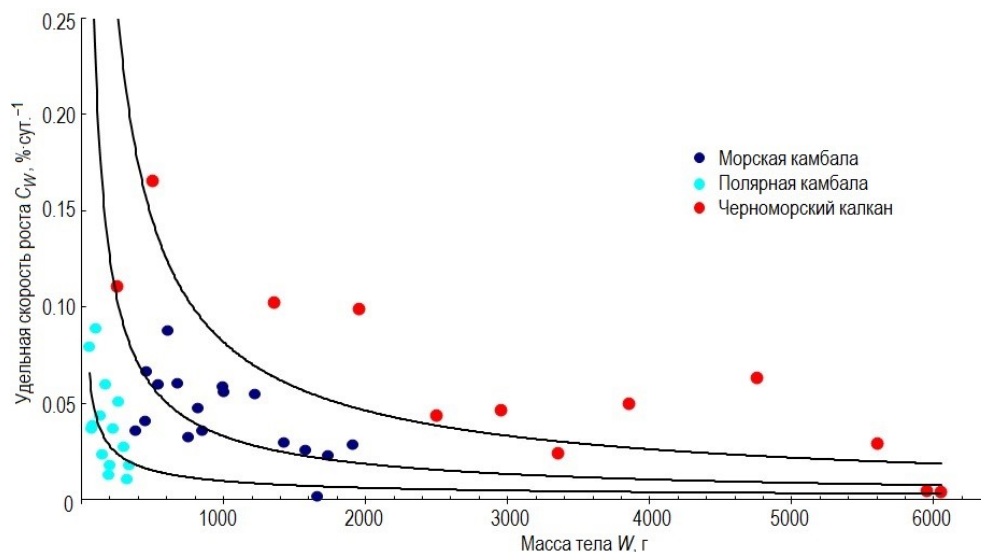


Рис. 22. Зависимость удельной скорости роста C_w от массы тела W для трех видов камбал с разными характеристиками географического ареала

Все полученные зависимости скорости роста от массы тела камбал (рис. 22), несомненно, могут быть согласованы с балансовой моделью роста рыб. Согласно теоретическим основам роста водных пойкилотермных организмов (Винберг, 1975), скорость роста массы тела особи представляется в виде разности между скоростью поступления вещества (энергии) в организм и скоростью расходования вещества (энергии) в процессе жизнедеятельности.

На основании результатов исследований роста массы тела и возрастной динамики массы гонад, а также экспериментальных исследований скорости энергетического обмена Q нами для арктического вида – полярной камбалы, рассчитаны годовые энергетические балансы при температуре ее обитания. Установлено, что, несмотря на более низкую скорость поддерживающего метаболизма, низкий темп роста и полового созревания, степень утилизации энергии на рост соматических и генеративных тканей у нее была выше по сравнению с тепловодными представителями камбаловых, и, следовательно, эффективность использования ассимилированной пищи на рост достигала бóльших значений для всех возрастных групп.

Анализ взаимосвязи пластического и энергетического обмена полярной камбалы Баренцева моря (рис. 23) показал, что зависимость скорости роста организма от массы тела также оказывается аллометрической, как и скорость его энергетического обмена. Соотношение между dW/dt и Q находится в определенной зависимости от W и оно показывает, что показатель степени в уравнении роста оказывается всегда меньше, чем в уравнении зависимости трат на обмен

от массы тела, т. е. отношение скорости роста к скорости энергетического обмена уменьшается пропорционально массе в определенной степени. Таким образом, скорость метаболизма увеличивается быстрее с ростом массы тела, чем скорость затрат энергии на рост, и удельная скорость этих процессов соответственно будет разной.

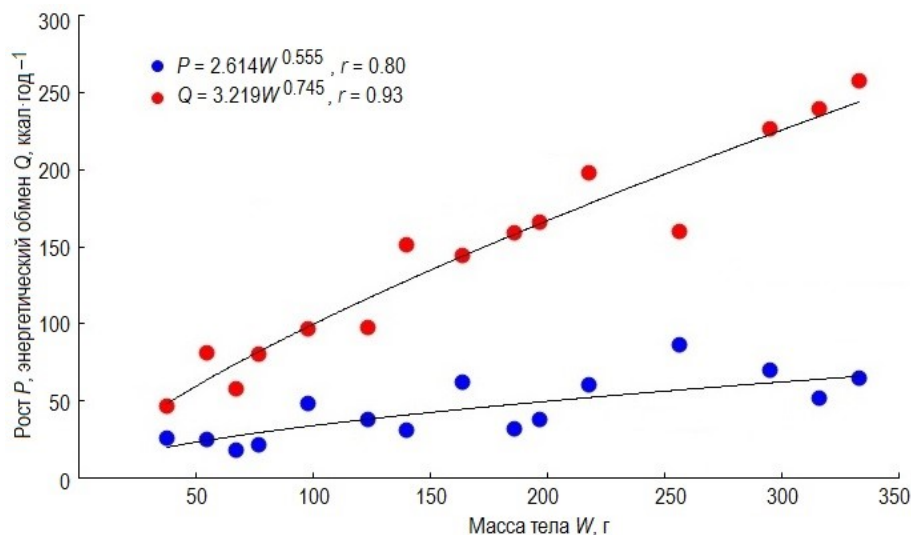


Рис. 23. Соотношение между ростом P и тратами на энергетический обмен Q для отдельных возрастных групп полярной камбалы *Liopsetta glacialis* при температуре ее обитания (0–1 °С). Прирост массы тела рассчитан с учетом данных для полярной камбалы из юго-восточной части Баренцева моря (по: Кобелев, 1989)

Экспериментальные исследования адаптационных механизмов на уровне количественных соотношений различных форм энергии мы также проводили и с представителями сем. Gadidae: сайки *Boreogadus saida*, атлантической трески *Gadus morhua* и тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* Tilesius, 1810. Сравнительный анализ влияния температуры на скорость роста в экспериментальных условиях в режиме кормления до насыщения, т. е. при максимальных рационах, показал, что у всех трех видов скорость весового роста быстро возрастает с повышением температуры, затем ее значения достигают максимума (при оптимальной температуре) и резко снижаются под влиянием высоких температур, особенно у арктического вида – сайки (рис. 24). При переходе от арктического вида к бореальным (атлантическая и тихоокеанская треска) температурный оптимум роста, как и следовало ожидать, сдвигается в направлении все более высоких температур. А при температурах, превышающих оптимальные для роста, эффективность ассимиляции пищи, как правило, снижается (Jobling 1994), что может оказывать существенное влияние на способность максимально использовать

энергию пищи на процессы роста и размножения. Важным моментом при анализе полученных кривых роста является то, что при низких температурах (около 0 °С) скорость роста C_W у арктического вида – сайки, выше, чем у бореальных холодноводных рыб. Что указывает на более высокую степень утилизации энергии на прирост соматических и генеративных тканей у арктических видов. А поскольку сайка может трансформировать до 75 % энергии от более низких продуцентов к высшим (хищникам), то такая высокая эффективность ассимиляции и способность поддерживать рост при низких температурах являются фундаментальными компонентами пищевых сетей Арктики.

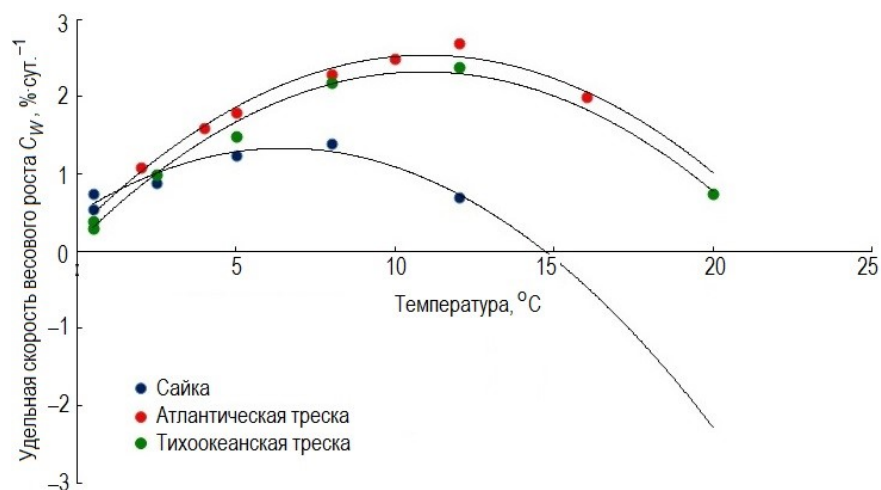


Рис. 24. Температурные зависимости удельной скорости весового роста C_W для трех видов тресковых с разными характеристиками географического ареала, рассчитанные по экспериментальным данным при кормлении в режиме *ad libitum*, для тихоокеанской трески из Берингова моря – по: Temperature-dependent ..., 2016

Количественные закономерности в процессах обмена энергией.

Сравнительный анализ температурных зависимостей скорости энергетического обмена и годовых затрат энергии на рост у морских видов рыб различных широт (рис. 25) также показал достоверную положительную связь с температурой – низкие скорости метаболизма и низкие скорости роста при низких температурах. Что касается эффективности роста, то здесь наблюдается отрицательная зависимость от температуры, показывающая, что пойкилотермные организмы достигают более высокой эффективности роста относительно скорости метаболизма в холодных условиях. Скорость метаболизма увеличивается быстрее с повышением температуры, чем скорость затрат энергии на рост (рис. 25). И, следовательно, температурный коэффициент Вант-Гоффа Q_{10}

будет различным – скорость метаболизма рыб изменяется в температурном диапазоне от – 1 до 30 °С, при этом $Q_{10} = 2.0$, в то время как скорости общих затрат энергии на рост с повышением температуры увеличиваются медленнее ($Q_{10} = 1.3$). Отношение значений годовых затрат на рост и метаболизм (P/Q) в отрицательной зависимости от температуры показывает, что участие пластического обмена в общем энергетическом балансе уменьшается с увеличением температуры, что также означает отрицательную связь между температурой и эффективностью роста.

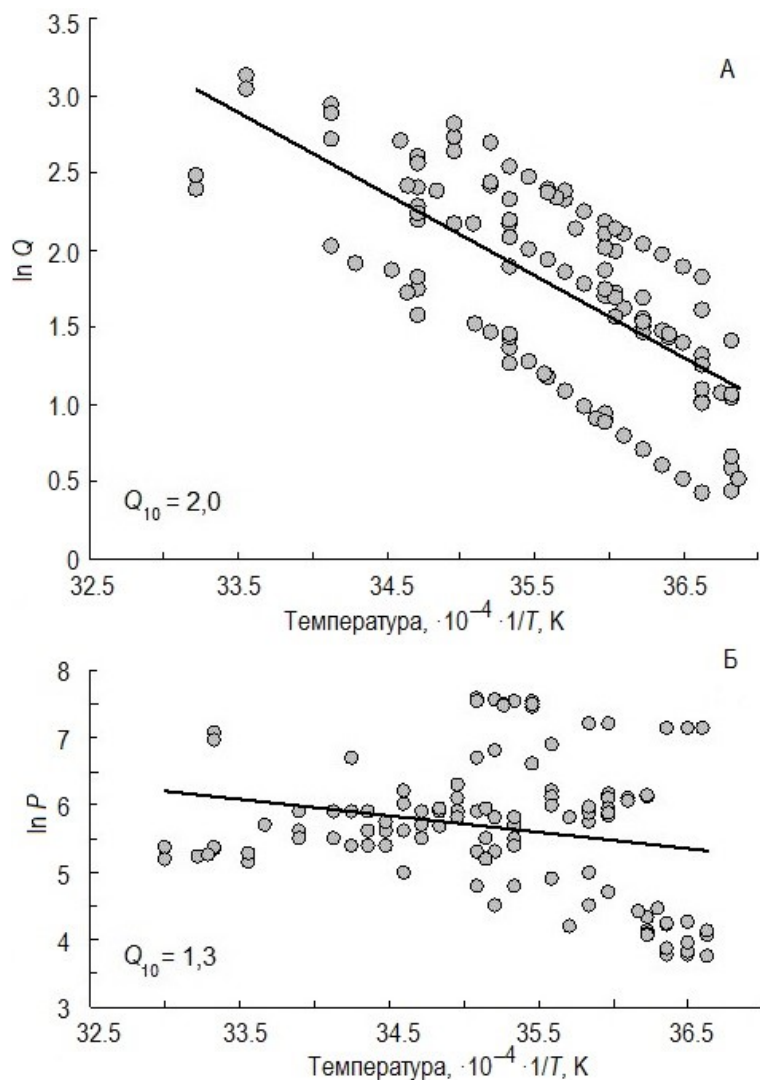


Рис. 25. Сравнительный анализ температурных зависимостей скорости энергетического обмена (А) и годовых затрат энергии на рост (Б) у морских видов рыб различных широт. Данные представлены в полулогарифмической системе координат по Аррениусу

Таким образом, в рамках энергетического “бюджета” пойкилотермных организмов экономия затрат на поддерживающие функции позволяет освободить часть энергии для роста. Такая экономия энергии, вероятно, будет максимальна при постоянно низкой температуре обитания. Поскольку метаболическая энергия, необходимая для роста, может быть получена только двумя путями: либо за счет подавления других энергоемких функций, включенных в расходы основного (поддерживающего) обмена, либо путем увеличения эффективности преобразования пищи в энергию белков в организме.

Если в процессе катаболических реакций адаптивные механизмы влияют на пути и скорости образования энергии, то в процессе роста, то есть биосинтеза сложных макромолекул, адаптации к внешним условиям затрагивают уже структурные и функциональные клеточные элементы пойкилотермных животных, например, кинетические свойства ферментов, а также структурную гибкость белков (Somero, Low, 1976; Озернюк, 2003; Rörtner et al., 2007; Adaptations ..., 2015). Результаты этих исследований показали, что регулируемое сродство фермента к субстрату и каталитическая скорость являются ключевыми аспектами в процессе адаптации к температуре: сродство субстрата уменьшается во время адаптации к холоду, чтобы обеспечить более быстрый катализ. Были выявлены также аминокислотные замены, ведущие к приспособительному изменению функциональных свойств ферментов (например, для поддержания постоянства константы Михаэлиса K_m) (Adaptations ..., 2015). Эти адаптации могут проявляться и в более низком энергетическом барьере ферментативных (каталитических) реакций в тканях полярных рыб по сравнению с обитателями умеренного пояса и в приспособительных изменениях фундаментальных кинетических параметров, характеризующих ферментативные реакции: каталитической константы (k_{cat}) и константы Михаэлиса (K_m). Например, поскольку активация свободной энергии пропорциональна адаптационной температуре, то ферменты у рыб, адаптированных к холоду, будут иметь наибольшее число оборотов субстрата, т. е. каталитическая эффективность гомологичных ферментов будет выше, чем у тепловодных видов (Somero, Low, 1976). Такие же различия в каталитической эффективности, обусловленные адаптацией к температуре, были обнаружены и при изучении трески *Gadus morhua* арктической и бореальной популяций (Temperature ..., 2003). Следовательно, регуляция ферментного потенциала играет центральную роль в метаболической адаптации и изменяя связывание субстрата и каталитическую скорость температура является важным фактором в поддержании баланса стабильность–гибкость фермента (Feller, 2010).

В целом практически все реакции организма катализируются ферментами, поэтому и регуляция метаболизма сводится к регуляции типа и интенсивности ферментативных реакций (это регуляция каталитического потенциала – количество ферментов, и каталитической

эффективности – функционирование ферментов) (Hochachka, Somero, 2002). Поэтому температура влияет на скорость роста пойкилотермных организмов через действие на эти регуляторные механизмы белкового синтеза.

Адаптации морских видов рыб, обитающих как в высоких умеренных, так и в полярных широтах, затрагивают структурные и биохимические характеристики, включающие в себя активизацию деятельности ферментов на путях аэробных метаболических процессов (через различия либо в количестве ферментов, либо в их каталитических свойствах) (Sidell, 2002). Возможно, низкие скорости аккумуляции синтезируемого белка при низких температурах и объясняют низкие скорости роста у арктических и антарктических пойкилотермных животных. При определении эффективности использования энергии в метаболизме белков при низких температурах у антарктических пойкилотермных организмов было отмечено повышенное отношение РНК/белок, что, вероятно, необходимо для противодействия зависящего от температуры снижения эффективности трансляции РНК, а расчеты энергетических уровней синтеза белка показали, что представители антарктических видов эффективнее аккумулируют часть своего энергетического бюджета для синтеза белка по сравнению с организмами умеренных и тропических широт (Fraser et al., 2002). Более гибкая структура белков при низких температурах позволяет повысить их каталитическую эффективность, а благодаря такой структуре требуется меньше энергии для конформационных изменений во время катализа.

Таким образом, анализ экспериментальных и литературных данных показывает, что существует обширная масса структурных и физиологических приспособлений, позволяющих выдерживать снижение скоростей биохимических реакций в условиях низких температур обитания. Установлено, что у морских видов рыб, обитающих в высоких широтах, низкие скорости основного метаболизма, роста и репродуктивного вклада, но высокий уровень адаптационных возможностей, направленных на выживание вида.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ результатов экспериментальных и экспедиционных исследований, а также литературных данных показывает, что существует обширная масса структурных и физиологических приспособлений, позволяющих выдерживать снижение скоростей биохимических реакций в условиях низких температур обитания. Установлено, что у арктических пойкилотермных организмов низкие скорости основного метаболизма, роста и репродуктивного вклада, но высокий уровень адаптационных возможностей, направленных на выживание вида. Вероятно, низкая скорость поддерживающего метаболизма оказывается необходимым условием “компромисса” для максимизации эффективности роста холоднокровных животных, обитающих в Арктике и Антарктике.

Адаптации морских видов рыб из высоких широт затрагивают структурные и биохимические характеристики, включающие в себя активизацию деятельности ферментов на путях аэробных метаболических процессов (через различия либо в количестве ферментов, либо в их каталитических свойствах) (Sidell, 2002). Возможно, низкие скорости аккумуляции синтезируемого белка при низких температурах и объясняют низкие скорости роста у арктических и антарктических пойкилотермных животных. При определении эффективности использования энергии в метаболизме белков при низких температурах у антарктических пойкилотермных организмов было отмечено повышенное отношение РНК/белок, что, вероятно, необходимо для противодействия зависящего от температуры снижения эффективности трансляции РНК. Расчеты энергетических уровней синтеза белка показали, что представители антарктических видов эффективнее аккумулируют часть своего энергетического бюджета для синтеза белка по сравнению с организмами, обитающими в умеренной зоне и тропиках (Fraser et al., 2002). Более гибкая структура белков при низких температурах позволяет повысить их каталитическую эффективность, так как благодаря такой структуре требуется меньше энергии для конформационных изменений во время катализа. Один из механизмов адаптации к низким температурам может быть связан с системой некодирующих РНК, поскольку изучение мелких млекопитающих во время зимней спячки и морозоустойчивых насекомых показало, что основные функции, связанные с низкими температурами, относятся к некоторым некодирующим РНК, включая микроРНК и длинные некодирующие РНК (Frigault et al., 2017). Результаты этой работы показывают вероятную релевантность и потенциальную значимость этих молекул в отношении низкотемпературной адаптации.

Как правило, все функции организма при любых термических условиях направлены на экономию энергии, но при низких температурах минимизация общего годового уровня энергетических затрат на рост у пойкилотермных животных достигается за счет специфических функций ферментов, увеличения скорости синтеза матричной РНК, повышенного отношения РНК/белок и более высокого уровня оборота энергии (преобладание распада белка над синтезом).

Дальнейший анализ процессов, лежащих в основе распределения энергии в метаболизме белков при низких температурах, сможет раскрыть новые механизмы адаптаций при жизни в полярных условиях. Экспериментальные исследования должны быть направлены на развитие биоэнергетических моделей для арктических видов рыб, что может способствовать нашему пониманию процессов, протекающих в арктических экосистемах под влиянием климатических изменений. Как отмечал Ю.И. Чернов (2008): “Исследования биоэнергетических механизмов в арктических экосистемах могут дать очень большой выход в теоретическую синэкологию” (с. 268).

ЛИТЕРАТУРА

Алтухов К.А. О размножении и развитии сайки *Boreogadus saida* (Lepetchin) в Белом море // *Вопр. ихтиологии.* 1979. Т. 19, вып. 5(118). С. 874–882.

Андряшев А.П. Рыбы северных морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 556 с.

Андряшев А.П. О микрофлоре и фауне, связанной с антарктическим припайным льдом // *Зоол. журн.* 1967. Т. XLVI, вып. 10. С. 1585–1593.

Андряшев А.П. Общий обзор фауны донных рыб Антарктики // *Морфология и распространение рыб Южного океана.* Л.: Изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1986. С. 9–45.

Андряшев А.П. Липаровые рыбы (Liparidae, Scorpaeniformes) Южного океана и сопредельных вод // *Исследования фауны морей.* Т. 53(61). СПб.: Изд. Зоол. ин-та РАН, 2003. 478 с.

Андряшев А.П., Мухомедияров Б.Ф., Павитикс Е.А. О массовых скоплениях криопелагических тресковых рыб *Boreogadus saida* и *Arctogadus glacialis* в околополюсных районах Арктики // *Биология Центрального Арктического бассейна.* М.: Наука, 1980. С. 196–211.

Антипова Т.В., Ковцова М.В. Суточные, сезонные и годовые изменения питания и упитанности морской камбалы Баренцева моря // *Экология и промысел донных рыб Северо-Европейского бассейна.* Мурманск: Изд. ПИНРО, 1982. С. 43–56.

Аронович Т.М., Дорошев С.И., Спекторова Л.В. Биологические особенности эмбрионального и личиночного развития беломорских рыб // *Биология промысловых рыб и беспозвоночных на ранних стадиях развития.* Мурманск: Изд. ПИНРО, 1974. С. 9–11.

Бараненкова А.С. Камбалообразные – Pleuronectiformes // *Промысловые рыбы Баренцева и Белого морей.* Л.: Изд. ВНИРО; ПИНРО, 1952. С. 204–227.

Бараненкова А.С., Пономаренко В.П., Хохлина Н.С. Распределение, размеры и рост личинок и мальков сайки *Boreogadus saida* (Lepetchin) в Баренцевом море // *Вопр. ихтиологии.* 1966. Т. 6, вып. 3(40). С. 498–518.

Барсуков В.В. Фауна СССР. Рыбы. Т. 5, вып. 5. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 183 с.

Барсуков В.В., Шевелев М.С. Зубатки // *Ихтиофауна и условия ее существования в Баренцевом море.* Апатиты: Изд. КФ АН СССР, 1986. С. 34–40.

Белокопытин Ю.С. Уровни энергетического обмена у взрослых рыб // *Элементы физиологии и биохимии общего и активного обмена у рыб.* Киев: Наук. думка, 1978. С. 46–63.

Бенко Ю.К., Пономаренко В.П. Основные промысловые рыбы Баренцева, Норвежского и Гренландского морей (биология, уловы). Мурманск: Изд. ПИНРО, 1972. 144 с.

Биоэнергетика гидробионтов / Г.Е. Шульман, Г.А. Финенко, Б.Е. Аннинский и др. Киев: Наук. думка, 1990. 248 с.

Боркин И.В. Эффективность нереста сайки Баренцева моря // Биология и промысел пелагических рыб Северного бассейна. Мурманск: Изд. ПИНРО, 1983. С. 52–64.

Боркин И.В. Размножение и ранний онтогенез сайки *Boreogadus saida* (Lerachin) Баренцева моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1990. 21 с.

Боркин И.В. Сайка // Среда обитания и экосистемы Новой Земли (Архипелаг и шельф). Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 1995. С. 121–132.

Боркин И.В. О взаимоотношениях морских млекопитающих и сайки в экосистеме Баренцева моря // Вестн. Новосиб. гос. агр. ун-та. 2011. № 4(20). С. 41–115.

Боркин И.В. О значении сайки в питании наиболее массовых морских птиц Баренцева моря // Вестн. Балт. фед. ун-та им. И. Канта. 2012. № 1. С. 107–115.

Боркин И.В., Мельянцева Р.В. Новые данные о распределении ледовой трески *Arctogadus glacialis* (Peters) (Gadidae) в Арктике // Вопр. ихтиологии. 1984. Т. 24, вып. 2. С. 324–326.

Боркин И.В., Ожигин В.К., Шлейник В.Н. Влияние океанологических факторов на урожайность поколений сайки Баренцева моря // Влияние океанологических факторов на распределение и динамику популяций промысловых рыб Баренцева моря. Мурманск: Изд. ПИНРО, 1987. С. 227–243.

Боркин И.В., Васильев А.В., Четыркина О.Ю. Ихтиофауна // Экосистема Карского моря. Мурманск: Изд. ПИНРО, 2008. С. 169–171.

Бретт Д., Гроувс Т. Физиологическая энергетика // Биоэнергетика и рост рыб. М.: Легкая и пищ. пром-сть, 1983. С. 203–274.

Винберг Г.Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск: Изд-во Бел. гос. ун-та, 1956. 253 с.

Винберг Г.Г. Скорость роста и интенсивность обмена у животных // Успехи совр. биологии. 1966. Т. 61, вып. 2. С. 274–293.

Винберг Г.Г. Взаимозависимость роста и энергетического обмена у пойкилотермных животных // Количественные аспекты роста организмов. М.: Наука, 1975. С. 7–25.

Винберг Г.Г. Зависимость энергетического обмена от массы тела у водных пойкилотермных животных // Журн. общ. биологии. 1976. Т. 37, № 1. С. 56–89.

Винберг Г.Г. Эффективность роста и продукции водных животных // Эффективность роста гидробионтов. Гомель: Изд-во Гомельского гос. ун-та, 1986. С. 20–61.

Глебов Т.И. Треска Мурманского побережья // Тр. ПИНРО. 1963. Вып. 15. С. 69–130.

Гошева Т.Д. О заходах сайки в Белое море // Материалы рыбохозяйственных исследований Северного бассейна. 1970. Вып. 13. С. 84–87.

Долгов А.В. Состав, формирование и трофическая структура ихтиоценов Баренцева моря. Мурманск: Изд. ПИНРО, 2016. 336 с.

Есипов В.К. Рыбы Карского моря. Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 146 с.

Заика В.Е. Сравнительная продуктивность гидробионтов. Киев: Наук. думка, 1983. 208 с.

Ивлева И.В. Температура среды и скорость энергетического обмена у водных животных. Киев: Наук. думка, 1981. 232 с.

Ивлев В.С. О превращении энергии при росте беспозвоночных // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1938. Т. 47, № 4. С. 267–277.

Ивлев В.С. Энергетический баланс карпов // Зоол. журн. 1939. Т. 18, вып. 2. С. 303–317.

Ивлев В.С. Опыт оценки эволюционного значения уровней энергетического обмена // Журн. общ. биологии. 1959. Т. 20, № 2. С. 94–103.

Карамушко Л.И. Влияние питания на скорость метаболизма и специфическое динамическое действие у трески, зубатки и морской камбалы // Зоол. журн. 1993. Т. 72, вып. 4. С. 106–115.

Карамушко Л.И. Метаболические адаптации рыб высоких широт // Докл. РАН. 2001. Т. 379, № 2. С. 279–284.

Карамушко Л.И. Взаимозависимость роста и энергетического обмена, эффективность роста у рыб северных морей // Успехи совр. биологии. 2008. Т. 128, № 2. С. 187–198.

Карамушко Л.И., Шатуновский М.И., Христиансен Й.Ш. Скорости метаболизма и метаболические адаптации у рыб разных широт // Вопр. ихтиологии. 2004. Т. 44, № 5. С. 692–699.

Карамушко О.В. Современные исследования ихтиофауны Баренцева моря как основа для предотвращения ущерба биоресурсам // Природопользование в Евро-Арктическом регионе: опыт XX века и перспективы. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2001. С. 238–247.

Киселева Е.В. Сайка *Voreogadus saida* (Lepeschin) из Обской губы // Тр. НИИ полярного земледелия и промышленного хозяйства. 1940. Вып. 10. С. 103–112.

Клумов С.К. Сайка *Voreogadus saida* (Lepesch.) и ее значение для некоторых жизненных процессов Арктики // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1937. № 1. С. 175–188.

Кляшторин Л.Б. Водное дыхание и кислородные потребности рыб. М.: Легкая и пищ. пром-сть, 1982. 168 с.

Кобелев Е.А. Некоторые биологические особенности полярной камбалы *Liopsetta glacialis* юго-восточной части Баренцева моря // Вопр. ихтиологии. 1989. Т. 29, вып. 4. С. 550–554.

Кобелев Е.А. Камбалы // Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. СПб.: Изд. Зоол. ин-та РАН, 1995. С. 62–67 (Исследования фауны морей. Вып. 42(50), ч. 2).

Ковцова М.В. Темп линейного и весового роста морской камбалы Баренцева моря // Тр. ПИНРО. 1976. Вып. 37. С. 43–55.

Ковцова М.В. Особенности распределения и миграции морской камбалы *Pleuronectes platessa* L. в Баренцевом море в 1970–1978 гг. // Вопр. ихтиологии. 1982. Т. 22, вып. 1. С. 62–73.

Ковцова М.В. Некоторые особенности размножения и плодовитость морской камбалы Баренцева моря // Биология рыб в морях европейского Севера. Мурманск: Изд. ПИНРО, 1988. С. 3–15.

Ковцова М.В. Камбаловые рыбы Баренцева моря и сопредельных вод // Биологические ресурсы шельфовых и окраинных морей. М.: Наука, 1990. С. 250–268.

Котенев Б.Н., Кузнецова Е.Н., Бондаренко М.В. Исследование возрастного состава и роста трески *Gadus morhua* Баренцева моря в связи с оценкой состояния ее запасов // Вопр. ихтиологии. 2009. Т. 49, № 1. С. 52–60.

Криксунов Е.А., Шатуновский М.И. Некоторые вопросы изменчивости структуры популяции корюшки // Вопр. ихтиологии. 1979. Т. 19, № 5. С. 55–62.

Липская Н.Я. Об оценке энергетических затрат на построение половых продуктов у рыб // Вопр. ихтиологии. 1967. Т. 7, № 6. С. 1123–1126.

Мантейфель Б.П. Сайка и ее промысел. Архангельск: ОГИЗ, 1943. 31 с.

Маслов Н.А. Треска – *Gadus morhua* // Промысловые рыбы Баренцева и Белого морей. Л.: Изд-во ВНИРО, 1952. С. 124–154.

Маслов Н.А. Миграции трески Баренцева моря // Тр. ПИНРО. 1968. Вып. 23. С. 21–43.

Матюхин В.А. Биоэнергетика и физиология плавания рыб. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1973. 155 с.

Мина М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных. М.: Наука, 1976. 291 с.

Москаленко Б.К. О биологии полярной трески (сайки) *Voreogadus saida* (Lerachin) // Вопр. ихтиологии. 1964. Т. 4, вып. 3(32). С. 433–443.

Мухин А.И. Тепловое состояние вод южной части Баренцева моря в 1948–1973 гг. // Тр. ПИНРО. 1975. Вып. 35. С. 71–81.

Низовцев Г.П. Черный палтус *Reinhardtius hippoglossoides* Walbaum, помеченный в водах Исландии, выловлен в Баренцевом море // Вопр. ихтиологии. 1974. Т. 14. С. 328.

Николаев А.П. Полярная камбала Онежского залива Белого моря // Вопр. ихтиологии. 1955. Вып. 5. С. 85–94.

Оганин И.А., Боркин И.В. Воспроизводительная способность баренцевоморской популяции сайки. Особенности оогенеза // Сайка Баренцева моря. Мурманск: Изд. ПИНРО, 2013. С. 59–61.

- Одум Ю. Экология: В 2 т. М.: Мир, 1986. Т. 2. 376 с.
- Озернюк Н.Д. Температурные границы жизни // Природа. 2003. № 2. С. 56–61.
- Печеник Л.Н., Пономаренко В.П., Шепель Л.И. Биология и промысел сайки Баренцева моря. М.: Пищ. пром-сть, 1973. 68 с.
- Пономаренко В.П. Особенности миграций трески в 1954–1958 гг. по данным мечения в связи с гидрологическими изменениями в южной части Баренцева моря // Докл. АН СССР. 1960. Т. 131, № 6. С. 1464.
- Пономаренко В.П. Осенне-зимнее распределение преднерестовых и нерестовых скоплений сайки в Баренцевом море // Тр. ПИНРО. 1963. Вып. 15. С. 177–197.
- Пономаренко В.П. Районы и условия нереста сайки в Баренцевом море // Материалы сессии Ученого совета ПИНРО по результатам рыбохозяйственных исследований 1962–1963 гг. Мурманск: Изд. ПИНРО, 1964. С. 220–226.
- Пономаренко В.П. Развитие гонад и сроки нереста сайки в Баренцевом море // Докл. АН СССР. 1965. Т. 161, № 3. С. 697–700.
- Пономаренко В.П. Миграции сайки в Советском секторе Арктики // Тр. ПИНРО. 1968. Вып. 23. С. 500–512.
- Пономаренко В.П. Икра, личинки и мальки сайки *Boreogadus saida* в Баренцевом, Карском и Белом морях // Вопр. ихтиологии. 2000. Т. 40, № 2. С. 203–211.
- Пономаренко В.П. Характеристика питания сайки (*Boreogadus saida*) в Баренцевом море // Вопр. рыболовства. 2008. Т. 9, № 2(34). С. 330–343.
- Пономаренко И.Я. Распределение и питание молоди 0-группы трески в зависимости от глубины, температуры воды и времени суток // Питание и обеспеченность пищей рыб на ранних стадиях развития как фактор формирования их численности, роста и скоплений. М.: Изд-во ВНИРО, 1985. С. 28–39.
- Пономаренко И.Я., Ярагина Н.А., Пономаренко В.П. Рост, жирность, плодовитость, созревание // Треска Баренцева моря (биолого-промысловый очерк). Мурманск: Изд. ПИНРО, 1996. С. 105–140.
- Попова О.А. Морфологические показатели разных популяций атлантической трески в связи с питанием // Материалы по экологии трески Северной Атлантики. М.: Наука, 1968. С. 26–69.
- Постолакий А.И. Жизненный цикл и промысел лабрадорской трески. Мурманск: Кн. изд-во, 1978. 118 с.
- Рост аркто-норвежской трески / В.К. Ожигин, Н.А. Ярагина, В.Л. Третьяк, В.А. Ившин. Мурманск: Изд. ПИНРО, 1996. 60 с.
- Рыбы Белого моря / К.А. Алтухов, А.А. Михайловская, Ф.Б. Мухомедияров и др. Петрозаводск: Госиздат КарАССР, 1958. 162 с.
- Сайка *Boreogadus saida* (Lereshin) – рыба полярных морей (запасы и использование) / И.В. Боркин, В.П. Пономаренко, В.Л. Третьяк,

В.Н. Шлейник // Биологические ресурсы Арктики и Антарктики. М.: Наука, 1987. С. 183–207.

Семушин А.В., Новоселов А.П. Видовой состав ихтиофауны Байдарацкой губы Карского моря // Вопр. ихтиологии. 2009. Т. 49, № 3. С. 304–317.

Семушин А.В., Шерстков А.С. Камбаловые // Биологические ресурсы Белого моря: изучение и использование. СПб.: Изд. Зоол. ин-та РАН, 2012. С. 205–221 (Исследования фауны морей. Т. 69 (77)).

Семушин А.В., Фукс Г.В., Шилова Н.А. Камбаловые Белого моря: современные данные о биологии полярной камбалы *Liopsetta glacialis*, речной камбалы *Platichthys flesus* и ершоватки *Limanda limanda* // Вопр. ихтиологии. 2015. Т. 55, № 4. С. 413–425.

Состояние сырьевых биологических ресурсов Баренцева моря и Северной Атлантики в 2017 г. Мурманск: Изд. ПИНРО, 2017. 117 с.

Тамбовцев Б.М. Сайка – *Boreogadus saida* // Промысловые рыбы Баренцева и Белого морей. Л.: Изд. ВНИРО; ПИНРО, 1952. С. 157–161.

Тамбовцев Б.М. Об изменениях в составе фауны и флоры Белого моря под влиянием внешних факторов // Природа и хозяйство Севера. 1971. Вып. 2, ч. 2. С. 207–210.

Тарвердиева М.И., Панасенко Л.Д., Нестерова В.Н. Питание сайки в Баренцевом море // Гидробиологические исследования в промысловых районах морей и океанов. М.: Изд-во ВНИРО, 1996. С. 98–109.

Татьянкин Ю.В. Влияние температуры предварительной адаптации на распределение молоди трески *Gadus morhua morhua* L. и сайды *Pollachius virens* (L.) в температурном градиенте // Вопр. ихтиологии. 1974. Т. 14, вып. 5(88). С. 869–874.

Христофоров О.Л. Гаметогенез и половой цикл сайки (*Boreogadus saida* Lер.) Баренцева моря // Тр. ВНИРО. 1978. Т. 130. С. 33–46.

Черкасова Л.Д. Размерный состав, рост и плодовитость дальневосточной сайки // Исследования по биологии рыб и промысловой океанографии. Владивосток: Изд. ТИНРО, 1976. Вып. 7. С. 137–143.

Чернов Ю.И. Экология и биогеография. Избр. работы. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2008. 580 с.

Шатуновский М.И. Годовые балансы вещества и энергии у отдельных возрастных групп трески, пикши, салаки и камбалы // Тр. ВНИРО. 1978. Т. 120. С. 13–19.

Шатуновский М.И. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. М.: Наука, 1980. 282 с.

Шевелев М.С. Результаты мечения зубаток в Баренцевом море в 1951–1980 гг. // Экология биологических ресурсов Северного бассейна и их промысловое использование. Мурманск: Изд. ПИНРО, 1984. С. 103–118.

Шепель Л.И. Размерно-возрастной состав сайки *Boreogadus saida* (Lерешин) в юго-западной части Карского моря осенью 1969 г. // Вопр. ихтиологии. 1971. Т. 11, вып. 1(66). С. 161–164.

- Шепель Л.И.* Биология и промысел сайки Баренцева моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Калининград, 1972. 19 с.
- Шлейник В.Н.* Плодовитость сайки Баренцева моря // Тр. ПИНРО. 1978. Вып. 41. С. 156–166.
- Шлейник В.Н.* Биологические основы рационального использования сайки Баренцева моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1979. 23 с.
- Шлейник В.Н., Боркин И.В.* Сайка *Boreogadus saida* (Lepetchin) // Ихтиофауна и условия ее существования в Баренцевом море. Апатиты: Изд. КФ АН СССР, 1986. С. 12–16.
- Юданов И.Г.* Зоогеография сайки (полярной тресочки) в Северном Ледовитом океане // Природа и хозяйство Севера. 1976. Вып. 4. С. 111–113.
- Ярагина Н.А., Пономаренко В.П., Шевелев М.С.* Миграции // Треска Баренцева моря (биолого-промысловый очерк). Мурманск: Изд. ПИНРО, 1996. С. 26–45.
- Ярагина Н.А., Долгов А.В., Киселева В.М.* Энергетический потенциал трески и его влияние на воспроизводительную способность популяции. Мурманск: Изд. ПИНРО, 2003. 83 с.
- Яржомбек А.А.* Биологические ресурсы роста рыб. М.: Изд-во ВНИРО, 1996. 168 с.
- Aerobic scope fails to explain the detrimental effects on growth resulting from warming and elevated CO₂ in Atlantic halibut / A. Gräns, F. Jutfelt, E. Sandblom et al. // J. Exp. Biol. 2014. Vol. 217. P. 711–717.*
- A checklist of the fish fauna of Greenland waters / P.R. Møller, J.G. Nielsen, S.W. Knudsen et al. // Zootaxa. 2010. Iss. 2378. P. 1–84.*
- Adaptations of protein structure and function to temperature: there is more than one way to “skin a cat” / P.A. Fields, Y. Dong, X. Meng, G.N. Somero // J. Exp. Biol. 2015. Vol. 218, iss. 12. P. 1801–1811.*
- Alaska Arctic marine fish species accounts / M.S. Love, N. Elder, C.W. Mecklenburg et al. // Alaska Arctic Marine fish ecology catalog. US Geol. Sur. Sci. Invest. Report 2016–5038 (OCS Study, BOEM 2016–048) / L.K. Thorsteinson, M.S. Love (Eds.). 2016. P. 41–615.*
- AMAP. Arctic pollution. Arctic Monitoring and Assessment Programme. Oslo, Norway, 2009. 83 p.*
- Anon. 1983, 1985–1988. Preliminary report of the International 0-group Fish Survey in the Barents Sea and adjacent waters in August–September // ICES C.M. 1983/g. 15. 23 p.; 1985/g. 75. 27 p.; 1986/g. 78. 19 p.; 1987/g. 38. 31 p.; 1988/g. 41. 36 p.*
- Arctic cod (Boreogadus saida) as prey: fish length-energetics relationships in the Beaufort Sea and Hudson Bay / B.B. Harter, K.H. Elliott, G.J. Divoky, G.K. Davoren // Arctic. 2013. Vol. 66, № 2. P. 191–196.*
- Aspects of the biology of arctic cod Boreogadus saida and its importance in arctic marine food chains / M.S.W. Bradstreet, K.J. Finley, A.D. Sekerak et al. // Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. 1986. Vol. 1491. P. 1–193.*

- Atlantic* fishes in the Chukchi borderland / C.W. Mecklenburg, I. Byrkjedal, O.V. Karamushko, P.R. Møller // Mar. Biodiv. 2014. Vol. 44. P. 127–150.
- Atlantic* cod (*Gadus morhua*) feeding over deep water in the high Arctic / R.B. Ingvaldsen, H. Gjørseter, E. Ona, K. Michalsen // Polar Biol. 2017. Vol. 40. P. 2015–2111.
- Atlas* of the Barents Sea fishes / R. Wienerroither, E. Johannesen, A. Dolgov et al. // IMR/PINRO Joint Report. 2011. Ser. 1. 272 p.
- Beamish F.W.H.* Swimming endurance of some northwest Atlantic fishes // J. Fish. Res. Board Can. 1966. Vol. 23, № 3. P. 341–347.
- Behrens J.W., Præbel K., Steffensen J.F.* Swimming energetics of the Barents Sea capelin (*Mailotus villosus*) during the spawning migration period // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2006. Vol. 331, iss. 2. P. 208–216.
- Biodiversity* effects on ecosystem functioning in a 15-year grassland experiment: Patterns, mechanisms, and open questions / W.W. Weisser, C. Roscher, S.T. Meyer et al. // Basic Applied Ecol. 2017. Vol. 23. P. 1–73.
- Biomarker* responses in polar cod (*Boreogadus saida*) exposed to the water soluble fraction of crude oil / J. Nahrgang, L. Camus, M.G. Carls et al. // Aquat. Toxicol. 2009. Vol. 97, iss. 3. P. 234–242.
- Björnsson B.* Swimming speed and swimming metabolism of Atlantic cod (*Gadus morhua*) in relation to available food: a laboratory study // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1993. Vol. 50. P. 2542–2551.
- Björnsson B., Steinarsson A.* The food-unlimited growth rate of Atlantic cod (*Gadus morhua*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2002. Vol. 59. P. 494–502.
- Blaikie H.B., Kerr S.R.* Effect of activity level on apparent heat increment in Atlantic cod, *Gadus morhua* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1996. Vol. 53. P. 2093–2099.
- Blaxter J.H.S., Dickson W.* Observations on the swimming speeds of fish // J. Cons. Int. Explor. Mer. 1959. Vol. 24, № 3. P. 472–479.
- Bouchard C., Fortier L.* Effects of polynyas on the hatching season, early growth and survival of polar cod *Boreogadus saida* in the Laptev Sea // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2008. Vol. 355. P. 247–256.
- Bouchard C., Fortier L.* Circum-arctic comparison of the hatching season of polar cod *Boreogadus saida*: A test of the freshwater winter refuge hypothesis // Prog. Oceanogr. 2011. Vol. 90, iss. 1–4. P. 105–116.
- Bradstreet M.S.W., Cross W.E.* Trophic relationships at high Arctic ice edges // Arctic. 1982. Vol. 35, № 1. P. 1–12.
- Brander K.M.* Patterns of distribution, spawning and growth in North Atlantic cod: the utility of interregional composition // ICES J. Mar. Sci. Symp. 1994. Vol. 198. P. 406–413.
- Brett J.R.* Energetic responses of salmon to temperature. A study of some thermal relations in the physiology and freshwater ecology of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Amer. Zool. 1971. Vol. 11. P. 99–113.

- Brett J.R.* Feeding metabolic rates of young sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, in relation to ration level and temperature // Environ. Can. Fish. Mar. Serv. Res. Tech. Rep. 1976. № 675. 43 p.
- Carls M.G., Rice S.D., Hose J.E.* Sensivity of fish embryos to weathered crude oil: part I – low level exposure during incubation causes malformations, genetic damage, and mortality in larval Pacific herring (*Clupea pallasii*) // Environ. Toxicol. Chem. 1999. Vol. 18. P. 481–493.
- Carls M.G., Marty G.D., Hose J.E.* Synthesis of the toxicological impacts of the Exxon Valdez oil spill on Pacific herring (*Clupea pallasii*) in Prince William Sound, Alaska, USA // Can. J. Aquat. Sci. 2002. Vol. 59. P. 153–172.
- Cheng C.C-H., Detrich III H.W.* Molecular ecophysiology of Antarctic notothenioid fishes // Phil. Trans. R. Soc. B. 2007. Vol. 362. P. 2215–2232.
- Christiansen J.S.* Sex differences in ionoregulatory responses to dietary oil exposure in polar cod // J. Fish Biol. 2000. Vol. 57. P. 167–170.
- Christiansen J.S., George S.G.* Contamination of food by crude oil affects food selection and growth performance, but not appetite, in an Arctic fish, the polar cod (*Boreogadus saida*) // Polar Biol. 1995. Vol. 15. P. 277–281.
- Christiansen J.S., Chernitsky A.G., Karamushko O.V.* An Arctic teleost fish with a noticeably high body fluid osmolality: a note on the navaga, *Eleginus navaga* (Pallas, 1811), from the White Sea // Polar Biol. 1995. Vol. 15. P. 303–306.
- Christiansen J.S., Dalmo R.A., Ingebrigtsen K.* Xenobiotic excretion in fish with aglomerular kidneys // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1996. Vol. 136. P. 303–304.
- Clarke A.* Life in cold water: The physiological ecology of polar marine ectotherms // Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 1983. Vol. 21. P. 341–453.
- Clarke A.* Cold adaptation // J. Zool. 1991. Vol. 225. P. 691–699.
- Clarke A.* Temperature and energetics: an introduction to cold ocean physiology // Cold ocean physiology. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1998. P. 3–30.
- Clarke A.* Is there a universal temperature dependence of metabolism? // Functional Ecology. 2004. Vol. 18, № 2. P. 252–256.
- Clarke A., Johnston I.A.* Evolution and adaptive radiation of Antarctic fishes // Trends Ecol. Evol. 1996. Vol. 11, № 5. P. 212–218.
- Clarke A., Fraser K.P.P.* Why does metabolism scale with temperature? // Functional Ecology. 2004. Vol. 18, № 2. P. 243–251.
- Climate* warming enhances polar cod recruitment, at least transiently / C. Bouchard, M. Geoffroy, M. LeBlanc et al. // Prog. Oceanogr. 2017. Vol. 156. P. 121–129.
- Climatic* adaptation in arctic and tropical poikilotherms / P.F. Scholander, W. Flagg, V. Walters, L. Irving // Physiol. Zool. 1953. Vol. 26. P. 67–92.
- Cohen A., Nuggeoda D., Gagnon M.M.* Metabolic responses of fish following exposure to two different oil spill remediation techniques // Ecotoxicol. Environ. Saf. 2001. Vol. 48. P. 306–310.

Correa M., Garcia H.I. Physiological responses of juvenile white mugil, *Mugil curema*, exposed to benzene // Bull. Environ. Contam. Toxicol. 1990. Vol. 44. P. 428–434.

Crawford R.E., Jorgenson J.K. Quantitative studies of Arctic cod (*Boreogadus saida*) schools: important energy stores in the Arctic food web // Arctic. 1996. Vol. 49, № 2. P. 181–193.

Davoodi F., Claireaux G. Effects of exposure to petroleum hydrocarbons upon the metabolism of the common sole *Solea solea* // Mar. Pollut. Bull. 2007. Vol. 54. P. 928–934.

DeVries A.L. The role of antifreeze glycopeptides and peptides in the freezing avoidance of antarctic fishes // Comp. Biochem. Physiol. 1988. Vol. 90A. P. 611–621.

DeVries A.L., Cheng C-H.C. Antifreeze proteins and organismal freezing avoidance in polar fishes // The physiology of polar fishes / A.P. Farrell, J.F. Steffensen (Eds.). New York: Acad. Press, 2005. P. 155–201.

Dietary crude oil exposure during sexual maturation induces hepatic mixed function oxygenase (CYP1A) activity at very low environmental temperatures in polar cod *Boreogadus saida* / S.G. George, J.S. Christiansen, B. Killie, J. Wright // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1995. Vol. 22. P. 307–312.

di Prisco G., Verde C. Predicting the impacts of climate change on the evolutionary adaptations of polar fish // Rev. Environ. Sci. Biotechnol. 2006. Vol. 5. P. 309–321.

Disposition and cellular binding of 3H-benzo(a)pyrene at sub-zero temperatures: studies in an aglomerular Arctic teleost fish – the polar cod (*Boreogadus saida*) / K. Ingebrigtsen, J.S. Christiansen, O. Lindhe, I. Brandt // Polar Biol. 2000. Vol. 23. P. 503–509.

Duthie G.G. The respiratory metabolism of temperature-adapted flatfish at rest and during swimming activity and the use of anaerobic metabolism at moderate swimming speeds // J. Exp. Biol. 1982. Vol. 97. P. 359–373.

Eastman J.T. The nature of the diversity of Antarctic fishes // Polar Biol. 2005. Vol. 28. P. 93–107.

Eastman J.T., Clarke A. A comparison of adaptive radiation of antarctic fish with those of nonantarctic fish // Fishes of Antarctica. A biological overview / G. di Prisco, E. Pisano, A. Clarke (Eds.). Springer-Verlag, Italia, 1998. P. 3–26.

Ecological studies of Arctic cod in Beaufort Sea coastal waters, Alaska / P.C. Craig, W.B. Griffiths, L. Haldorson, H. McElderry // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1982. Vol. 39, № 3. P. 395–406.

Energy flow through the marine ecosystem of the Lancaster Sound region, Arctic Canada / H.E. Welch, M.A. Bergmann, T.D. Sifered et al. // Arctic. 1992. Vol. 45, № 4. P. 343–357.

Evolutionary adaptations in Antarctic fish: the oxygen-transport system / C.E. Verde, D. Giordano, R. Russo et al. // Oecologia Australis. 2011. Vol. 15. P. 40–50.

Feller G. Protein stability and enzyme activity at extreme biological temperatures // *J. Phys. Condens. Matter*. 2010. Vol. 22, № 32. P. 1–17.

Fey D.P., Weslawski J.M. Age, growth rate, and otolith growth of polar cod (*Boreogadus saida*) in two fjords of Svalbard, Kongsfjorden and Rijpfjorden // *Oceanologia*. 2017. Vol. 59, iss. 4. P. 576–584.

Fields L.G., DeVries A.L. Variation in blood serum antifreeze activity of Antarctic Trematomus fishes across habitat temperature and depth // *Comp. Biochem. Physiol.* 2015. Vol. 185A. P. 43–50.

Fish and oil in the Lofoten-Barents Sea system: synoptic review of the effect of oil spills on fish populations / D.Ø. Hjermann, A. Melsom, G.E. Dingsør et al. // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2007. Vol. 339. P. 283–299.

Fraser K.P.P., Rogers A.D. Protein metabolism in marine animals: the underlying mechanism of growth // *Adv. Mar. Biol.* 2007. Vol. 52. P. 267–362.

Fraser K.P.P., Clarke A., Peck L.S. Low-temperature protein metabolism: seasonal changes in protein synthesis and RNA dynamics in the Antarctic limpet *Nacella concinna* Strebel, 1908 // *J. Exp. Biol.* 2002. Vol. 205, iss. 19. P. 3077–3086.

Freyhof J. Pleuronectes platessa // The IUCN Red List of Threatened species. 2014. URL: e.T135690A50018800. Doi: 10.2305/IUCN.UK.2014-

Frigault J.J., Morin M.D., Morin P.Jr. Differential expression and emerging functions of non-coding RNAs in cold adaptation // *J. Comp. Physiol. B*. 2017. Vol. 187, iss. 1. P. 19–28.

Frost K.J., Lowry L.F. Demersal fishes and invertebrates trawled in the northeastern Chukchi and western Beaufort seas, 1976–77 // NOAA Tech. Report. 1983. NMPS SSRF. № 764. 22 p.

Fry F.E.J. Effect of the environment on animal activity // *Univ. Toronto Biol.* 1947. № 55. Publ. Ontario Fisher. Res. Lab. P. 1–62.

Fry F.E.J. The aquatic respiration of fish // *The Physiology of Fishes*. Vol. 1 / M.E. Brown (Ed.). New York: Acad. Press, 1957. P. 1–63.

Fry F.E.J. Temperature compensation // *Ann. Rev. Physiol.* 1958. Vol. 20. P. 207–224.

Gadiform fishes of the world (order Gadiformes) / D.M. Cohen, T. Inada, T. Iwamoto et al. // An annotated and illustrated catalogue of cods, hakes, grenadiers and other gadiform fishes known to date. FAO Fisheries Synopsis. 1990. Vol. 10, № 125. 442 p.

Gjosaeter J. Preliminary results of Norwegian polar cod investigations 1970–1972 // ICES C.M. 1973/F. 8. 23 p.

Gjøsæter H., Ajiad A.M. Growth of polar cod *Boreogadus saida* (Lepechin), in the Barents Sea // *ICES J. Mar. Sci.* 1994. Vol. 51, iss. 1. P. 115–120.

Goddard P., Lauth R., Armistead C. Results of the 2012 Chukchi Sea bottom trawl survey of bottomfishes, crabs, and other demersal macrofauna // U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Memo. 2014. NMFS-AFSC-278. 110 p.

Greer-Walker M., Harden-Jones F.R., Arnold G.P. The movements of plaice (*Pleuronectes platessa* L.) tracked in the open sea // J. Cons. Int. Explor. Mer. 1978. Vol. 38. № 1. P. 58–86.

Grose P.L., Mattson J.S., Petersen H. USNS Potomac oil spill, Melville Bay, Greenland, 5 August 1977 // U.S. Dep. Commer., NOAA. 1979. S/T. P. 79–202.

Growth dynamics of saffron cod (*Eleginus gracilis*) and Arctic cod (*Boreogadus saida*) in the Northern Bering and Chukchi Seas / T.E. Helser, J.R. Colman, D.M. Anderl, C.R. Kastle // Deep-Sea Res. II. 2017. Vol. 135. P. 66–77.

Hansen P.M. Grønlandske erhvry. I. Nytterfisk de grønlandske farvande. Kobenhavn, 1961. 84 s.

Haug T. Biology of the Atlantic halibut, *Hippoglossus hippoglossus* (Linnaeus, 1758) // Adv. Mar. Biol. 1990. Vol. 26. P. 1–70.

Hochachka P.W., Somero G.N. Biochemical adaptation: mechanism and process in physiological evolution. Oxford; New York: Oxford Univ. Press, 2002. 466 p.

Hognestad P.T. Observations on polar cod in the Barents Sea // Symposium on the ecology of pelagic fish species in arctic waters and adjacent seas. International Council for the Exploration of the Sea Report / R.W. Blacker (Ed.). 1968. Vol. 158. P. 126–130.

Holeton G.F. Metabolic cold adaptation of polar fish: Fact or artefact? // Physiol. Zool. 1974. Vol. 47, № 3. P. 137–152.

Hop H., Gjørseter H. Polar cod (*Boreogadus saida*) and capelin (*Mallotus villosus*) as key species in marine food webs of the Arctic and the Barents Sea // Mar. Biol. Res. 2013. Vol. 9, № 9. P. 878–894.

Hop H., Trudeau V.L., Graham M. Spawning energetics of Arctic cod (*Boreogadus saida*) in relation to seasonal development of the ovary and plasma sex steroid levels // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1995. Vol. 52, № 3. P. 541–550.

Hose J.E., Puffer H.W. Oxygen consumption of grunion (*Leuresthes tenuis*) embryos exposed to the petroleum hydrocarbon, benzo[a]pyrene // Environ. Res. 1984. Vol. 35. P. 413–420.

Jimenez B.D., Stegeman J.J. Detoxication enzymes as indicators of environmental stress on fish // Amer. Fish. Soc. Symp. 1990. Vol. 8. P. 67–79.

Jobling M. Fish bioenergetics. London: Chapman & Hall., 1994. 309 p.

Jobling M. Environmental biology of fishes. London: Chapman & Hall, 1995. 455 p.

Johnson T.P., Bennet A.F. The thermal acclimation of burst escape performance in fish: an integrated study of molecular and cellular physiology and organismal performance // J. Exp. Biol. 1995. Vol. 198. P. 2165–2175.

Johnston I.A. Muscles and activity metabolism in Antarctic fish: a review // Antarctic Special Topic. 1989. P. 65–76.

Johnston I.A., Camm J.P., White M.G. Specialisation of swimming muscles in the pelagic antarctic fish, *Pleurogramma antarcticum* // Mar. Biol. 1988. Vol. 100. P. 3–12.

Johnston I.A., Clarke A., Ward P. Temperature and metabolic rate in sedentary fish from the Antarctic, North Sea and Indo-West Pacific Ocean // Mar. Biol. 1991. Vol. 109. P. 191–195.

Johnstone A.D.F., Wardle C.S., Almatar S.M. Routine respiration rates of Atlantic mackerel, *Scomber scombrus* L., and herring, *Clupea harengus* L., at low activity levels // J. Fish Biol. 1993. Vol. 42. P. 149–151.

Jones R. Estimates of food consumption of haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) and cod (*Gadus morhua*) // J. Cons. Int. Explor. Mer. 1994. Vol. 38, № 1. P. 18–27.

Jordan A.D., Møller P.R., Nielsen J.G. Revision of the Arctic cod genus *Arctogadus* // J. Fish. Biol. 2003. Vol. 62. P. 1339–1352.

Jørgensen O.A., Hvingel C., Møller P.R. Bottom fish assemblages at the shelf and continental slope off East Greenland // J. Northw. Atl. Fish. Sci. 2015. Vol. 47. P. 37–49.

Karamushko L.I., Christiansen J.S. Aerobic scaling and resting metabolism in oviferous and post-spawning Barents Sea capelin *Mallotus villosus villosus* (Muller, 1776) // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2002. Vol. 269. P. 1–8.

Karamushko O.V. Structure of ichthyofauna in the Arctic seas off Russia // Berichte zur Polarforschung. 2012. Vol. 640. P. 129–136.

Kennedy C.J., Farrell A.P. Effects of exposure to the watersoluble fraction of crude oil on the swimming performance and the metabolic and ionic recovery postexercise in Pacific herring (*Clupea pallasii*) // Environ. Toxicol. Chem. 2006. Vol. 25. P. 2715–2724.

Laboratory guide to early life history stages of northeast Pacific fishes / A.C. Matarese, A.W. Kendall, D.M. Blood, B.M. Vinter // NOAA Tech. Report. 1989. NMFS. № 80. 652 p.

Lapointe D., Guderley H., Dutil J.-D. Changes in the condition factor have an impact on metabolic rate and swimming performance relationships in Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) // Physiol. Biochem. Zool. 2006. Vol. 79, № 1. P. 109–119.

Lowry L.F., Frost K.J. Distribution, growth, and foods of Arctic Cod (*Boreogadus saida*) in the Bering, Chukchi, and Beaufort seas // Canadian Field-Naturalist. 1981. Vol. 95, № 2. P. 186–191.

Lønne O.J., Gulliksen B. Size, age and diet of polar cod, *Boreogadus saida* (Lepechin 1773), in ice covered waters // Polar Biol. 1989. Vol. 9, iss. 3. P. 187–191.

Marine fishes of the Arctic region / C.W. Mecklenburg, A. Lynghammar, E. Johannesen et al. // Conservation of Arctic Flora and Fauna. Akureyri, Iceland, 2018. Vol. I. 454 p.

Matley J.K., Fisk A.T., Dick T.A.. The foraging ecology of Arctic cod (*Boreogadus saida*) during open water (July–August) in Allen Bay, Arctic Canada // Mar. Biol. 2013. Vol. 160, № 11. P. 2993–3004.

Metabolic rates of epipelagic marine copepods as a function of body mass and temperature / T.I. Ikeda, Y. Kanno, K. Ozaki, A. Shinada // Mar. Biol. 2001. Vol. 139. P. 587–596.

Morris D.J., North A.W. Oxygen consumption of five species of fish from South Georgia // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1984. Vol. 78. P. 75–86.

Muscle fine structure may maintain the function of oxidative fibres in haemoglobinless antarctic fishes / K.M. O'Brien, C. Skilbeck, B.D. Sidell, S. Egginton // J. Exp. Biol. 2003. Vol. 206. P. 411–421.

Nahrgang J. Biomarker responses in polar cod (*Boreogadus saida*) – application for petroleum monitoring in Arctic waters: PhD Thesis, University of Tromsø. 2010.

Nelson J.A., Tang Y., Boutilier R.G. Differences in exercise physiology between two Atlantic cod (*Gadus morhua*) populations from different environments // Physiol. Zool. 1994. Vol. 67, № 2. P. 330–354.

Nielsen J.G., Bertelsen E. Fisk i grønlandske farvande. Nuuk: Atuakkiorfik, 1992. 66 s.

O'Brien K.M., Sidell B.D. The interplay among cardiac ultrastructure, metabolism and the expression of oxygen-binding proteins in Antarctic fishes // J. Exp. Biol. 2000. Vol. 203. P. 1287–1297.

Occurrence and size/age relations of polar cod, *Boreogadus saida* (Lepechin), in Spitsbergen coastal waters / I.B. Falk-Petersen, V. Frivoll, B. Gulliksen, T. Haug // Sarsia. 1986. Vol. 71, iss. 3–4. P. 235–245.

PAH biomarkers in polar cod (*Boreogadus saida*) exposed to benzo(a)pyrene / J. Nahrgang, L. Camus, P. Gonzales et al. // Aquat. Toxicol. 2009. Vol. 94, iss. 4. P. 309–319.

Peck L.S. Ecophysiology of Antarctic marine ectotherms: limits to life // Polar Biol. 2002. Vol. 25. P. 31–40.

Pethon P. Aschehougs store fiskebok. Oslo: Aschehoug, 2005. 447 p.

Physiology and behaviour of free-swimming Atlantic cod (*Gadus morhua*) facing fluctuating temperature conditions / G. Claireaux, D.M. Webber, S.R. Kerr, R.G. Boutilier // J. Exp. Biol. 1995. Vol. 198. P. 49–60.

Ponomarenko V.P. Fisheries and oil and gas production at the sea shelves of Russia: problems and goals // Oceanology. 2000. Vol. 40. P. 447–449.

Power isn't everything: muscle function and energetic costs during steady swimming in Atlantic cod (*Gadus morhua*) / D.A. Syme, M. Gollock, M.J. Freeman, A.K. Gamperl // Physiol. Biochem. Zool. 2008. Vol. 81, № 3. P. 320–335.

Prasad M.S. Toxicity of crude oil to the metabolism of freshwater minor carp, *Puntius sophore* // Bull. Environ. Contam. Toxicol. 1987. Vol. 39. P. 188–193.

Pörtner H.O. Physiological basis of temperature-dependent biogeography: trade-offs in muscle design and performance in polar ectotherms // *J. Exp. Biol.* 2002. Vol. 205. P. 2217–2230.

Pörtner H.O., Peck L., Somero G. Thermal limits and adaptation in marine Antarctic ectotherms: an integrative view // *Phil. Trans. Roy. Soc. B.* 2007. Vol. 362, № 1488. P. 2233–2258.

Rass T.S. Spawning and development of polar cod // *Rapp. P-v. Réun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* 1968. Vol. 158. P. 135–137.

Results of the air survey on Sea birds in the Barents Sea in autumn 1991 / I.V. Borkin, V.I. Chernook, Ya.I. Ponomarev et al. // *Interactions between fish populations in the Barents Sea.* Murmansk: Publ. PINRO, 1992. P. 205–216.

Roff J.C. Oxygen consumption of *Limnocalanus macrurus* Sars (Calanoida, Copepoda) in relation to environmental conditions // *Can. J. Zool.* 1973. Vol. 51, № 8. P. 877–885.

Schurmann H., Steffensen J.F. Lethal oxygen levels at different temperatures and the preferred temperature during hypoxia of the Atlantic cod *Gadus morhua* L. // *J. Fish Biol.* 1992. Vol. 41. P. 927–934.

Schurmann H., Steffensen J.F. Effects of temperature, hypoxia and activity on the metabolism of juvenile Atlantic cod // *J. Fish Biol.* 1997. Vol. 50. P. 1166–1180.

Schreck C.B. Physiological, behavioural, and performance indicators of stress // *Amer. Fish. Soc. Symp.* 1990. Vol. 8. P. 29–37.

Sekerak A.D. Young-of-the-Year Cod (*Boreogadus*) in Lancaster Sound and Western Baffin Bay // *Arctic.* 1982. Vol. 35, № 1. P. 75–87.

Serigstad B., Adoff G.R. Effects of oil exposure on oxygen consumption of cod eggs and larvae // *Mar. Environ. Res.* 1985. Vol. 17. P. 266–268.

Sharp J.R., Fucik K.W., Neff J.M. Physiological basis of differential sensitivity of fish embryonic stages to oil pollution // *Marine pollution: functional responses / W.B. Vernberg, A. Calabrese, F.P. Thurberg, F.J. Vernberg (Eds.).* New York: Academic Press, 1979. P. 85–108.

Sidell B.D. Cold temperature as a shaping force in the structure and physiology of fish tissues // *Comp. Biochem. Physiol. A.* 2002. Vol. 132. P. 13–22.

Somero G.N., Low P.S. Temperature: A “shaping force” in protein evolution // *Biochem. Soc. Symp.* 1976. Vol. 41. P. 33–42.

Soofiani N.M., Priede I.G. Aerobic metabolic scope and swimming performance in juvenile cod, *Gadus morhua* L. // *J. Fish Biol.* 1985. Vol. 26. P. 127–138.

Sources of uncertainties in cod distribution models / R.B. Ingvaldsen, B. Bogstad, A.V. Dolgov et al. // *Nature Climate Change.* 2015. Vol. 5, iss. 9. P. 788–789.

*Spatio-temporal distribution of polar cod (*Boreogadus saida*) and saffron cod (*Eleginus gracilis*) early life stages in the Pacific Arctic / C.D. Vestfals,*

F.J. Mueter, J.T. Duffy-Anderson et al. // Polar Biol. 2019. Vol. 42, № 5. P. 969–990.

Steinhausen M.F., Steffensen J.F., Andersen N.G. The effects of swimming pattern on the energy use of gilthead seabream (*Sparus aurata* L.) // Mar. Freshwater Behav. Physiol. 2010. Vol. 43, iss. 4. P. 227–241.

Survival of Arctic cod larvae (Boreogadus saida) in relation to sea ice and temperature in the Northeast Water Polynya (Greenland Sea) / L. Fortier, P. Sirois, J. Michaud, D. Barber // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2006. Vol. 63. P. 1608–1616.

Sæther B-S., Christiansen J.S., Jobling M. Gastrointestinal evacuation of particulate matter in polar cod *Boreogadus saida* // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1999. Vol. 188. P. 201–205.

Temperature adaptation in eurythermal cod (Gadus morhua): a comparison of mitochondrial enzyme capacities in boreal and Arctic populations / G. Lannig, L.G. Eckerle, I. Serendero et al. // Mar. Biol. 2003. Vol. 142, iss. 3. P. 589–599.

Temperature-dependent growth and behavior of juvenile Arctic cod (Boreogadus saida) and co-occurring North Pacific gadids / B.J. Laurel, M. Spencer, P. Iseri, L.A. Copeman // Polar Biol. 2016. Vol. 39, iss. 6. P. 1127–1135.

The aerobic scope of an Antarctic fish, Pagothenia borchgrevinki and its significance for metabolic cold adaptation / M.E. Forster, C.E. Franklin, H.H. Taylor, W. Davison // Polar Biol. 1987. Vol. 8. P. 155–159.

The effect of acute exposure to the water soluble fraction of diesel fuel oil on survival and metabolic rate of an Antarctic fish (Pagothenia borchgrevinki) / W. Davison, C.E. Franklin, J.C. McKenzie, M.C.R. Dougan // Comp. Biochem. Physiol. 1992. Vol. 102C. P. 185–188.

The marine fishes of Jan Mayen Island, Northeast Atlantic – past and present / R.M. Wienerroither, K. Nedreaas, F. Uiblein et al. // Mar. Biodiversity. 2011. Vol. 41. P. 395–411.

Tolley S.G., Torres J.J. Energetics of swimming in juvenile common snook, *Centropomus undecimalis* // Environ. Biol. Fish. 2002. Vol. 63. P. 427–433.

Tom M., Auslander M. Transcript and protein environmental biomarkers in fish – a review // Chemosphere. 2005. Vol. 59. P. 155–162.

Torres J.J., Somero G.N. Metabolism, enzymic activities and cold adaptation in Antarctic fishes // Mar. Biol. 1988. Vol. 98. P. 169–180.

Torres J.J., Belman B.W., Childress J.J. Oxygen consumption rates of midwater fishes as a function of depth of occurrence // Deep-Sea Res. 1979. Vol. 26A. P. 185–197.

Trophic ecology of sympatric Arctic gadoids, Arctogadus glacialis (Peters, 1872) and Boreogadus saida (Lepechin, 1774), in NE Greenland / J.S. Christiansen, H. Hop, E.M. Nilssen, J. Joensen // Polar Biol. 2012. Vol. 35. P. 1247–1257.

- Walsh J.E.* Climate of the Arctic environment // *Ecol. Appl.* 2008. Vol. 18. P. 3–22.
- Ware D.M.* Bioenergetics of pelagic fish: theoretical change in swimming speed and ration with body size // *J. Fish. Res. Board Can.* 1978. Vol. 35. P. 220–228.
- Wartena E.M.M., Evenset A.* Effects of the Komi oil spill 1994 in the Nenets Okrug, north-west Russia: Report. APN514.789.1 Tromso: Akvaplan-Niva, 1997. 63 p.
- Webb P.W.* Kinematics of plaice, *Pleuronectes platessa*, and cod, *Gadus morhua*, swimming near the bottom // *J. Exp. Biol.* 2002. Vol. 205, iss. 14. P. 2125–2134.
- Webber D.M., Boutilier R.G., Kerr S.R.* Cardiac output as a predictor of metabolic rate in cod *Gadus morhua* // *J. Exp. Biol.* 1998. Vol. 201. P. 2779–2789.
- Welch H.E., Crawford R.E., Hop H.* Occurrence of Arctic cod (*Boreogadus saida*) schools and their vulnerability to predation in the Canadian high arctic // *Arctic*. 1993. Vol. 46, № 4. P. 331–339.
- Wendelaar Bonga S.E.* The stress response in fish // *Physiol. Rev.* 1997. Vol. 77. P. 591–625.
- Winger P.D., He P., Walsh S.J.* Factors affecting the swimming endurance and catchability of Atlantic cod (*Gadus morhua*) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2000. Vol. 57. P. 1200–1207.
- Wohlschlag D.E.* Respiratory metabolism and ecological characteristics of some fishes in McMurdo Sound, Antarctica // *Biology of the Antarctic seas*. Vol. 1. Antarctic Res. Ser. / M.O. Lee (Ed.). Washington, D.C.: Amer. Geophysical Union., 1964. P. 33–62.
- Wöhrmann A.P.A.* Aspects of eco-physiological adaptations in antarctic fish // *Fishes of Antarctica. A biological overview* / G. di Prisco, E. Pisano, A. Clarke (Eds.). Springer-Verlag, Italia, 1998. P. 119–128.
- Zimmermann C., Hubold G.* Respiration and activity of arctic and antarctic fish with different modes of life: a multivariate analysis of experimental data // *Fishes of Antarctica. A biological overview* / G. di Prisco, E. Pisano, A. Clarke (Eds.). Springer-Verlag, Italia, 1998. P. 163–174.

ОГЛАВЛЕНИЕ

	Стр.
Предисловие	5
Глава 1. Влияние температурных условий на функциональную активность и особенности географического распределения исследуемых видов рыб	7
Глава 2. Энергетические закономерности роста сайки <i>Boreogadus saida</i> (Lepechin, 1774)	18
Глава 3. Активный обмен и метаболический диапазон у рыб, обитающих в полярных областях Мирового океана	30
Глава 4. Взаимозависимость соматического роста и энергетического обмена в онтогенезе рыб северных морей	48
Глава 5. Воздействие сублетальных уровней водорастворимой фракции нефти на рутинный метаболизм сайки <i>Boreogadus saida</i> (Lepechin, 1774)	71
Глава 6. Адаптивные механизмы различных форм метаболических процессов у рыб при жизни в полярных условиях	81
Заключение	90
Литература	92

CONTENTS

	Page
Preface	5
Chapter 1. Influence of temperature conditions on functional activity and features of the geographical distribution of the studied fish species	7
Chapter 2. Energy patterns of growth of the polar cod <i>Boreogadus saida</i> (Lepechin, 1774)	18
Chapter 3. Active metabolism and metabolic scope in fish living in the polar regions of the World Ocean	30
Chapter 4. Interrelationship between growth and energy metabolism in the ontogeny of fish from northern seas	48
Chapter 5. Exposure to sub-lethal levels of waterborne petroleum on routine metabolism in polar cod <i>Boreogadus saida</i> (Lepechin, 1774)	71
Chapter 6. Adaptive mechanisms of various forms of metabolic processes in fish during life in polar conditions	81
Conclusions	90
References	92

Научное издание

Лариса Ивановна Карамушко

БИОЭНЕРГЕТИКА И РОСТ МОРСКИХ ВИДОВ РЫБ АРКТИКИ

Утверждено к печати

*Ученым советом Мурманского морского биологического института
Российской академии наук*

Фото на обложке: О. В. Карамушко

Технический редактор В. Ю. Жиганов

Подписано в печать 12.05.2020.

Формат бумаги 70x108 1/16

Бумага офсетная. Печать офсетная. Гарнитура Times/Cyrillic.

Усл. печ. л. 9,63. Заказ № 52. Тираж 300 экз.

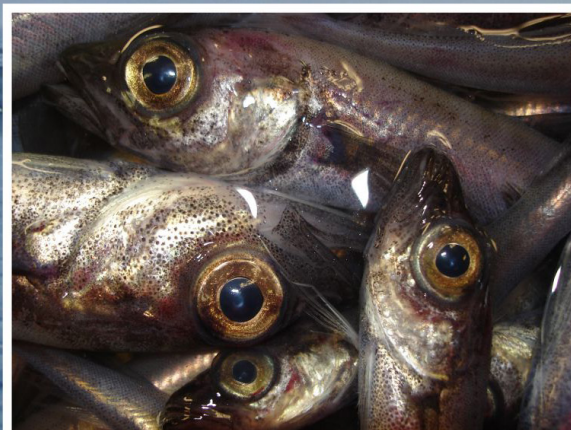
ФГБУН ФИЦ КНЦ РАН

184209, г. Апатиты, Мурманская область, ул. Ферсмана, 14

naukaprint.ru

Российская академия наук
Мурманский морской биологический институт
183010, г. Мурманск, ул. Владимирская, 17
Тел. (8152) 25 39 63
Тел/факс (8152) 25 39 94
E-mail: mmbi@mmbi.info; <http://www.mmbi.info>

Russian Academy of Sciences
Murmansk Marine Biological Institute
17, Vladimirskaia str., Murmansk, 183010, RUSSIA
Tel. (8152) 25 39 63
Fax: (8152) 25 39 94
E-mail: mmbi@mmbi.info; <http://www.mmbi.info>



РИО
КНЦ
naukaprint.ru

ISBN 978-5-91137-438-9



9 785911 374389